DEPARTEMENT VAN LANDBOUW EN VISSCHERIJ
DIRECTIE VAN DEN LANDBOUW

RIJKSLANDBOUWPROEFSTATION
EN BODEMKUNDIG INSTITUUT
TE GRONINGEN

HET WORTELSTELSEL DER LANDBOUWGEWASSEN

DOOR

DR. M. A. J. GOEDEWAAGEN

INHOUD

Blz.

VOORWOORD 5

HOOFDSTUK I

De ontwikkeling en de bouw van het wortelstelsel der landbouwgewassen

Inleiding 7
De ontkieming en de wortelontwikkeling der tweezaadlobbige gewassen 9
De ontkieming en de wortelontwikkeling der Gramineeën 16
De wortelontwikkeling bij aardappelplanten 31
De uitbreiding en de diepgang van het wortelstelsel der akkerbouwgewassen 35
De beworteling op grasland 41
De wortelvertakking en de vergrooting van het worteloppervlak . . . 50
De groeisnelheid der wortels 52
De werkzame diepte van het wortelstelsel 53
Wortelharen 55
Wortelcontractie 59
De groeirichting der wortels 60
Wortelconcurrentie 61
Het verschil in beworteling tusschen rassen van een zelfde plantensoort 62

HOOFDSTUK II

De wortelontwikkeling in verband met de waterhuishouding van den grond 65

HOOFDSTUK III

De wortelontwikkeling in verband met de luchthuishouding van den grond 91

HOOFDSTUK IV

Invloed der bekalking op de wortelontwikkeling 111

HOOFDSTUK V

Invloed van de bemesting op de wortelontwikkeling 126

LITERATUUR 136

BIBLIOTHEEK INSTITUUT VOOR BODEMVRUCHTBAARHEID GRONINGEN

VOORWOORD

De beoordeeling der landbouwgewassen te velde vindt bijna uitsluitend naar de bovengrondsche deelen plaats; dit ligt zóó voor de hand, dat menigeen niet steeds voor oogen heeft dat ongeveer de helft van de plant in den grond leeft en groeit, en dat door die ondergrondsche deelen de groei van de bovengrondsche in hooge mate beïnvloed wordt. Veel van wat men aan het gewas ziet, vindt zijn verklaring ondergronds; voor een goede beoordeeling van groeiafwijkingen of ziekten is bezichtiging van het wortelstelsel vaak onmisbaar.

In verband daarmede is het verwonderlijk — en zeer te betreuren — dat de kennis van het wortelstelsel en de wortelfunctie's over het algemeen zoo onvoldoende is. Aan voorlichting op dit gebied bestond reeds lang behoefte, waarin o. a. Dr. M. A. J. GOEDEWAAGEN door verschillende artikelen in de landbouwbladen eenigermate heeft trachten te voorzien. Een cursus van voordrachten, door hem gehouden voor de Vereeniging voor Hooger Landbouwonderwijs te Groningen in den winter 1938/1939, gaf er aanleiding toe, de vrij omvangrijke literatuur op dit gebied samenvattend te bewerken en van eigen onderzoek een uiteenzetting te geven; in dit boekje werd een en ander overzichtelijk samengevoegd, waardoor, naar wij hopen, aan veler wensch om een eenvoudige, goed geïllustreerde en makkelijk leesbare handleiding over het wortelstelsel onzer landbouwgewassen zal zijn voldaan.

De Hoofddirecteur van het
Rijkslandbouwproefstation te Groningen

O. DE VRIES.

RIJKSLANDBOUWPROEFSTATION EN BODEMKUNDIG INSTITUUT
TE GRONINGEN

HET WORTELSTELSEL DER LANDBOUWGEWASSEN

DOOR

Dr. M. A. J. GOEDEWAAGEN

HOOFDSTUK I

De ontwikkeling en de bouw van het wortelstelsel der landbouwgewassen

Inleiding

De wortelstelsels van onze landbouwgewassen kunnen naar hun bouw in drie typen worden onderscheiden: 1°. het worteltype der *tweezaadlobbige planten* of *dicotylen*; 2°. het worteltype der *Gramineeën* (*granen* en *grassen*); 3°. het wortelstelsel van de *aardappelplant*. Hoewel aardappelen tot de tweezaadlobbige planten behooren, wijkt het wortelstelsel dezer planten in bouw en ontwikkeling af van dat der overige dicotyle gewassen, doordat aardappelen in den regel niet uit zaad worden gekweekt doch vegetatief worden vermeerderd. Trouwens ook bij aardappel*zaailingen* verschilt de ontwikkeling der ondergrondsche organen van die der andere tweezaadlobbige gewassen, zoodat er alle reden is de aardappelen in een afzonderlijke rubriek te plaatsen. Bij de overige tweezaadlobbige gewassen beantwoordt de beworteling min of meer aan een zelfde type (het *dicotyle type*) hoewel deze gewassen tot zeer uiteenloopende plantenfamilies behooren. Het *Gramineeën-type* is slechts door één familie, die der Gramineeën, vertegenwoordigd. Deze planten behooren tot de orde der éénzaadlobbigen, waarvan alleen de beworteling der *Gramineeën* zal worden besproken, daar de andere families der eenzaadlobbigen landbouwkundig van weinig of geen belang zijn.

In het onderstaande geven wij eerst eenige algemeene opmerkingen over de ontkieming om vervolgens de wortelontwikkeling der dicotylen, der Gramineeën en der aardappelplanten, van de eerste ontwikkelingsstadiën af, afzonderlijk te bespreken.

Een zaadkorrel bestaat uit een *zaadhuid* en een inhoud, die men wel de *zaadkern* noemt. In sommige gevallen is de zaadkorrel feitelijk een vrucht. Bij de *Gramineeën* is de korrel een vrucht, de z. g. *graanvrucht*, die slechts één zaadje bevat, waarvan de huid met den vruchtwand is vergroeid. Ook karwei- en bietenzaden zijn feitelijk vruchtjes, daar zij door de vruchtwand omsloten blijven. Het belangrijkste onderdeel van het zaad is de *kiem*, de toekomstige plant, waaraan een worteltje (de hoofdwortel), één of twee bladachtige

organen (de zaadlobben of *cotylen*) en het pluimpje (het jongste, nog niet uitgegroeide, stengeltje met de eerste blaadjes) te onderscheiden zijn. Het pluimpje ligt in de kiem ongeveer op de plaats, waar het cotyl of de cotylen zijn aangehecht. Onder de cotylen ligt een zeer kort, stengelachtig orgaan, dat a. h. w. den overgang vormt tusschen het pluimpje en het worteltje en dat de *hypocotyle as* of kortweg *hypocotyl* genoemd wordt.

In den regel bestaat de inhoud van het zaad uit de kiem (de jonge plant) en het kiemwit. Het kiemwit, dat rijk is aan organische stof, levert de bouwstof voor de ontwikkeling van het jonge plantje (fig. 1).

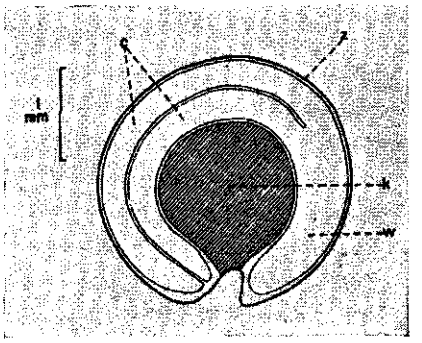

Fig. 1. *Doorsnede door een zaadkorrel van de suikerbiet*
Het kiemwit (k) is door de kiem omgeven.
c = zaadlobben (cotylen).
w = worteltje.
z = zaadhuid.
Naar HUGO DE VRIES (168).

Men zou feitelijk beter van de zaaddooier inplaats van kiemwit kunnen spreken maar deze naam, die een beter idee geeft van de beteekenis van het kiemwit (80), heeft geen ingang gevonden. In andere gevallen, zooals bij

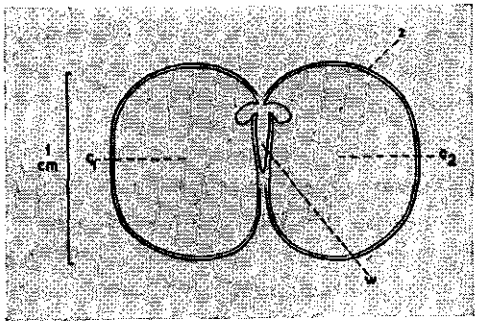

Fig. 2. *Een erwt, opengeklapt*
c = vleezige zaadlobben, die het zaad vrijwel geheel opvullen.
w = worteltje.
z = zaadhuid.

de tuinboon (*Vicia faba*) en de erwt (*Pisum sativum*), ontbreekt het kiemwit. Hier wordt de ruimte in het zaad zoo goed als geheel ingenomen door de beide vleezige zaadlobben (fig. 2). In dat geval heeft de moederplant de voor de kieming benoodige reservestoffen uitsluitend in de zaadlobben afgezet. Voor het ontkiemen is water noodig, dat uit de omgeving wordt opgenomen. Een vochtig kiembed is dus voor het tot stand komen der kieming noodzakelijk. Is aan deze voorwaarde voldaan en zijn ook de overige omstandigheden gunstig voor de kieming, dan begint het zaad te zwellen doordat er water uit de omgeving wordt opgenomen. Hierbij worden de reservestoffen opgelost; zij komen in beweging en worden van het kiemwit naar de kiem verplaatst. Bij zaden, die vleezige zaadlobben bevatten, zooals de erwt en de tuinboon, worden de reservestoffen vanuit de lobben naar de overige deelen van de kiem vervoerd.

De ontkieming en de wortelontwikkeling der tweezaadlobbige gewassen

Wanneer het zaad voldoende water heeft opgenomen, komt allereerst het worteltje (de hoofdwortel) te voorschijn. Doorgaans komen hierop haren (wortelharen) tot ontwikkeling, waarmee de jonge wortel in den grond wordt bevestigd. Hierdoor krijgt de worteltop gelegenheid onder invloed van de zwaartekracht in den grond te dringen. Tegelijkertijd strekt zich het hypocotyl. Eerst groeit dit orgaan omlaag doch al spoedig komt in tegenstelling met de wortel een verlenging naar boven tot stand. Hierin wordt het echter belemmerd, doordat het aan den eenen kant vastgehouden wordt door het zaad, waarin de cotylen nog eenigen tijd besloten blijven. Het gevolg hiervan

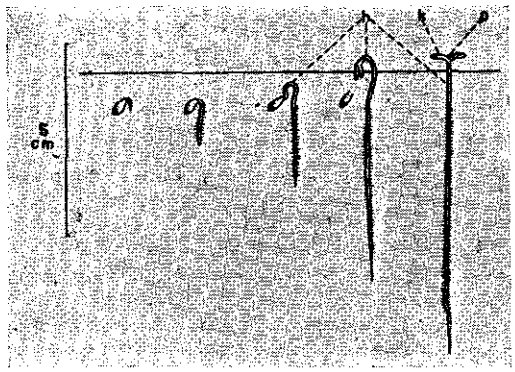

Fig. 3. *Ontkieming van een tweezaadlobbige plant (vlas). Voorbeeld van een epigaeische kieming*
h = hypocotyl.
k = kiembladen
p = pluimpje (de toekomstige spruit).
(Vgl. hiermee fig. 7).

is, dat het hypocotyl zich in vele gevallen U-vormig kromt waarbij de bolle kant naar boven is gericht. Tenslotte slaagt het hypocotyl er in, zich te strekken en worden de zaadlobben, waaraan de leege zaadhuid soms nog bevestigd is, boven den grond geheven. Van dit oogenblik af is het plantje voor zijn groei geheel op de koolzuurassimilatie der bovengrondsche organen aangewezen. De zaadlobben kleuren zich nu groen en gelijken daardoor op eenvoudige loofbladen; ze worden ter onderscheiding van de later optredende loofbladen kiembladen genoemd (fig. 3).

Intusschen groeit de hoofdwortel verder en treden er na eenigen tijd zijwortels op, en wel zoo, dat er met het langer worden van den hoofdwortel in de richting van de worteltop doch op een zekeren afstand daarvan, telkens nieuwe zijwortels tot ontwikkeling komen. De oudste zijwortels vindt men dus bij de wortelbasis. De zijwortels vertakken zich op hun beurt op overeenkomstige wijze en zoo kan er op den duur een vertakking tot in den derden, vierden of hoogeren graad plaats vinden. In overeenstemming hiermee worden zijwortels van de 1ste, 2de, 3de en hoogere orde onderscheiden (*fig. 4 en 5*). De gezamenlijke wortels en worteltjes van een plant worden met de namen wortelstelsel, wortelsysteem, wortelgestel, wortelnet, wortelwerk, beworteling, enz. aangeduid. [1])

Het pluimpje, dat bij het kiemplantje tusschen de kiembladen zit ingekneld, ontwikkelt zich tot een stengel, die op regelmatige afstanden met bladen is bezet (fig. 6). Het stengellid, dat aan den onderkant door de kiembladen (cotylen) wordt begrensd, wordt in de plantenmorphologie het *epicotyl* of het *epicotyle* lid genoemd in tegenstelling met de hypocotyle as, die onder de cotylen ligt en — zooals we zagen — de verbinding vormt tusschen stengel en wortel. De plaatsen, waar een of meer bladeren aan de stengel zijn bevestigd, noemt men knoopen. De stengelstukken, die door twee knoopen worden begrensd, heeten leden of internodiën. Door het bezit van leden verschilt de stengel principieel van den wortel, die steeds ongeleed is.

De wortels der landbouwgewassen bevinden zich steeds in den grond, terwijl de stengels en bladeren, die tezamen wel spruiten worden genoemd, in den regel boven den grond tot ontwikkeling komen. Bij verscheidene, overblijvende dicotylen, die echter meerendeels niet tot de landbouwgewassen

[1]) Geen dezer namen bevredigt ten volle. Tegen het gebruik van het woord wortelstelsel heeft men aangevoerd, dat in de Nederlandsche taal met het woord stelsel een systeem of gedachtenstelsel wordt bedoeld (65). In sterkere mate geldt dit bezwaar voor het uit de buitenlandsche literatuur overgenomen woord „wortelsysteem". Het woord wortelnet heeft het nadeel, dat de beworteling niet ruimtelijk, maar in twee dimensies wordt voorgesteld, en zoo kan men tegen al deze termen bedenkingen aanvoeren. Zij zijn echter alle zoodanig ingeburgerd, dat wij hen in deze verhandeling met uitzondering van het leelijke woord „wortelsysteem" afwisselend zullen gebruiken.

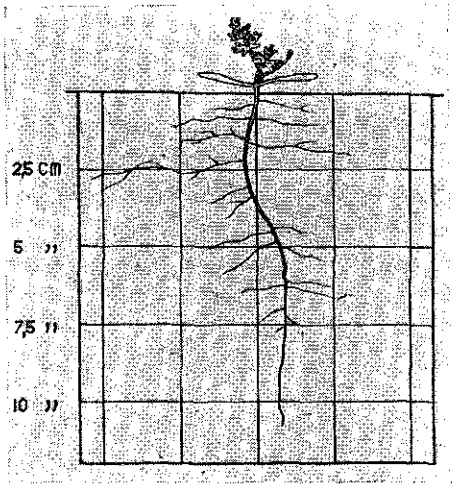

Fig. 4. *Karwijplant, in den grond gekiemd*
Groote kiembladen. De eerste loofbladen beginnen zich te ontwikkelen. De hoofdwortel gaat reeds meer dan 10 cm diep. Er zijn reeds zijwortels van de 1ste orde aanwezig.

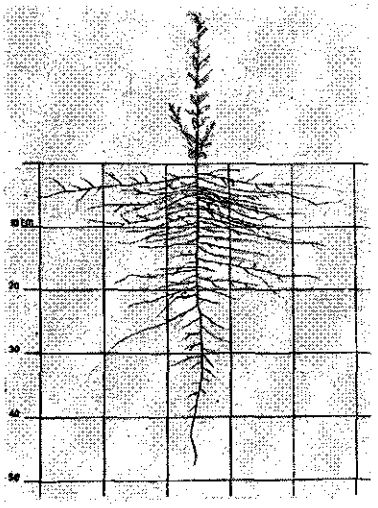

Fig. 5. *Jonge vlasplant (een alleenstaand exemplaar in den vollen grond)*
Hoofdwortel gaat reeds 47 cm diep.

behooren, treft men ook onder den grond spruiten aan, die naar hun gedaante in wortelstokken, resp. uitloopers, stengelknollen en bollen worden onderscheiden. Deze organen dienen veelal voor het ophoopen van reservestoffen.

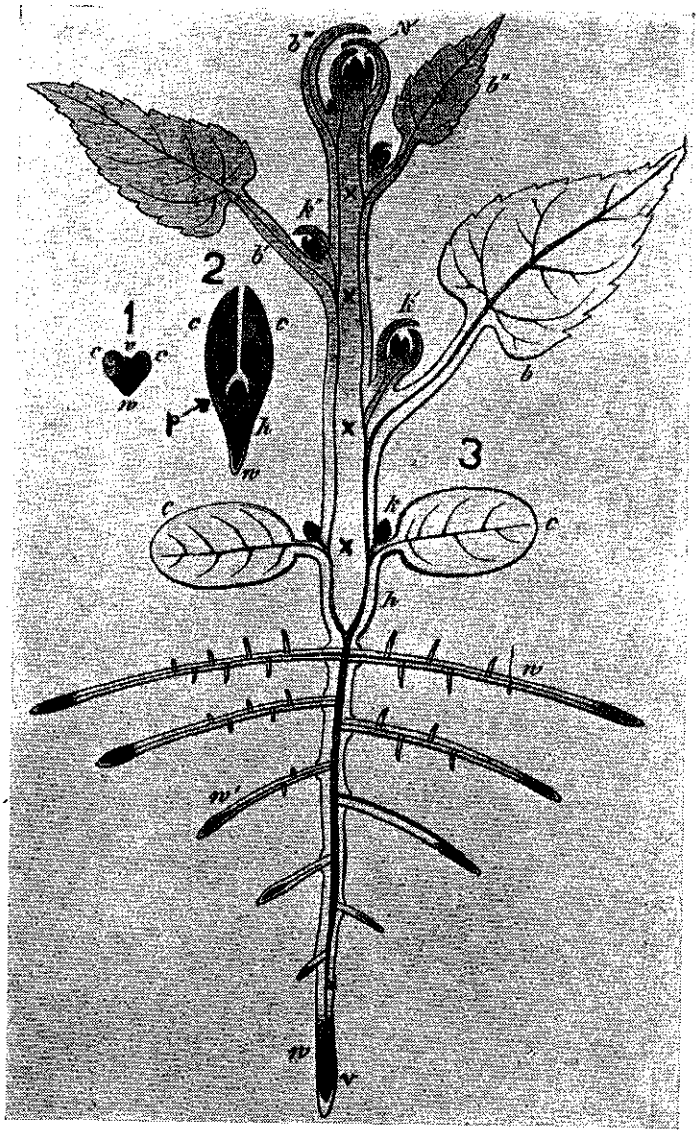

Fig. 6. *Schematische teekening van de ontwikkeling eener plant*

1. Jonge, onvolgroeide kiem: c = cotylen (de toekomstige kiembladen). v = vegetatiepunt, waaruit het pluimpje zich ontwikkelt. w = worteltje.
2. Kiem, volledig ontwikkeld (uit het zaad vrij geprepareerd). c = cotylen met daartusschen het pluimpje (p). h = hypocotyl. w = worteltje (de toekomstige hoofdwortel).
3. Plant c = kiembladen. b = loofbladen. k = knoppen. v = vegetatiepunt (eindknop van den stengel).

De kruisjes geven de plaats der knoopen aan. De stengelstukken tusschen twee kruisjes zijn de leden of internodiën. h = hypocotyl. w = wortels. De top van den hoofdwortel is met een v aangegeven.

Naar SACHS (136).

De bladen, die bij de onderaardsche spruiten uiteraard geen deel hebben aan de verdamping en de koolzuurassimilatie, zijn bij de wortelstokken en bij de meeste knollen tot kleine schubben gereduceerd. Bij bollen zijn zij tot vleezige schubben geworden, waarin organische stof is opgehoopt. Tot de wortelstokken behooren ook de stolonen van aardappels alsmede de ondergrondsche uitloopers van klein hoefblad, akkermunt, akkerwinde en andere z. g. „wortelonkruiden". De aardappelknol is een voorbeeld van een stengelknol. Op dit sterk verkorte en in de dikte uitgegroeide stengeldeel liggen de knoopen duidelijk in een spiraal, zooals dat bij spruiten met een verspreiden bladstand steeds het geval is. Een ander geval van korte stengels met veel knoopen treft men bij bieten, karwij en andere tweejarige planten aan, zoolang zij zich nog in het rozetstadium bevinden. In dit stadium bezitten deze planten n. l. een rozet van bladeren, die ingeplant zijn op een stengel, die uit zeer korte leden is samengesteld. Pas bij het doorschieten komt er een normale stengel tot ontwikkeling, die in den regel op regelmatige afstanden met bladen bezet is. Ook bij roode klaver, lucerne, e. d. zijn de z. g. „wortelbladen" op een verkorte stengel dicht bij elkaar ingeplant. Lucerne, die overblijvend is, brengt na het maaien telkens weer nieuwe zijstengels tot ontwikkeling, die aan den korten stengelvoet ontspruiten.

Zijspruiten ontstaan in den regel uit knoppen, die zich aan de knoopen in de oksels der bladen bevinden. Ook bij wortelstokken en stengelknollen komen de spruiten aan de knoopen te voorschijn. Volledigheidshalve voegen we hieraan toe, dat ook wortels knoppen kunnen vormen, waaruit spruiten kunnen ontstaan. Dit is o. m. het geval bij verschillende onkruiden zooals de schapenzuring (*Rumex Acetosella*), de akkervederdistel (*Cirsium arvense*) en de melkdistel (*Sonchus arvensis*) [1]). Hoewel knopvorming aan wortels bij vele plantensoorten is waargenomen en reeds jaren geleden door BEIJERINCK uitvoerig is beschreven, wordt ten onrechte nog vaak gedacht, dat er aan wortels geen knoppen en spruiten kunnen ontstaan. Bij onze landbouwgewassen komt dit verschijnsel echter niet voor.

De hoofd- en zijspruiten worden vaak samengevat onder den naam „spruit", terwijl in overeenstemming hiermee in de wortelliteratuur niet zelden zonder meer van „wortel" wordt gesproken, waar het geheele wortelstelsel wordt bedoeld. Dit gebeurt vooral dan, wanneer men de ontwikkeling van het wortelstelsel in zijn geheel met die der gezamenlijke spruiten wil vergelijken.

---

[1]) In de landbouwpractijk wordt onderscheid gemaakt tusschen zaadonkruiden en wortelonkruiden. De eersten planten zich uitsluitend door zaad voort, terwijl de laatste zich ook door de vorming van spruiten aan wortels of onderaardsche stengeldeelen (wortelstokken) kunnen vermeerderen.

Men kan zich de plant dus opgebouwd denken uit een spruit en een wortel, waartusschen de korte hypocotyle as als overgangsorgaan is ingeschakeld. Het hypocotyl valt bij de kiemplanten der dicotyle gewassen gewoonlijk duidelijk in het oog. Bij het ouder worden van de plant is de begrenzing van het hypocotyl niet zoo gemakkelijk meer vast te stellen, daar de kiembladen na eenigen tijd afsterven en er uit het hypocotyl ook wortels te voorschijn kunnen komen. Daarbij komt, dat het hypocotyl zeer geleidelijk in den wortel overgaat. Wat men bij oudere planten op het eerste gezicht voor den hoofdwortel aanziet, blijkt bij nader onderzoek voor een klein gedeelte hypocotyl te zijn. Bij de suikerbiet bijv. moet de bladrijke vleezige kop als de sterk verkorte stengel worden beschouwd, waarvan boven reeds sprake was. Daaronder ligt het slechts enkele centimeters lange, in de breedte uitgegroeide hypocotyl, dat naar beneden toe overgaat in den hoofdwortel, die min of meer den vorm heeft van een omgekeerden kegel en die het grootste gedeelte van het bietenlichaam uitmaakt. Voederbieten daarentegen bestaan grootendeels uit de hypocotyle as en voor een kleiner gedeelte uit de eigenlijke wortel. Hetzelfde is bij de peen het geval, terwijl de knol der radijsplant geheel door verdikking van het hypocotyl is ontstaan (59, 60).

Niet bij alle planten komt tijdens de kieming een verlenging van het hypocotyl tot stand. Dit is n. l. niet het geval bij planten, waarvan de cotylen gedurende de kieming op hun plaats blijven (tuinboon, erwt). Bij deze planten worden de cotylen door de kiemplant ter plaatse leeggezogen. Het pluimpje, dat tusschen de zaadlobben is gelegen, groeit echter spoedig uit. In plaats van twee kiembladen ziet men bij deze gewassen een stengeltje (epicotyl) met eenige eenvoudige loofbladen boven den grond komen (fig. 7). Men spreekt in dat geval van een *hypogaeische kieming*, omdat de cotylen en het hypocotyl zich niet boven den grond verheffen in tegenstelling met de veel algemeenere *epigaeische kieming*, waarbij twee gelijke kiemblaadjes door het hypocotyl boven den grond worden gebracht (fig. 3).

Naarmate de hoofdwortel langer wordt, neemt hij bij de basis geleidelijk in dikte toe. Hij verkrijgt daardoor een eenigszins kegelvormige gedaante en wordt daarom penwortel genoemd. Dank zij deze diktegroei worden de penwortels in staat gesteld meer water naar de stengels en bladeren te vervoeren, hetgeen voor de planten van belang is omdat de wateropname met de vermeerdering van het aantal zijwortels en de daarmee gepaard gaande vergrooting van het worteloppervlak geleidelijk toeneemt. Een geringere verdikking ziet men ook vaak bij de zijwortels der 1ste orde optreden.

Bij sommige tweezaadlobbige gewassen zooals bieten, knollen, e. d. neemt de wortel bij de basis zeer sterk in dikte toe. In dit gedeelte van den wortel worden de organische stoffen, die in het eerste jaar door de bladen gevormd

zijn, opgehoopt. Zij worden later voor de ontwikkeling der spruiten verbruikt, wanneer de planten niet vóór het schieten worden geoogst.

Zooals boven reeds werd opgemerkt, behooren de wortelstelsels der dicotyle gewassen in groote trekken tot een zelfde type, dat afwijkt van het worteltype der graangewassen, dat in de volgende paragraaf wordt behandeld. Bij de tweezaadlobbige gewassen groeit de kiemwortel tot een hoofdwortel

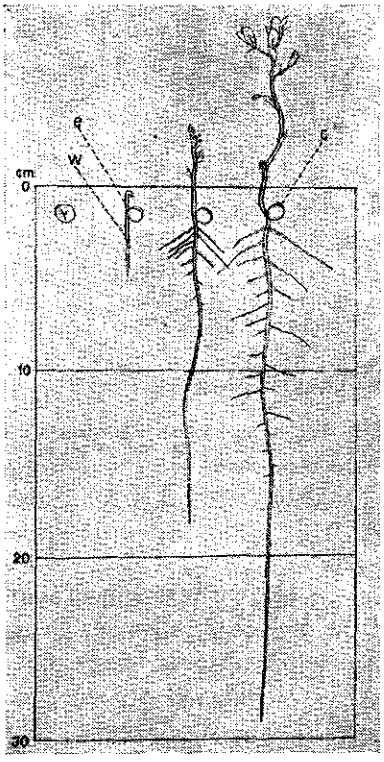

Fig. 7. *Ontkieming van de erwt.*
Voorbeeld van een hypogaeische kieming
De vleezige zaadlobben verheffen zich niet boven den grond en het hypocotyl verlengt zich nauwelijks.
e = epicotyl.
w = wortel.
Het korte hypocotyl ligt tusschen het epicotyl en de wortel.
c = cotylen (zaadlobben).

uit, die vertikaal omlaag groeit en vele zijwortels tot ontwikkeling brengt, die op hun beurt tal van fijnere zijtakken van hoogere orde doen ontstaan (fig. 8).

Dit wil natuurlijk niet zeggen, dat er tusschen de tweezaadlobbige gewassen geen verschillen in beworteling bestaan. Zoo zijn de wortels der

vlinderbloemige gewassen van die der overige dicotylen te onderscheiden door de aanwezigheid van wortelknolletjes, waardoor deze planten in staat worden gesteld, de atmosferische stikstof uit de bodemlucht te assimileeren. [1]) Verder werd reeds gewezen op de sterke verdikking, die de wortels der z.g. „wortelgewassen" bij de basis ondergaan. In vele gevallen is het echter

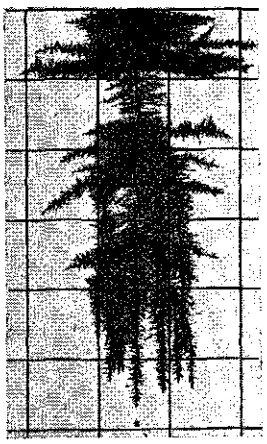

Fig. 8. *Het wortelgestel van een suikerbiet in den vollen grond. Voorbeeld van het wortelstelsel van een tweezaadlobbige plant met penwortel*
De afbeelding is verdeeld in vakken van 30 cm in het vierkant. De hoofdwortel bereikt een diepte van 1,65 m.
Naar WEAVER (174).

voor het herkennen van de plantensoort aan de beworteling noodzakelijk, dat tevens gelet wordt op de kleur, de lengte, de groeirichting en de vertakking der afzonderlijke wortels alsmede op de afmetingen van het wortelstelsel in zijn geheel. Al deze eigenschappen zijn echter zoo variabel naar gelang van de bodemgesteldheid, dat de erfelijke verschillen tusschen de diverse soorten hierdoor vaak min of meer worden verdoezeld. Wij zien er daarom van af, de beworteling der dicotyle gewassen afzonderlijk te bespreken.

De ontkieming en de wortelontwikkeling der Gramineeën

De vrucht van de Gramineeën, de z. g. graanvrucht of *caryopsis*, is grootendeels met kiemwit gevuld, terwijl de kiem excentrisch is gelegen, zoodat hij uitwendig min of meer zichtbaar is. De kiem is opgebouwd uit een klein worteltje (de toekomstige hoofdwortel) en het pluimpje (knop),

[1]) Over de landbouwkundige beteekenis der wortelknolletjes en de rol, die de bacteriën daarbij spelen, zal verder in deze verhandeling niet worden gesproken, daar dit onderwerp door Dr. F. C. GERRETSEN in zijn „Bodem-bacteriologie in dienst van Land- en Tuinbouw" ('s-Gravenhage, 1939) uitvoerig is behandeld (41).

waarin de eerste bladen in aanleg aanwezig zijn (fig. 9). Rondom het worteltje ligt een weefsel, dat de wortelscheede wordt genoemd.

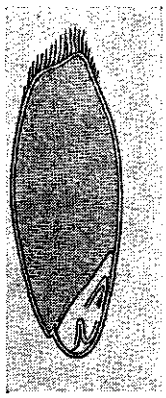

Fig. 9. *Een graankorrel, overlangs doorgesneden*
Het kiemwit is gepuncteerd weergegeven. De kiem ligt onderaan. De toekomstige spruit is in de figuur omhoog, het worteltje omlaag gericht.
Naar KERNER (80).

De kiem is verder in het bezit van een schildvormig orgaan, het z. g. schildje of *scutellum*, dat naar het kiemwit is gekeerd en daarmee is verbonden. Het schildje speelt een rol bij het oplossen van de organische stof in het kiemwit en bij het transport daarvan naar de kiem. Het onderste blad van de knop (de z.g. kiemscheede of het *coleoptiel*) en het scutellum zijn op korten afstand van elkaar op de as ingeplant. Het gedeelte van de as, waarop de kiemscheede en het schildje zijn bevestigd, wordt de *kiemknoop* genoemd. Aan de van het schildje afgewende zijde van den kiemknoop bevindt zich bij een aantal Gramineeën een klein, schubvormig uitwas, dat den naam van *epiblast* draagt. Voor zoover bekend, is het epiblast een gereduceerd orgaan, dat bij de kieming geen rol speelt (fig. 10). De hypocotyle as, die bij de Gramineeën zeer kort is en bij de kieming geen verlenging ondergaat, kan verder buiten beschouwing worden gelaten.

Daar de Gramineeën tot de eenzaadlobbige planten behooren, rijst de vraag, welk onderdeel van de kiem als het cotyl (zaadlob) moet worden beschouwd. Hierover loopen de meeningen der plantenmorphologen uiteen. Sommige beschouwen het schildje als het cotyl en de kiemscheede als het eerste loofblad (5), terwijl volgens anderen deze *beide* organen als onderdeelen van het cotyl moeten worden opgevat. Voor deze laatste opvatting pleit, dat het schildje en de kiemscheede beide niet alleen ongeveer op dezelfde

hoogte doch tevens aan den zelfden kant van de kiemknoop zijn ingeplant, wat evenwel in de schematische teekening van fig. 10 niet tot uitdrukking

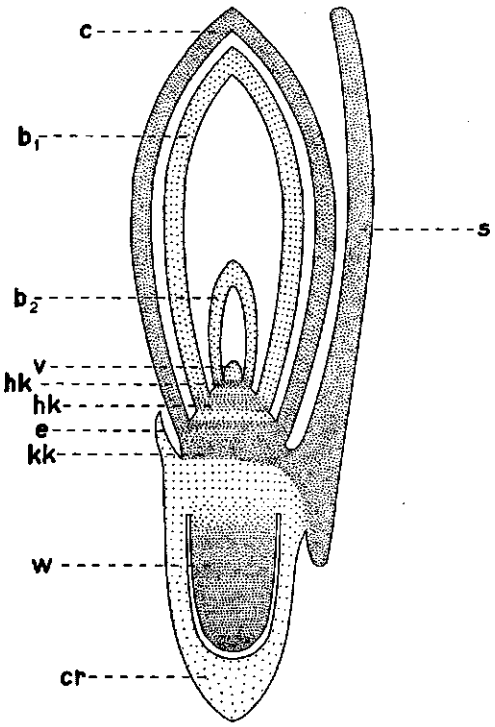

Fig. 10. *Schematische teekening van de kiem der Gramineeën*

c = kiemscheede (coleoptiel).
b_1 = 1e loofblad
b_2 = 2e „
v = vegetatiepunt (stengeltop).
hk = toekomstige halmknoopen.
kk = kiemknoop.
e = epiblast.
s = schildje (scutellum).
w = hoofdwortel.
cr = wortelscheede (coleorrhiza).

Naar ZIJLSTRA (183).

is gebracht. Wat dit beteekent, wordt duidelijk, wanneer men weet, dat bij de Gramineeën aan elken knoop slechts één blad tot ontwikkeling komt en dat de opeenvolgende bladen afwisselend tegenover elkaar zijn geplaatst. Een ander argument voor deze opvatting is gelegen in den loop der vaatbundels. Ter hoogte van den kiemknoop treden drie vaatbundels naar buiten, waarvan de twee zijdelings gelegen bundels in het coleoptiel overgaan en als bladnerven in de linker en rechter helft van dit orgaan zichtbaar zijn. Het

ontbreken van de middennerf in het coleoptiel doet reeds vermoeden dat we hier met een onvolledig blad te maken hebben. Daar nu de middelste der drie vaatbundels in het scutellum verdwijnt, is er alle reden om dit orgaan en de kiemscheede als onderdeelen van één blad, het cotyl, te beschouwen. Dit standpunt wordt o. m. ingenomen door ZIJLSTRA, die aan het Rijkslandbouwproefstation te Groningen een diepgaande studie over de eerste ontwikkeling der graanplanten heeft gemaakt (183). De wortelontwikkeling der Gramineeën zal daarom verder vanuit dezen gezichtshoek worden beschouwd.

Bij het ontkiemen van de graankorrel komt eerst het worteltje te voorschijn. De wortelscheede wordt daarbij door het worteltje doorbroken. Ongeveer gelijktijdig komt de kiemscheede (het coleoptiel) tot ontwikkeling. Dit orgaan heeft een cylindervormige gedaante en is nagenoeg vrij van bladgroen. Het heeft een tamelijk spitsen top, waarmee het zich een weg door den grond baant en na eenigen tijd boven den grond zichtbaar wordt. De knop wordt door het coleoptiel omsloten en beschermd. De jonge blaadjes van den knop groeien daarna één voor één uit tot loofbladen, die in het bezit zijn van bladgroen en opgebouwd zijn uit een bladschijf en een bladscheede. Nadat het eerste blad uit den top van het coleoptiel te voorschijn is gekomen, volgt na eenigen tijd het tweede blad, daarna het derde, enz. waarbij elk volgend blad uit de scheede van het voorafgaande te voorschijn komt (fig. 11). De knop zelf strekt zich hierbij niet, zoodat de jonge graanplant feitelijk een kort stengeltje bezit, waarop de bladen dicht bij elkaar zijn ingeplant, zooals

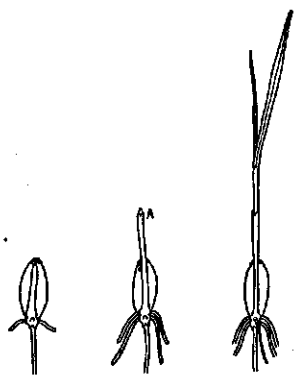

Fig. 11. *Eerste ontwikkeling van de graanplant. (De wortels zijn onvolledig afgebeeld)*

Links: hoofdwortel + 2 kiembijwortels. Het coleoptiel (kiemscheede) heeft zich gedeeltelijk gestrekt.

Midden: hoofdwortel + 4 kiembijwortels. Het eerste loofblad komt bij de top uit het coleoptiel te voorschijn.

Rechts: hoofdwortel + 5 kiembijwortels. Het coleoptiel heeft zich niet verder verlengd. Het eerste loofblad, waarvan de schijf en het bovenste gedeelte van de scheede zichtbaar zijn, is reeds volgroeid. Het 2e blad komt uit de scheede van het 1e blad te voorschijn.

Naar AVERY (5).

wij dit ook gezien hebben bij bieten, karwij e. d. in hun eerste levensjaar. In de oksels van de bladen der jonge graanplanten komen knoppen tot ontwikkeling, waardoor de uitstoeling mogelijk wordt gemaakt. Daar de zijspruiten schijnbaar op dezelfde hoogte te voorschijn komen, wordt dit gedeelte van de hoofdas ten onrechte vaak de uitstoelingsknoop genoemd. Het is beter van de „uitstoelingszone" te spreken, daar wij hier niet met een enkele knoop doch met een z. g. „knoopenstapel" te maken hebben (141). Tenslotte gaan de planten doorschieten, waarbij de top van het hoofdstengeltje uitgroeit tot een halm, waarvan de leden, zooals aan de plaatsing der bladen te zien is, aanmerkelijk langer zijn dan die der, aan de halmbasis gelegen, uitstoelingszone. Op soortgelijke wijze kunnen ook zijspruiten tot halmen uitgroeien.

Het beeld, dat we hier van de ontkieming en de eerste ontwikkeling der Gramineeën hebben gegeven, heeft betrekking op het geval, dat de graankorrel oppervlakkig (niet dieper dan 1½ à 2 cm) in den grond is gelegen. Ligt de korrel dieper, dan treedt er een verschijnsel op, dat aandacht verdient, omdat dit voor de plant groote beteekenis heeft en tot zekere hoogte aan het wortelbeeld een ander aspect verleent. Gaan wij dit bij tarwe na, dan blijkt, dat, bij een diepe ligging van de korrel, kort na het ontkiemen, het onderste lid van de knop, dat aan de onderkant door de kiemknoop wordt afgesloten, zich gaat verlengen. Bij een nog diepere ligging van de korrel kan het gebeuren, dat ook het volgende lid of nog meer leden van de knop een verlenging ondergaan. Deze verlenging vindt voortgang totdat de knop (uitstoelingszone) 1½ à 2½ cm van het grondoppervlak is verwijderd (183). Op deze wijze komt er tusschen de korrel en de uitstoelingszone een, meestal vrij dun, stengelachtig, één- of meerledig orgaan tot ontwikkeling, dat de *halmheffer* wordt genoemd (fig. 12 links). ZIJLSTRA (183) heeft bij tarwe en haver gevonden, dat de ontwikkeling van de halmheffer kort na het ontkiemen een aanvang neemt en dat deze eindigt, wanneer de plant één of twee bladen heeft ontplooid. De halmheffer ontwikkelt zich dus aanvankelijk ten koste van het reservevoedsel in de korrel, terwijl de bouwstoffen later in hoofdzaak door de bladen worden geleverd.

De halmheffer wordt dus reeds gevormd, lang vóór de halmen tot ontwikkeling komen, zoodat eigenlijk beter van de knopheffer gesproken zou kunnen worden. Het optreden van de halmheffer bij diepere zaai heeft ten gevolge, dat de bladen en spruiten, die aan de uitstoelingszone tot ontwikkeling komen, het bodemoppervlak eerder bereiken en dus spoediger kunnen gaan assimileeren dan wanneer er geen halmheffer was gevormd. Hieruit mag echter niet worden afgeleid, dat een groote zaaidiepte voor het gewas niet nadeelig zou zijn. Wij komen hier later nog op terug.

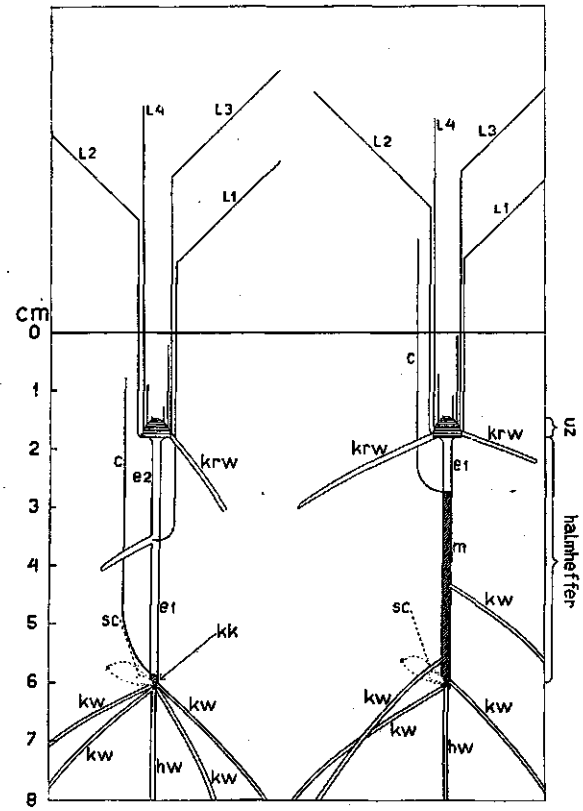

Fig. 12. *Schematische teekening van de ontwikkeling van den halmheffer bij Gramineeën*

Zaaidiepte 6 cm (de korrel en het schildje zijn met een stippellijn aangegeven).

Links: epicotyle halmheffer, ontstaan door verlenging van de onderste leden (e_1 en e_2) van de knop. De knop zelf is daardoor naar boven geschoven en slechts 1,8 cm van de oppervlakte verwijderd. De kiemscheede (coleoptiel), die ingeplant is op de kiemknoop (kk), heeft de oppervlakte niet bereikt.

Rechts: mesocotyle halmheffer, gedeeltelijk ontstaan door verlenging van de kiemknoop (mesocotyl). In verband hiermee is de kiemscheede hooger ingeplant dan in de linksche figuur (tekst pag. 26 e.v.).

uz	=	uitstoelingszone (knop).
e_1 en e_2	=	de onderste stengelleden (epicotyl).
sc	=	schildje (scutellum).
c	=	*kiemscheede (coleoptiel).*
L_1, L_2 enz.	=	loofbladen.
kk	=	kiemknoop (mesocotyl).
m	=	het verlengde mesocotyl (gearceerd).
krw	=	kroonwortels.
hw	=	hoofdwortel.
kw	=	kiembijwortels.

Samengesteld uit gegevens van ZIJLSTRA (183)

Met de ontwikkeling van de spruit komt geleidelijk ook het wortelstelsel tot ontwikkeling. Wanneer de hoofdwortel uit het zaad te voorschijn is gekomen, en een zekere lengte heeft bereikt, treden er, ongeveer ter hoogte van de kiemknoop, aan weerszijden van de hoofdwortelbasis eenige wortels op, die blijkens een onderzoek van GOEDEWAAGEN en ZIJLSTRA met de

hoofdwortel niet alleen uitwendig doch ook inwendig veel gelijkenis vertoonen (49). Om redenen, waarop hier niet dieper kan worden ingegaan, moeten deze wortels niet als zijorganen van den hoofdwortel doch als zelfstandige wortels z. g. bijwortels, worden beschouwd. [1]) Men noemt ze in den regel *kiembijwortels* omdat ze aan de kiemknoop optreden in tegenstelling met de *kroonwortels*, die eveneens bijwortels zijn doch pas later uit hooger gelegen stengeldeelen ontstaan. De kiembijwortels komen niet alle tegelijk voor den dag. De vorming dezer wortels gaat nog eenigen tijd door en eindigt ongeveer op het tijdstip, waarop de kroonwortelvorming een aanvang heeft genomen. De kiembijwortels en de hoofdwortel vat men samen onder den naam *kiemwortels* of *zaadwortels*, omdat ze reeds tijdens de kieming van het zaad te voorschijn komen. De kiembijwortels groeien aanvankelijk meer zijdelings dan de min of meer omlaag gerichte hoofdwortel doch buigen na eenigen tijd eveneens vertikaal omlaag (fig. 13). Wanneer de kiemwortels een zekere lengte hebben bereikt, treden er zijwortels op en wel op de gewone

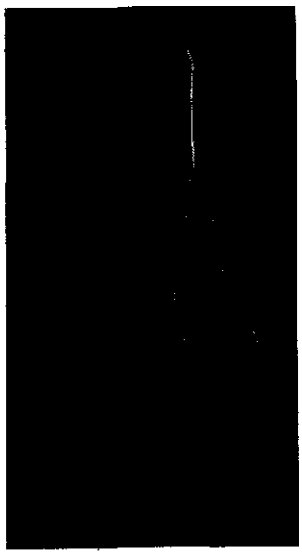

Fig. 13. *Tarweplantje, in den grond gekiemd*
Het eerste loofblad komt met zijn top uit de kiemscheede te voorschijn. 5 kiemwortels (1 hoofdwortel + 4 kiembijwortels).

wijze, d. w. z. dat er met het langer worden der wortels topwaarts telkens nieuwe zijwortels bijkomen, die later zelf weer zijwortels van hoogere orde

[1]) Onder *bijwortels* of *adventiefwortels* worden in het algemeen die wortels verstaan, die niet aan moederwortels doch uit spruiten ontstaan.

doen ontstaan. De kiemwortels vertakken zich in den regel zeer sterk en kunnen een vrij groote lengte bereiken. Op het veld heb ik deze wortels eenige keeren tot een diepte van 60 à 70 cm kunnen volgen. Volgens andere onderzoekers kunnen keimwortels een nog grootere lengte bereiken.

Wanneer het eerste, tweede of derde blad tot ontwikkeling is gekomen, treden — nog vóór de kiemwortels volgroeid zijn — de eerste kroonwortels voor den dag. In den regel zijn de kroonwortels dikker dan de kiemwortels; zij ontstaan aan de knoopen der uitstoelingszone en dus steeds — in tegenstelling met de kiembijwortels — boven de basis van het coleoptiel. Ook kunnen ze aan de halmheffer ontstaan, wanneer dit orgaan aanwezig is, zooals bij een diepe ligging van het zaad steeds het geval is. Wanneer de eerste kroonwortels voor den dag komen, bevat de korrel nagenoeg geen reservestoffen meer, zoodat de plant voor de kroonwortelvorming bijna uitsluitend is aangewezen op den toevoer van assimilaten uit de bladen. Later ontstaan er ook kroonwortels aan de knoopen der zijspruiten. Terwijl het aantal kiemwortels gering is en na korten tijd niet meer toeneemt, blijven de kroonwortels met het ouder worden van de plant in aantal toenemen. ZIJLSTRA heeft bij wintertarwe, die in ruime potten onder gunstige omstandigheden gekweekt waren, in rijpen toestand gemiddeld 110 kroonwortels geteld (182). Bij zomergranen is het aantal kroonwortels geringer (bij haver bijv. 40 à 50) doch steeds aanmerkelijk grooter dan het aantal kiemwortels. Op den akker, waar de groeiomstandigheden wegens den dichten stand van het gewas minder gunstig zijn, is het aantal kroonwortels veel geringer. Zoo werden door mij op een kleiperceel omstreeks half April bij een 60-tal jonge, nog niet doorgeschoten, wintertarweplanten gemiddeld zestien kroonwortels geteld, terwijl het aantal kiemwortels varieerde van vier tot zes. Op een perceel rogge op zandgrond, waar de zaaidiepte varieerde van 2 tot 5 cm, schommelde het aantal kroonwortels begin Mei van 2 tot 16. Gemiddeld daalde het aantal kroonwortels van 8 bij een zaaidiepte van 2 cm tot 6 bij een zaaidiepte van 5 cm. Bij dieperen zaai waren de planten minder krachtig tot ontwikkeling gekomen, waardoor de kroonwortelvorming was afgenomen. Het aantal kiemwortels bleek weinig afhankelijk te zijn van de zaaidiepte. Dit aantal varieerde van 2 tot 8 met een gemiddelde van 5. Waterkulturen van zomertarwe gaven in hetzelfde stadium van ontwikkeling 36 kroonwortels te zien. Er is verband tusschen de vorming der kroonwortels en de uitstoeling. Deze laatste neemt een aanvang, wanneer de eerste kroonwortels te voorschijn gekomen zijn. Hoe meer de plant is uitgestoeld, des te grooter is ook het aantal kroonwortels. De kroonwortels brengen vaak tal van zijwortels tot ontwikkeling, terwijl men andermaal vrij lange kroonwortels kan aantreffen die nauwelijks vertakt zijn. Zij groeien aanvankelijk meer horizontaal dan

de kiemwortels doch buigen eveneens geleidelijk omlaag. In een goed geventileerden en vochthoudenden grond kunnen de kroonwortels een groote diepte bereiken (fig. 14).

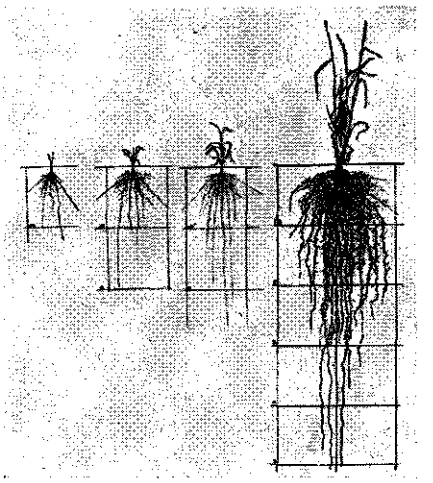

Fig. 14. *Wortels en spruiten van zomertarwe in verschillende stadiën van ontwikkeling*
De figuren zijn verdeeld in vakken van 30 cm in het vierkant. De volwassen tarweplant gaat met hare wortels 1,50 m diep.
Naar WEAVER (174).

Er bestaat tusschen de diverse graansoorten, met uitzondering van maïs, een groote overeenkomst in de ontwikkeling van het wortelgestel. Wel zijn er eenige quantitatieve verschillen, zooals blijkt uit tabel 1, waarin het aantal kiemwortels van de voornaamste graangewassen naar een onderzoek van ZIJLSTRA (182) zijn opgegeven.

Een ander verschil is, dat de wortels van rogge zich rijker vertakken dan die van tarwe, gerst en haver (144, 174). Bij dit alles moet echter worden bedacht, dat er vrij groote verschillen in beworteling kunnen bestaan tusschen de diverse rassen van eenzelfde plantensoort, waardoor het moeilijk wordt van de verschillende soorten een goed omschreven beeld te geven van het wortelstelsel. Bij de granen bijv. zijn de rasverschillen ten aanzien van de beworteling van dien aard, dat de soortverschillen hierdoor min of meer worden verdoezeld. Men leest vaak, dat haver veel meer wortels tot ontwikkeling brengt dan andere graansoorten. Hoewel dit inderdaad door verschillende onderzoekers, o. a. door SCHULZE, is waargenomen, mag dit feit niet worden gegeneraliseerd, daar vooral bij haver zeer groote verschillen

TABEL 1

Aantal kiemwortels bij diverse graangewassen

	Kultuur	Aantal onderzochte planten	Aantal kiemwortels	Gemiddeld aantal kiemwortels
Zegehaver	waterk.	5	3—4	3,2
„	grondk.	5	3	3
Zomertarwe	waterk.	8	2—7	4,75
„	grondk.	3	5—6	5,3
Wintertarwe	grondk.	3	3—5	3,7
Winterrogge	waterk.	2	3—9	6
Zomergerst	waterk.	3	4—6	5
Wintergerst	grondk.	2	4—5	4,5

Naar ZIJLSTRA (182).

in beworteling tusschen de diverse rassen zijn vastgesteld. Volgens SCHNEIDER, die de beworteling van 88 haverrassen vergeleek, varieerde het gemiddeld drooggewicht van de wortels der onderzochte rassen van 4,5 tot 13,5 g per plant. Opmerking verdient nog, dat door WEAVER, die in Amerika zeer veel wortelwaarnemingen op bouwland heeft gedaan, geen melding wordt gemaakt van het feit, dat haver meer wortels produceert dan de andere granen (174). Zelf heb ik eveneens de ervaring opgedaan, dat de wortelproductie bij haver niet altijd grooter is dan bij andere graansoorten. Bij een phosphorzuurproef in potten, die aan het Rijkslandbouwproefstation met Zegehaver en Van Hoek zomertarwe in heidegrond werd genomen, was de wortelmassa der haverplanten in het melkrijpe stadium zelfs geringer dan die der tarweplanten van gelijken leeftijd en gelijke ontwikkeling. Dit bleek echter alleen het geval te zijn in potten, die van alle noodige mestzouten waren voorzien. In de potten, die geen phosphorzuur hadden ontvangen, had de haver, die onder het phosphorzuurtekort minder had geleden dan tarwe, aanmerkelijk meer wortels tot ontwikkeling gebracht (tabel 2).

Het is dus wel heel moeilijk om een uitspraak te doen in zake het bewortelingsvermogen der verschillende graangewassen, daar hierbij niet alleen met rasverschillen doch ook met den invloed der bodemfactoren rekening moet worden gehouden.

TABEL 2

Invloed van een bemesting met fosfaat (fosforz. voederkalk) op het drooggewicht der spruiten en wortels bij Zegehaver en Van Hoek zomertarwe in het stadium van melkrijpheid

Bemesting	Gewas	Gemiddeld drooggewicht per pot (4 planten) in g		Spr/w
		Wortels	Spruiten	
P	Haver	2,83	16,04	5,67
	Tarwe	3,39	11,14	3,29
Geen P	Haver	1,09	3,91	3,59
	Tarwe	0,77	1,96	2,55

Er bestaat echter tusschen de diverse Gramineeën een essentieel verschil in de wijze, waarop de halmheffer tot ontwikkeling komt. Daar dit ook invloed heeft op de beworteling, mag deze kwestie hier niet onbesproken blijven. Terwijl de halmheffer, zooals we boven zagen, bij tarwe en eveneens bij rogge en gerst boven de kiemscheede door strekking van één of meer der onderste stengelleden ontstaat, komt dit orgaan bij haver, kanariezaad en maïs door verlenging van de kiemknoop tot stand. Hierbij worden de beide onderdeelen van het cotyl — het schildje en de kiemscheede — uit elkaar geschoven, met het gevolg, dat de kiemscheede een eind boven het scutellum komt te liggen. Het gedeelte van de as, dat zich tusschen het schildje en de kiemscheede uitstrekt en dat door verlenging van de kiemknoop is ontstaan, wordt het *mesocotyl* genoemd. De mesocotyle halmheffer herkent men hieraan, dat de kiemscheede niet, zooals bij tarwe, gerst en rogge, ter hoogte van de korrel aan den voet van de halmheffer doch hooger is ingeplant (fig. 12 rechts). Ligt de korrel extra diep in den grond, dan kunnen ook één of meer leden boven de kiemscheede aan de vorming van de halmheffer deel nemen, zoodat de halmheffer in dat geval uit het mesocotyl + eenige epicotyle leden is samengesteld.

Wanneer de halmheffer ontstaat door verlenging van de kiemknoop, dan kunnen er op willekeurige plaatsen uit dit verlengde orgaan (het mesocotyl) wortels ontstaan, die volgens definitie als kiembijwortels moeten worden beschouwd. Zoo brengt fig. 15 de mesocotyle halmheffer van maïs in beeld, waarop eenige kiemwortels tot ontwikkeling zijn gekomen. Iets dergelijks kan men ook bij andere gewassen waarnemen, waar de halmheffer door verlenging van den kiemknoop is ontstaan. Daarentegen komen de kiembijwortels bij tarwe, gerst en andere Gramineeën, die een epicotyle halmheffer

bezitten, steeds ongeveer op gelijke hoogte uit den niet verlengden kiemknoop te voorschijn (vgl. de beide afbeeldingen in fig. 12). Een eigenaardigheid van maïs is nog, dat men bij de ontkieming van het zaad vaak eenige kiemwortels in de oksel van het scutellum ziet optreden, die eerst omhoog groeien om pas na eenigen tijd omlaag te buigen.

Het is duidelijk, dat voor een juiste onderscheiding van de kiem- en kroonwortels der graanplanten met de ontstaanswijze van de halmheffer rekening moet worden gehouden. Overigens is het van weinig beteekenis, of de plant een epicotyle dan wel een mesocotyle halmheffer bezit. Zooals boven reeds werd opgemerkt, bestaat er, globaal beschouwd, tusschen de wortelstelsels van onze voornaamste graangewassen een vrij groote overeenstemming, zoodat het beeld, dat in fig. 14 van de wortelontwikkeling der tarweplanten werd gegeven, in groote trekken met het wortelbeeld van haver, gerst en rogge overeenkomt, indien deze soorten onder overeenkomstige omstandigheden zijn opgegroeid.

De beworteling der maïsplanten wijkt echter duidelijk af van die der overige graangewassen. Uit den ondersten knoop van den knop (knoopenstapel) komen er bij jonge maïsplanten een vijftal kroonwortels tot ontwikkeling die straalsgewijze in horizontale richting verder groeien. In fig. 15

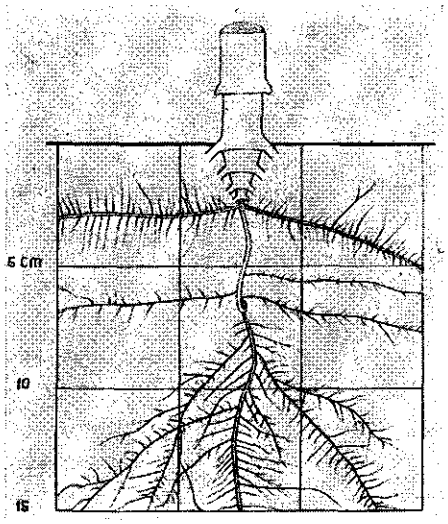

Fig. 15. *Een deel van het wortelstelsel van een volwassen maisplant, gekweekt op eschgrond*

De maiskorrel heeft 7 cm diep gelegen en er is een halmheffer van 4½ cm tot ontwikkeling gekomen. De halmheffer draagt drie kiembijwortels en gaat onderaan over in een sterk vertakte hoofdwortel. De oppervlakkige wortels zijn kroonwortels, die aan de onderste knoop van de knoopenstapel zijn ontstaan. De overige kroonwortels zijn niet afgebeeld.

ziet men enkele van deze wortels gedeeltelijk afgebeeld. Het betreft hier de beworteling van een volwassen maïsplant op een rassenproefveld te Noordlaren, waarvan de kroonwortels der hooger gelegen knoopen dicht bij de basis zijn afgeknipt. De bedoelde horizontaal gerichte wortels liggen in den regel zeer oppervlakkig (3 à 15 cm diep) en kunnen een groote lengte bereiken. Bij waarnemingen in de praktijk heb ik deze wortels eenige malen over een afstand van 60 cm kunnen volgen. Zij brengen tal van zijwortels tot ontwikkeling en hebben vooral tijdens de eerste ontwikkeling van de plant een belangrijk aandeel aan de opneming van water en voedingszouten uit den grond. De kiemwortels zijn eveneens min of meer horizontaal gericht. Zelfs de hoofdwortel, die aanvankelijk recht omlaag groeit, buigt niet zelden spoedig in horizontale richting om. In andere gevallen groeit de hoofdwortel echter in vertikale richting verder (fig. 15). Of deze variatie in de groeirichting van den hoofdwortel een raseigenschap is dan wel of zij met de bodemomstandigheden verband houdt, is niet nader onderzocht. Hoe dit ook zij, een feit is het, dat bij maïs in het eerste ontwikkelingsstadium doorgaans een oppervlakkig wortelstelsel tot ontwikkeling komt (fig. 16). De wortels,

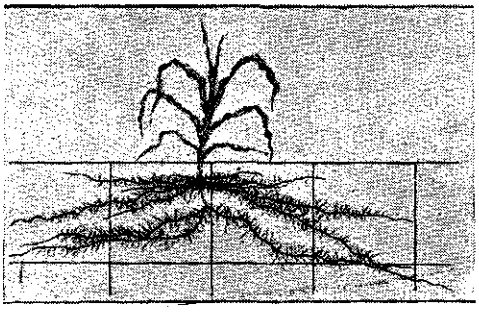

Fig. 16. *Wortelstelsel van een jonge maisplant*

De lijnen geven afstanden aan van 30 cm. Opvallend oppervlakkig wortelstelsel. De halmheffer is duidelijk zichtbaar.
Naar WEAVER (174).

die later uit de hooger gelegen knoopen ontstaan, zijn in het algemeen dikker, doorgaans meer omlaag gericht, en kunnen aanmerkelijk dieper in den ondergrond doordringen dan de oudere en lager ingeplante wortels. Hierin verschilt de beworteling van maïs van die der overige graangewassen. Terwijl bij de granen de eerst gevormde wortels (kiemwortels) omlaag groeien en de horizontale uitbreiding meer door de kroonwortels tot stand wordt gebracht, ziet men bij maïs het omgekeerde. Hier zijn juist de oudere wortels meer horizontaal gericht en worden deze door de jongere, hooger ingeplante

en meestal dieper gaande kroonwortels als het ware gekruist (fig. 17). Vaak treden er bij maïs doch ook wel bij andere graangewassen uit de onmiddellijk

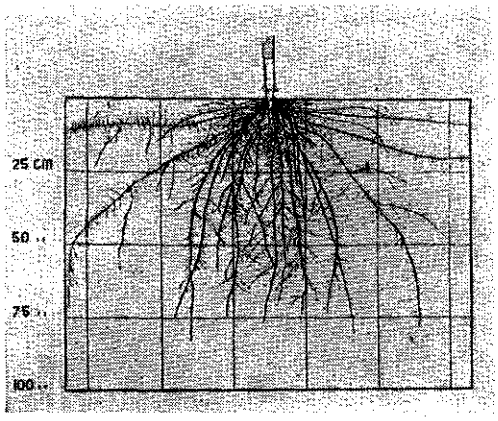

Fig. 17. *Het wortelstelsel van een volwassen maisplant op eschgrond*

boven den grond gelegen halmknoop(en) meerdere kroonwortels te voorschijn. Deze wortels, die meestal geen groote lengte bereiken, zijn boven den grond sterk verhout en onvertakt doch onder den grond met een groot aantal zijwortels bezet. Zeer dik en taai zijn deze wortels bij de laat rijpende maïsrassen, waardoor deze planten stevig in den grond bevestigd worden. Dergelijke wortels worden *steunwortels* genoemd.

Wat verder in fig. 15 en bij nadere beschouwing ook in fig. 17 opvalt, is, dat bij deze volwassen maïsplanten, die onder praktijkomstandigheden waren opgegroeid, de hoofdwortel nog aanwezig is en een rijke vertakking vertoont. Hetzelfde is ook met de kiembijwortels het geval. Dit is echter geen toevalligheid en evenmin een speciale eigenschap van maïs. Ook bij de overige Gramineeën blijven de hoofd- en kiembijwortels in den regel tot het laatst toe bestaan ondanks de nog algemeen heerschende meening, dat deze wortels kort na de kieming zouden afsterven. Vooral van den hoofdwortel wordt vaak beweerd, dat hij bij de Gramineeën een kortstondig bestaan zou hebben. Nu neemt de hoofdwortel van deze gewassen, te midden van de vele bijwortels, geen domineerende plaats in, zoodat hij weinig opvalt en bij oudere planten moeilijk terug te vinden is. In 1920 heeft ZIJLSTRA den hoofdwortel van jonge graanplanten, die resp. in voedingsoplossingen en in den grond werden gekweekt, met een geparaffineerd koperen ringetje omgeven, teneinde den hoofdwortel later gemakkelijker te kunnen terug vinden (182). Later is een Poolsch onderzoeker (152) op soortgelijke wijze

te werk gegaan en beide onderzoekers hebben kunnen constateeren, dat de hoofdwortel zelfs bij volwassen planten nog in gaven toestand aanwezig was, al wordt deze wortel op den duur meestal door de kiembijwortels overvleugeld. Zelf heb ik op bouwland meermalen waargenomen, dat de hoofdwortel en de kiembijwortels zelfs bij volwassen planten geen spoor van afsterven of degeneratie vertoonden. Inplaats van af te sterven, kunnen deze wortels, zooals boven reeds werd opgemerkt, een vrij aanzienlijke lengte bereiken en tot op groote diepte een rijke vertakking vertoonen. Zij blijven nog lang doorgroeien, al neemt het groeitempo met het ouder worden der planten sterk af (106). Wanneer de tijd van schieten nadert, komt de groei en de vertakking der kiemwortels vrijwel tot stilstand.

Een andere vraag is, of de kiemwortels voor de oudere planten nog wel beteekenis hebben. Wanneer het kroonwortelstelsel tot ontwikkeling komt, neemt het aandeel der kiemwortels aan de water- en zoutopname *relatief* af. Zoo heeft men bij tarwe gevonden, dat het gewicht der kiemwortels bij planten, die in het stadium van melkrijpheid verkeerden, 1/10 bedroeg van dat der kroonwortels (106). Daar staat tegenover, dat de kiemwortels wegens hun geringe dikte en hun rijke vertakking relatief een groot aanrakingsoppervlak met den grond bezitten en daardoor — zooals we in Hoofdstuk II zullen zien — bij het opnemen van water en voedingszouten per eenheid van wortelmassa een grootere activiteit kunnen ontplooien dan de kroonwortels. Wanneer de bodemomstandigheden een krachtige kroonwortelontwikkeling verhinderen, zooals in droge jaren bij late zaai van het gewas het geval kan zijn, kan het gebeuren dat de wateropname zelfs bij oudere planten in hoofdzaak door de kiemwortels wordt verzorgd.

Het is dus beslist onjuist te meenen, dat de hoofd- en de kiembijwortels der graangewassen spoedig verloren gaan en dat deze alleen in het eerste ontwikkelingsstadium der planten beteekenis hebben. In werkelijkheid blijven de kiemwortels onder normale omstandigheden op zijn minst in leven tot de planten beginnen te rijpen. Hoewel de rol, die zij bij het opnemen van water en voedingszouten spelen, met de ontwikkeling van het kroonwortelstelsel relatief afneemt, mag hun beteekenis zelfs bij oudere planten toch niet worden onderschat. Op pag. 88 komer wij op deze kwestie nader terug.

Ook bij de grassen is van een afsterven van de hoofdwortel tot dusver niets gebleken. Bij beemdlangbloem (*Festuca pratensis*) en bij dolik (*Lolium temulentum*), die aan het Rijkslandbouwproefstation in grond werden gekweekt, werd resp. 5 en 9 maanden na het zaaien een goed ontwikkelde en rijk vertakte hoofdwortel aangetroffen (182). In België is RAPPAPORT bij een studie over de beworteling van Engelsch raaigras (*Lolium perenne*) tot hetzelfde resultaat gekomen (127).

Uit de beschrijving, die in deze paragraaf van de beworteling der Gramineeën werd gegeven, blijkt wel heel duidelijk, dat het wortelgestel van deze planten sterk verschilt van dat der tweezaadlobbige gewassen. Bij de tweezaadlobbigen hebben we feitelijk maar met één wortel te maken die een rijk vertakt stelsel van zijwortels tot ontwikkeling brengt. Naarmate er meer zijwortels worden gevormd en de waterbehoefte der planten stijgt, nemen bij de dicotylen de hoofdwortel en de zijwortels van de 1ste orde bij de basis in dikte toe. Het wortelgestel der Gramineeën daarentegen is uit een groot aantal zelfstandige wortels opgebouwd, die geen diktegroei ondergaan. Doordat deze wortels met de leeftijd der planten geleidelijk in aantal toenemen, wordt in de stijgende waterbehoefte der planten voorzien.

De opmerking moet echter worden gemaakt, dat ook bij tweezaadlobbige gewassen naast de hoofdwortel bijwortels (adventiefwortels) kunnen optreden. Als voorbeeld noemen wij roode klaver, waar ter hoogte van de „wortelbladen" uit de verkorte stengelvoet bijwortels kunnen ontstaan, die dicht bij de oppervlakte van den grond een wortelvilt kunnen vormen. De met zijwortels bezette penwortel blijft echter bij dit gewas de belangrijkste plaats innemen. Ook kunnen er bij tweezaadlobbige planten bijwortels uit de hypocotyle as ontstaan.

De wortelontwikkeling bij aardappelplanten

Om een goed beeld te geven van de wortelontwikkeling van de aardappelplant, beginnen we met een bespreking van het wortelstelsel der zaailingen.

De kieming is epigaeisch, zooals bij dicotylen in den regel het geval is, hetgeen zeggen wil, dat de kiembladen door verlenging van het hypocotyl boven den grond worden gebracht. De eerste ontwikkeling van de plant komt op dezelfde wijze tot stand als boven voor de andere tweezaadlobbigen is beschreven. De hoofdwortel brengt een groot aantal zijwortels tot ontwikkeling, die veel water en voedsel uit den grond opnemen. In de oksels der kiembladen zijn knoppen aanwezig, waaruit eenige stengelachtige uitloopers (stolonen) tot ontwikkeling komen, die in den grond dringen en zich aan het eind tot knollen verdikken (fig. 18). De eerste uitloopers treden echter pas op, wanneer de plant eenige loofbladen tot ontwikkeling heeft gebracht. Ook kunnen er uit hooger gelegen stengelknoopen stolonen ontstaan, die eveneens omlaag groeien en in den grond een knol tot ontwikkeling brengen. De knollen zijn in den regel klein in vergelijking met de knollen der planten, die langs vegetatieven weg met behulp van poters zijn vermeerderd. Aan de knoopen der stolonen ontwikkelen zich eenige bijwortels, waaruit weer zijwortels kunnen ontstaan. De knollen zelf dragen

echter geen wortels; zij zijn de reserveorganen, die moeten dienen om nieuwe planten tot ontwikkeling te brengen, en nemen aan de water- en zoutopname

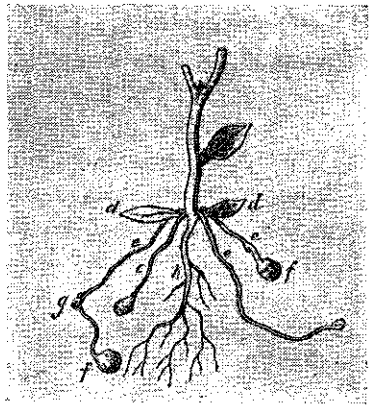

Fig. 18, *De wortelontwikkeling van een aardappelzaailing*
De wortelontwikkeling van een aardappelzaailing.
d = kiembladen.
e = stolonen.
f = knollen.
h = hoofdwortel.
Naar OUDEMANS (118).

geen deel. De ondergrondsche organen van een zaailing vertoonen tenslotte het beeld, dat in fig. 19 is afgebeeld. Het wortelstelsel der zaailingen bestaat

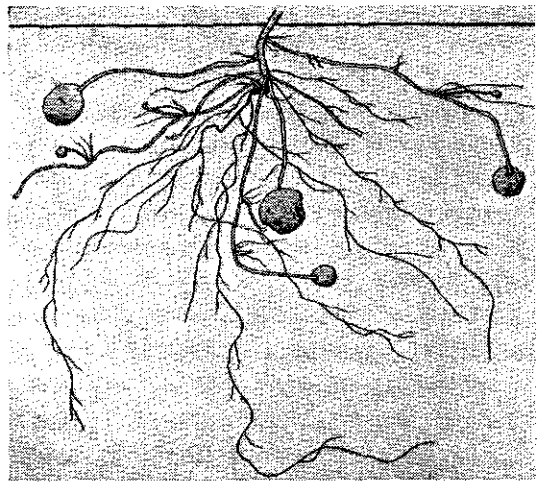

Fig. 19. *De onderaardsche deelen van een aardappelzaailing (Succes, uitgegraven 21 October)*
De onderaardsche deelen van een aardappelzaailing (Succes, uitgegraven 21 Oct.). Stolonen zijn aan de onderste stengelknoopen tot ontwikkeling gekomen en aan den top tot knollen verdikt. De hoofdwortel springt met zijn zijwortels duidelijk in het oog.

dus voor een deel uit bijwortels; de hoofdwortel is in den regel vrij kort maar neemt niettemin met zijn rijke vertakking ook bij oudere planten een belangrijke plaats in.

Geheel anders komt het wortelstelsel der pootaardappelen tot ontwikkeling. Uit den poter groeien een aantal spruiten omhoog. Deze ontstaan uit de knoppen (oogen), die betrekkelijk dicht bij den top van de knol zijn

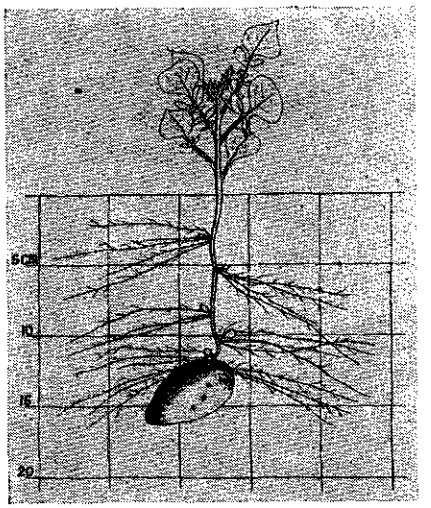

Fig. 20. *De eerste wortelontwikkeling van aardappelen bij vegetatieve vermeerdering (Thorbecke, uitgegraven op 1 Juni)*

gelegen. Uit de onderaardsche knoopen dezer spruiten komen wortels (bijwortels) en stolonen te voorschijn. De wortels bereiken reeds een aanzienlijke lengte wanneer de stolonen zich nog maar weinig gestrekt hebben. Deze

Fig. 21. *De wortelontwikkeling van een jonge aardappelplant bij vegetatieve vermeerdering (56 dagen oud)*

Oppervlakkig wortelstelsel, dat weinig dieper gaat dan 30 cm. De knollen zijn niet afgebeeld.

Naar WEAVER (174).

laatsten brengen aan den top knollen tot ontwikkeling. Meestal komen aan elke stengelknoop 1 stolo en circa 3 (1 à 4) bijwortels voor den dag. De wortels groeien eerst min of meer horizontaal. Sommige buigen na korten tijd omlaag, terwijl andere over lange afstanden horizontaal verder groeien om ten slotte al of niet omlaag te buigen. Het is geen zeldzaamheid dat een wortel op een diepte van slechts enkele centimeters horizontaal uitgroeit over een afstand van 50 tot 90 cm of nog wel meer. Zelf heb ik op aardappelakkers meermalen wortels aangetroffen, die over een afstand van 50 à 70 cm in horizontale richting waren gegroeid. De horizontale uitbreiding van het wortelstelsel is echter bij diverse rassen ongelijk. Volgens KLÄSENER, die een vergelijkende studie heeft gemaakt van de beworteling van vier aardappelrassen, varieerde de horizontale uitbreiding bij deze rassen van circa 60 tot 120 cm. Verreweg

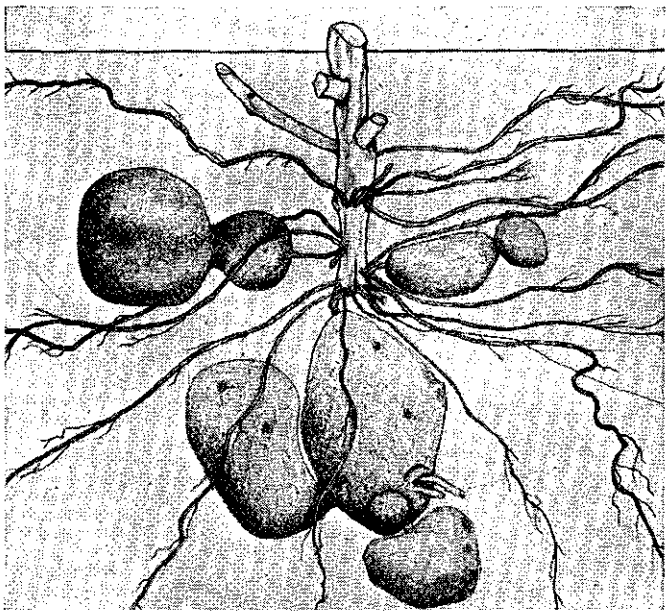

Fig. 22. *Een gedeelte van de ondergrondsche organen van een volwassen aardappelplant, die zich uit een poter heeft ontwikkeld (Thorbecke, uitgegraven 29 September)*

het grootste deel der wortels groeit echter in horizontale richting niet verder uit dan tot 20 à 40 cm om daarna omlaag te buigen. De bijwortels dragen zijwortels, die op hun beurt weer vertakt zijn. Over het algemeen zijn deze zijwortels betrekkelijk kort; soms groeit een enkele zijwortel sterk in de lengte uit en kan dan een vrij groote diepte bereiken. De wortelontwikkeling der aardappelplanten bij vegetatieve vermeerdering vindt men afgebeeld

in de fig. 20, 21, 22 en 23. Voor de diepte, die de wortels der aardappelen kunnen bereiken, verwijzen wij naar de volgende paragraaf.

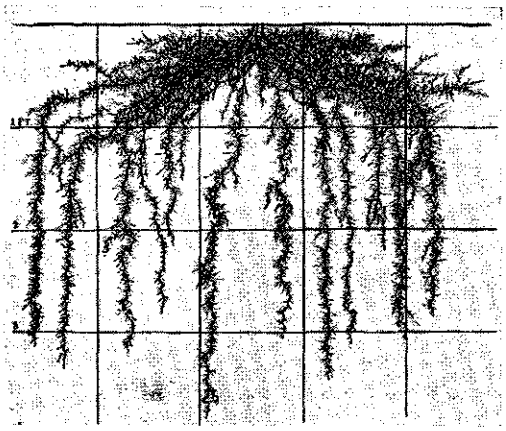

Fig. 23. *De wortelontwikkeling van een volwassen aardappelplant (vegetatief vermeerderd)*
De knollen zijn niet afgebeeld. De diepte is aangegeven in voeten. De wortels bereiken maximaal een diepte van circa 1,20 m.
Naar WEAVER (174).

De horizontale uitbreiding van het wortelstelsel komt bij aardappelen vroeg tot stand. In dit opzicht is er eenige overeenstemming met maïs, waarvan de wortels der jonge planten eveneens meerendeels horizontaal gericht zijn. Wanneer de aardappelplanten 30 cm hoog zijn, zijn de meeste wortels nog oppervlakkig gelegen. Sommige wortels bereiken in dit stadium dicht onder de oppervlakte reeds een lengte van 60 cm of meer, terwijl slechts weinig wortels dieper gaan dan 20 à 30 cm (fig. 21). Later groeien de wortels meer en meer omlaag en kunnen dan diep in den ondergrond doordringen (fig. 23).

De uitbreiding en de diepgang van het wortelstelsel der akkerbouwgewassen

In het bovenstaande hebben wij herhaaldelijk de opmerking gemaakt, dat de gewassen met hun wortels diep in den grond kunnen doordringen. Bekend zijn in dit opzicht de onderzoekingen van SCHULZE in Breslau, die diverse gewassen in diepe bakken heeft gekweekt, die vooraf met grond waren gevuld. Toen door hem de grond werd weggespoeld, bleken de meeste gewassen met hun wortels 1 à 2 m en soms nog dieper in den grond gedrongen te zijn. De laterale uitbreiding der wortelstelsels werd echter door dezen onderzoeker niet bepaald, daar de horizontaal gerichte wortels bij het spoelen omlaag waren gezakt en met de vertikale één bundel hadden gevormd. MASCHHAUPT heeft erop gewezen, dat de door SCHULZE vastgestelde diep-

gang van het wortelstelsel twijfelachtig is, omdat bij aanwezigheid van lange, zijdelings gerichte wortels na het spoelen een langere wortelbundel kan worden verkregen dan met den diepgang van het wortelstelsel overeenkomt. SCHULZE ging bovendien bij het spoelen vrij ruw te werk, waardoor er stellig wortels verloren zijn gegaan en de door hem opgegeven wortelgewichten niet betrouwbaar zijn.

Om de diepte en de horizontale uitbreiding der wortelstelsels nauwkeuriger te kunnen vaststellen, zijn aan het Rijkslandbouwproefstation te Groningen verschillende methoden toegepast. Een der methoden, die het meest met die van SCHULZE overeenkomt, bestond hierin, dat planten werden gekweekt in diepe kisten, waarin bij het inbrengen van den grond roosters van kippen-

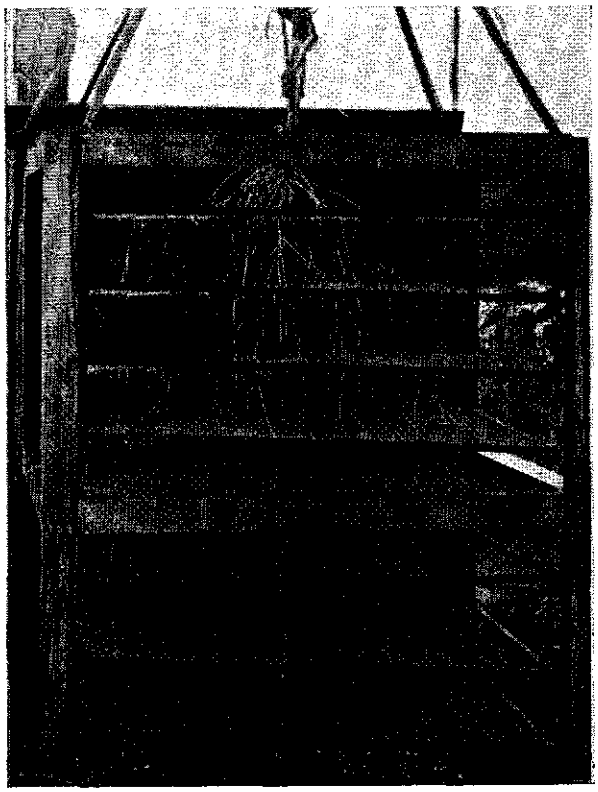

Fig. 24. *De wortels van een volwassen mosterdplant, gekweekt in een 2 m diepe kist met zavelgrond*

Op afstanden van 20 cm waren tevoren horizontale roosters van kippengaas in de kist aangebracht om het samenvallen der wortels bij het spoelen te vermijden. De wortels nemen tot een diepte van 1 m de geheele ruimte van de kist in beslag en de hoofdwortel heeft den bodem van de kist bereikt.

gaas op afstanden van 20 cm werden aangebracht om de wortelstelsels bij het spoelen in hun verband te houden. Er werd gebruik gemaakt van twee kisten, die 2 m diep en 1½ bij 1½ m wijd waren. Deze werden gevuld met zavelgrond, waarin een biet en een mosterdplant werden gekweekt, die in het midden der kisten waren gezaaid. Toen de mosterd in vollen bloei stond en de biet rijkelijk met loof was bezet, werd de grond weggespoeld. In beide gevallen bleken de hoofdwortel en eenige zijwortels tot den bodem van de kist doorgedrongen en zelfs een heel eind horizontaal over den bodem verder gegroeid te zijn, terwijl menige zijwortel de wanden en zelfs de hoeken van de kist had bereikt, hetgeen dus zeggen wil, dat de hoofdwortel een lengte had van meer dan 2 m en dat het wortelstelsel zich naar alle zijden over een afstand van ongeveer een meter had uitgebreid (fig. 24).

De planten verkeerden echter in de kisten onder zeer gunstige omstandigheden. Zij werden niet door andere planten overschaduwd en beschikten over een grondvolume van 4,5 m^3, terwijl de grond tot een diepte van 2 m in een idealen structuurtoestand verkeerde. Bovendien was de grond tot den bodem toe zeer vruchtbaar, daar deze van een vruchtbaren akker oppervlakkig was weggeschept. Op den akker zijn de omstandigheden voor het gewas minder gunstig, doordat de planten daar op geringeren afstand van elkaar staan en zoowel de structuur als de vruchtbaarheid in den ondergrond heel vaak te wenschen overlaten. De vraag rijst dus, of de plantenwortels op bouwland wel zoo diep in den ondergrond doordringen en hoever zij zich in horizontale richting uitstrekken.

In het algemeen kan men zeggen, dat de wortels op bouwland bij een eenigszins dichten stand van het gewas verhinderd worden zich ver in horizontale richting uit te breiden, maar dat zij onder gunstige omstandigheden ook op den akker meters diep in den grond kunnen doordringen. Zoo konden wij de wortels van een volwassen roggeplant op zavelgrond tot een diepte van 1,60 m volgen. Haver en rogge gingen op zandgrond resp. 1,20 en 1,70 m diep. Maïs bracht het op zandgrond tot een diepte van 1,40 en een bietenwortel reikte in de maand September op kleigrond 1,70 m diep. Zeer diep gingen de wortels van driejarige lucerne op zavelgrond. Een kuil ter diepte van 2,10 m bleek niet voldoende te zijn om de maximale diepte der lucernewortels vast te stellen. De wortels van rijpe vlasplanten drongen op zavelgrond 1,30 m diep in den grond. Zelfs aardappelen, die tot de oppervlakkig wortelende gewassen worden gerekend, hadden zoowel op zand- als op kleigrond hun wortels 1,30 m diep in den ondergrond uitgezonden. In Duitschland heeft men aardappelen aangetroffen, waarvan de wortels 2,29 m diep gingen (11). De worteldiepgang is echter bij diverse aardappelrassen zeer ongelijk gebleken (83). Uit een onderzoek van Boonstra vermelden wij nog,

dat de wortels van één der door hem onderzochte erwtenrassen in den vollen grond een diepte van 1,20 m hadden bereikt (12).

Deze getallen doen zien, dat de cultuurgewassen met hunne wortels heel wat dieper in den grond kunnen gaan dan wel eens gedacht wordt. Daar echter de diepgang van het wortelstelsel zeer variabel is naar gelang van het verbouwde ras en de bodemgesteldheid, kan een indeeling der gewassen naar de diepte der beworteling moeilijk worden opgesteld. Dat er ten aanzien van den worteldiepgang tusschen de diverse gewassen verschillen bestaan, is wel zeker. Dit kan worden afgeleid uit de publicaties van buitenlandsche onderzoekers, die een vergelijkende studie over de uitbreiding van het wortelstelsel der cultuurgewassen te velde hebben gemaakt. Zoo vindt men in het handboek van J. E. WEAVER, getiteld: *Root development of field crops* een rijkdom van gegevens, die een indruk geven van de verschillen in wortelontwikkeling en worteluitbreiding tusschen de voornaamste gewassen. Hiervoor verwijzen wij naar tabel 3, waarin de in het juist genoemde boek verspreide gegevens kort en overzichtelijk zijn samengevat.

Het valt in deze tabel op, dat wintertarwe met zijn wortels dieper gaat dan zomertarwe, en rogge dieper dan haver. Zomergerst gaat dieper dan haver doch minder diep dan de wintergranen. In het algemeen dringen wintergranen met hun wortels dieper in den ondergrond door dan zomergranen. Ongetwijfeld houdt dit verband met den langeren vegetatieduur der wintergewassen. Van deze gewassen bereiken de wortels reeds in de herfstmaanden een aanzienlijke lengte. Zoo is aan het Rijkslandbouwproefstation door MASCHHAUPT waargenomen, dat de wortels van wintertarwe op 8 December reeds 80 cm diep in den grond waren gedrongen. De wortels der wintergranen verkrijgen daardoor een belangrijken voorsprong boven de zomergranen, hetgeen hen in een regenarmen zomer een grooteren weerstand tegen droogte verleent. Vandaar dat haver meer van droogte te lijden heeft dan bijv. rogge. Dit wil natuurlijk niet zeggen, dat de verschillen in droogteresistentie tusschen de diverse gewassen alleen met de bewortelingsdiepte verband houden. Er zijn tusschen de gewassen onderling ook verschillen in de vertakking der wortels en hun wateropnemend vermogen, terwijl tevens de waterbehoefte der gewassen verschilt.

Opmerkelijk is verder, dat maïs volgens tabel 3 niet zoo diep met haar wortels in den ondergrond is gedrongen als men van dit krachtige gewas zou verwachten. Het minst diep gaan aardappelen, al bereiken deze planten met hare wortels een grootere diepte dan men in den regel denkt. Overjarige lucerne wint het in diepgang van de overige, door WEAVER onderzochte gewassen.

TABEL 3

Uitbreiding van het wortelstelsel van verschillende gewassen op bouwland

Gewas	Ras	Grondsoort	Uitbreiding van het wortelstelsel in cm	
			Horizontaal (straal wortelstelsel)	Verticaal max. diepte
Zomertarwe . .	Marquis	leem	15 à 25	120 à 150
Wintertarwe . .	Turkey Red	„	15 à 25	150 à 210
Rogge	Rosen e. a.	vochtige leem zandgrond	15 à 25 30 à 35	150 150 à 225
Haver	White Kherson	leem	15 à 28	120 à 150
Zomergerst . .	Manchuria	„	15 à 30	135 à 195
Maïs	Jowa Silver Mine	löss	90 à 105	150 à 180
Suikerbiet . . .	Kleinwanzlebener	zandige leem	15 à 45 [2] 15 à 60 [3]	150 à 180
Lucerne	„gewone" Amerikaansche	leem	30 à 60	150 à 180 [4] 300 à 360 [5] 600 of meer [6]
Aardappelen [1].	vroege „Ohio" e. a.	löss	45 à 75	75 à 110

[1]) Rijenafstand 90 cm. Afstand in de rijen 60 cm.
[2]) Oppervlakkige wortels suikerbiet.
[3]) Diepere „ „ .
[4]) Lucerne in het 1e jaar.
[5]) „ „ „ 2e „ .
[6]) Ouderne lucerne.

Samengesteld uit gegevens van WEAVER (174).

Daarentegen is de laterale uitbreiding der wortelstelsels op een bebouwden akker gering, vergeleken met die van alleenstaande planten.

Te oordeelen naar tabel 3, breiden de graanplanten hare wortels in de praktijk niet verder uit dan circa 15 à 30 cm. Ook bij suikerbieten gaan de

wortels in horizontale richting niet zoo ver als men zou verwachten. Het wortelstelsel van lucerne schijnt wat meer in de breedte uit te groeien dan dat van granen en bieten, doch al deze gewassen worden in dit opzicht overtroffen door aardappelen en maïs. De beide laatstgenoemde gewassen hebben, zooals we al gezien hebben, in hun eerste groeiperiode sterk de neiging, hun wortels in horizontale richting uit te zenden. Dit wordt nog bevorderd door de grootere standruimte dezer gewassen. Wij voegen hier nog een eigen waarneming aan toe, die op een akker met vlas, daags voor den oogst, werd gedaan. Bij dit gewas bereikten de horizontaal gerichte zijwortels in de bouwvoor een lengte van hoogstens 16 cm; beneden de bouwvoor gingen de zijwortels niet verder dan circa 5 cm.

De getallen van WEAVER komen in groote trekken overeen met onze ervaringen op Nederlandsche akkers. Wij herhalen echter, dat dergelijke waarnemingen slechts betrekkelijke waarde hebben, omdat de wortelontwikkeling in hooge mate afhankelijk is van de bodemgesteldheid. Dit wordt duidelijk gedemonsteerd door fig. 33 op pag 97, waarin de wortels van lucerne en aardappelen resp. in klei- en broekgrond in beeld zijn gebracht. De kleigrond bezat tot op groote diepte een goede structuur, terwijl op het broekperceel de ondergrond nat en taai was en een ongurstig milieu vormde voor den wortelgroei. De lucerne geeft op de klei een veel krachtiger wortelgroei in den ondergrond te zien dan de aardappelen. Daarentegen blijven de lucernewortels in den broekgrond tot de bouwvoor beperkt, terwijl de aardappelen in dezen grond nog kans hebben gezien, eenige wortels in den slechten ondergrond uit te zenden. In dit laatste geval wortelen aardappelen dus dieper dan lucerne.

Reeds eenige malen kwam de diepe beworteling van lucerne ter sprake. Dit doet de vraag opkomen, hoe het met het wortelstelsel van de overige vlinderbloemige gewassen gesteld is. Om hiervan een idee te geven, is in tabel 4 de maximale diepte opgegeven van eenige klaversoorten, zooals deze in Amerika door WEAVER op bouwland en in Duitschland door KÖNEKAMP bij culturen in diepe kisten is waargenomen.

Beide onderzoekers vonden dat roode klaver met zijn wortels dieper gaat dan witte klaver. Basterdklaver gaat volgens KÖNEKAMP dieper dan roode doch minder diep dan witte honingklaver. Andere onderzoekers hebben echter waargenomen, dat basterdklaver minder diep wortelt dan roode en witte klaver. Men is het er echter wel over eens, dat lucerne het diepst wortelt van alle klaversoorten. Een eigenaardigheid van lucerne is verder, dat zij veel zijwortels in de diepere bodemlagen tot ontwikkeling brengt, zoodat een goede ondergrond een eerste vereischte is om een lucernecultuur te doen slagen. Roode, witte en basterdklaver zijn het dichtst beworteld in den boven-

Maximale diepte van het wortelstelsel van diverse klaversoorten

TABEL 4

	J. E. WEAVER (174). Leemgrond (volle grond)		A. KÖNEKAMP (86). Leemhoudende zandgrond (in kisten)	
	Diepte wortels in cm	Ouderdom der planten	Diepte wortels in cm	Ouderdom der planten
Witte klaver	75	zomer 1e jaar	167	5 maanden
Roode klaver	120 à 180 240 [1])	einde 1e „ rijpe planten	194	5 „
Basterdklaver.	—	—	203	5 „
Witte honingklaver . .	75 circa 180 150 à 240	7 weken 4 maanden rijpe planten	260	4 „
Lucerne	150 à 180 300 à 360 600 of meer	1e jaar 2e „ oudere planten	260	4 „

[1]) Horizontale uitbreiding (straal wortelstelsel): 30 à 45 cm.

grond en dus voor hun voeding meer op de bouwvoor aangewezen, wat niet wegneemt, dat bijv. roode klaver eveneens dankbaar is voor een goede doorlatenden ondergrond. Tot de zeer diep wortelende vlinderbloemigen behoort ook lupine. Volgens KÖNEKAMP (85) kunnen gele en blauwe lupine een diepte bereiken van 2,50 m. Serradella bereikte in denzelfden tijd en onder dezelfde omstandigheden slechts een diepte van 1,30 m.

De beworteling op grasland

De wortelontwikkeling op grasland vereischt een aparte behandeling, omdat zij principieel verschilt van die der akkerbouwgewassen. Terwijl op goed bouwland de geheele bouwvoor dicht doorworteld is en ook de ondergrond vaak tot op groote diepte rijk van wortels is voorzien, is de wortelmassa op grasland doorgaans grootendeels in de zodelaag (0 tot 3 à 5 cm) geconcentreerd. Dit is te zien in tabel 5, waar het drooggewicht der wortels op zand- en kleigrasland voor de verschillende bodemlagen is opgegeven.

Het betreft hier in beide gevallen oud grasland met een grondwaterstand van 80 cm beneden het maaiveld. De wortels werden vrij gespoeld uit cylindervormige grondmonsters met een oppervlak van 177 cm² en een hoogte, die overeenkomt met de dikte van de bemonsterde laag.

TABEL 5

Verdeeling der wortelmassa in grasland op een zandgrond te Marum (Gr.) en een kleigrond te Holwierde (Gron). Mei 1940

(De getallen stellen de drooggewichten der wortels voor in grondcylinders ter hoogte van 5, resp. 15 cm en met een oppervlak van 177 cm². Bovendien zijn de wortelgewichten in procenten van het totale wortelgewicht opgegeven)

Bemonsterde laag	Zand		Klei	
	Drooggewicht wortels g	Gewicht der wortels in %	Drooggewicht wortels g	Gewicht der wortels in %
0—5	18,068	79,91	17,445	73,74
5—10	1,889	8,35	3,105	13,13
10—15	1,206	5,33	0,853	3,61
15—20	0,728	3,22	0,503	2,13
20—35	0,493	2,18	0,653	2,76
35—50	0,143	0,63	0,488	2,06
50—65	0,065	0,29	0,345	1,46
65—80	0,018	0,08	0,120	0,51
80—100	sp	+	0,145	0,61
Totaal	22,610	99,99	23,657	100,01

Blijkens deze tabel is in den zandgrond 80 % en in den kleigrond 73 % van de totale wortelmassa in de laag van 0—5 cm opgehoopt. Geheel vergelijkbaar zijn deze getallen niet, daar bij de wortelgewichten in den zandgrond de rhizomen (wortelstokken) der grassen inbegrepen zijn, terwijl deze in de kleimonsters na het spoelen waren verwijderd. Daar de rhizomen in den zandgrond een klein onderdeel uitmaakten der gezamenlijke onderaardsche plantendeelen, geeft de tabel toch een goed beeld van de verdeeling der wortelmassa over de diverse bodemlagen. De worteldichtheid is in de laag van 5—10 cm reeds veel geringer dan in de bovenste grondlaag en naar de diepte toe neemt het wortelgewicht nog meer af. In den zandgrond zijn beneden 20 cm slechts circa 3 %, in den kleigrond 6 % wortels voorhanden. Dit is het algemeene beeld van de beworteling op oud grasland, al is er natuurlijk een zekere variatie in de verdeeling der wortelmassa naar gelang van de bodemgesteldheid.

De tabel doet ons verder zien, dat de wortels op grasland een grootere diepte kunnen bereiken dan vaak gedacht wordt. In den zandgrond reiken ze ongeveer tot het grondwater (80 cm diep), in den kleigrond is zelfs menige wortel in het grondwater doorgedrongen. Op graslanden met een dieperen waterstand dan 80 cm kunnen de wortels een nog grootere diepte bereiken. Op dergelijke gronden behoort het niet tot de uitzonderingen, wanneer de wortels meer dan een meter diep in den grond dringen, al gaan zij in den regel minder diep dan de wortels der akkerbouwgewassen.

Dit feit verdient speciale vermelding, daar in handboeken over de cultuur van grasland wel beweerd wordt, dat de wortels hoogstens een diepte van 15 à 20 cm bereiken (151). Wel treft men soms een zeer oppervlakkige beworteling aan maar dit komt, doordat de maximale diepte, evenals bij de akkerbouwgewassen, sterk afhankelijk is van de bodemgesteldheid, en wel in het bijzonder van de structuur en den grondwaterstand. Voor den invloed van het grondwater verwijzen wij naar fig. 25. Men ziet hier de wortels op kleigrasland afgebeeld bij een grondwaterpeil van resp. 20, 50 en 80 cm beneden het maaiveld. De afgebeelde wortels waren van een zelfde perceel oud grasland te Holwierde (Gron.) afkomstig. Op dit perceel werden

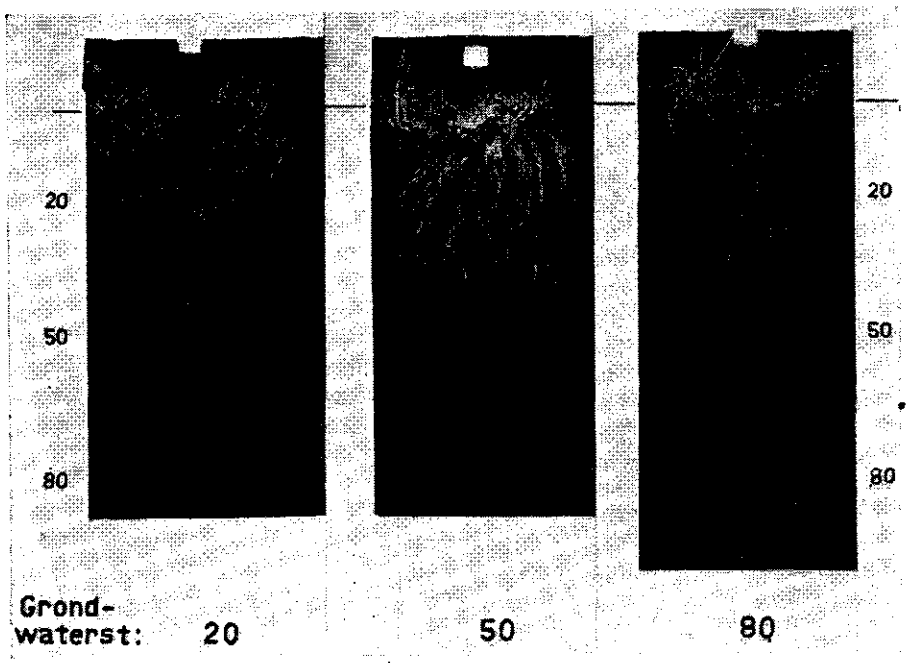

Fig. 25. *Wortelontwikkeling op kleigrasland bij ongelijken grondwaterstand*

op verschillende plaatsen blokken grond met overeenkomstige graszoden uitgegraven. Deze werden in cementen buizen overgebracht en daarna in 1 m diepe bakken geplaatst, die tot 20, 50 en 80 cm beneden den bovenrand met water werden gevuld. Daar de buizen van onderen open waren, stelde zich het grondwater in deze buizen op dezelfde hoogte in als in de betreffende bakken. De proef werd in het voorjaar van 1938 begonnen en drie jaar later beëindigd. Gedurende al dien tijd werd het grondwater op een diepte van 20, 50 en 80 cm constant gehouden. Fig. 25 laat het wortelbeeld in deze cylinders zien bij het beëindigen van de proef in de herfstmaanden van 1940. Men ziet, dat de wortels bij de hoogere waterstanden over het geheel genomen minder diep gaan dan bij den laagsten waterstand, al zijn de wortels van enkele planten erin geslaagd, diep in het grondwater door te dringen. De resultaten van deze proef zullen later uitvoeriger worden gepubliceerd.

De diepgang der wortelstelsels is echter ook afhankelijk van den ouderdom van het grasland. Op jong grasland treft men in den regel een diepere beworteling aan dan op grasland, dat langer in cultuur is. Hoe diep de grassen de eerste jaren met hun wortels kunnen gaan, ziet men in tabel 6 en 7. Naar alle waarschijnlijkheid moet het aan den grooten worteldiepgang der jonge grassen worden toegeschreven, dat de grasmat op nieuw aangelegd grasland doorgaans minder van droogte te lijden heeft dan op oud land. Met het ouder worden van het grasland trekken de wortels zich meer en meer naar de oppervlakte terug (88). Zij gaan dan niet alleen minder diep doch ze hoopen

TABEL 6

Bewortelingsdiepte van eenige grassoorten

Grassoorten	A. Könekamp. Leemhoudende zandgrond		A. Kauter. Kalkrijke kleiachtige leemgrond	
	Diepte wortels in cm	Ouderdom der planten	Diepte wortels in cm	Ouderdom der planten
Timothee (Phleum pratense L.)	133	Sept. 2e jaar	125	12 maanden
Veldbeemdgras (Poa pratensis L.)	148	„ 2e „	—	—
Kropaar (Dactylis glomerata L.)	162	„ 2e „	—	—
Beemdlangbloem (Festuca pratensis Huds.)	260	„ 1e „	140	12 maanden
Fransch raaigras (Arrhenath. elatius M. en K.)	260	Aug. 1e „	175	12 „
Italiaansch raaigras (Lolium italic. A. Br.)	—	—	145	12 „

Getallen, ontleend aan Könekamp (86) en Kauter (79).

TABEL 7

Maximale diepte der wortels van diverse grassoorten

Kultuurproef op leemhoudenden zandgrond. Planten 18 maanden oud

Grassoorten	Worteldiepte in cm	
Rietgras (Phalaris arundinacea L.)	287	diep wortelend
Fransch raaigras (Arrhenatherum elatius M. en K.)	280	
Meelraai (Holcus lanatus L.)	155	minder diep wortelend
Rood zwenkgras (Festuca rubra L.)	125	
Fiorien (Agrostis alba L.)	120	
Kropaar (Dactylis glomerata L.)	110	
Vossenstaart (Alopecurus pratensis L.)	105	
Veldbeemdgras (Poa pratensis L.)	105	
Reukgras (Anthoxanthum odoratum L.)	100	
Engelsch raaigras (Lolium perenne L.)	100	
Beemdlangbloem (Festuca pratensis Huds.)	100	
Timothee (Phleum pratense L.)	88	oppervlakkig wortelend
Kamgras (Cynosurus cristatus L.)	45	

Naar WITTE (179).

zich steeds meer in de bovenste laag van den grond op, waar ze te zamen met de onderaardsche stengeldeelen en rhizomen der grassen een dichte zode vormen. Ten slotte wordt de toestand bereikt, die in tabel 5 is weergegeven en die gekenmerkt is door een groote worteldichtheid in de zodelaag en een ijlere beworteling in de diepere lagen van den grond.

Vraagt men naar de oorzaak van het verschil in beworteling op bouwland en blijvend grasland, dan ligt het voor de hand, hierbij in de eerste plaats te denken aan den invloed der cultuuromstandigheden, daar deze op grasland in meerdere opzichten van die op bouwland verschillen.

Vooral het maaien en het beweiden, waaraan het gras bij herhaling wordt onderworpen, moet als een ernstige ingreep worden beschouwd, omdat de grassen hierdoor grootendeels van hun koolzuur assimileerende organen worden beroofd en de wortels door gebrek aan assimilaten in hun groei worden belemmerd.

Dit is door ROBERTSON nagegaan bij zaailingen van een zestal grassoorten. Een deel der planten werd telkens na een maand boven den grond afgesneden en vergeleken met planten, die deze bewerking niet hadden ondergaan. Het bleek hem, dat de groei der kiemwortels door het afsnijden der bovengrondsche organen sterk was afgenomen en dat de kroonwortel-

vorming hierdoor was vertraagd. Niet alleen bereikten de behandelde planten met hare wortels een veel geringere diepte dan de contrôle-planten doch ook het wortelgewicht was door deze behandeling sterk gedaald. De wortels bleken onder deze bewerking meer geleden te hebben dan de spruiten. Zoo bedroeg het spruitgewicht van dravik na 4 keer maaien 1/25, het wortelgewicht slechts 1/50 van het spruit- resp. wortelgewicht der ongeschonden planten. Bij witbol werd het spruitgewicht en het wortelgewicht door het maaien resp. tot 1/14 en 1/40 en bij beemdgras tot 1/8 en 1/14 gereduceerd, waaruit tevens blijkt, dat verschillende grassoorten ongelijk op het maaien reageeren.

HARRISON en HODGSON (57, 58), die diverse grassoorten van tijd tot tijd op ongelijke hoogte afsneden, vonden, dat niet alleen de spruitontwikkeling maar ook de wortelontwikkeling afnam, wanneer het gras korter werd afgesneden. Niet alle grassen bleken voor het snijden even gevoelig te zijn. Zoo leden kropaar en timothee onder deze bewerking meer dan veldbeemdgras. Uit andere onderzoekingen is gebleken, dat het voor de wortels groot verschil kan maken, hoe vaak het gras wordt gemaaid. In het algemeen lijden de wortels bij vaak snijden van het gras meer dan wanneer het gras slechts enkele malen wordt afgesneden. Dit is ook het geval, wanneer het land te vaak en te intensief wordt beweid. HANSON en STODDART vonden, dat er in dat geval door de grassen slechts weinig reservestoffen in de onderaardsche stengeldeelen worden afgezet. Het is duidelijk, dat de wortelgroei hierdoor wordt benadeeld. Ook komt het voor, dat bij te vaak snijden een deel der planten afsterft en dat de overgebleven planten wegens de grootere beschikbare ruimte en de geringere onderlinge concurrentie zich beter kunnen ontwikkelen en een krachtiger wortelstelsel kunnen voortbrengen. MEIJERS en GOEDEWAAGEN namen dit waar bij lucerne, die resp. 3 × en 5 × per jaar werd gemaaid. De totale wortelmassa en de opbrengst van het gewas per ha waren echter bij 5 × maaien aanzienlijk kleiner dan bij 3 × maaien (103).

SPRAGUE nam proeven, die in principe met die van HARRISON en HODGSON overeenkwamen. Hij ging bij verschillende grassoorten na, wat voor effect het had op de beworteling, wanneer het gewas bij tusschenpoozen 0,7 en 2,2 cm boven den grond werd afgesneden. Hierbij werd gevonden, dat de wortelmassa bij kort afsnijden van het gras in de meeste gevallen kleiner was dan wanneer het gras minder kort gesneden werd en dat de gewichtsafname der wortels naar de diepte toenam. Bij veldbeemdgras en fiorien werd de beworteling der gesneden planten vergeleken met de wortels der planten, die men gewoon had laten doorgroeien. Het resultaat was, dat de wortelontwikkeling bij fiorien door het snijden

werd *benadeeld, terwijl veldbeemdgras* in het geheel niet op deze behandeling had gereageerd. Blijkbaar is veldbeemdgras beter tegen maaien bestand dan fiorien.

Deze resultaten, die meerendeels met monoculturen van jonge planten werden verkregen, zijn tot zekere hoogte ook op oud grasland van toepassing. Op natuurlijke graslanden in Noord-Amerika stelden HANSON en STODDART bij één der prairiegrassen vast, dat de wortels van deze plant op beweid land minder diep in den grond drongen dan op onbeweid land. WEAVER (176) nam waar, dat prairiegrassen op intensief beweid land veel van droogte te lijden hebben, en schreef dit toe aan de slechte ontwikkeling der wortels. Volgens BISWELL en WEAVER neemt de wortellengte bij prairiegrassen af, wanneer het land te vaak wordt gemaaid.

Dit doet verwachten, dat er bij ons op hooiland, dat slechts enkele malen wordt gemaaid, meer wortels in den ondergrond tot ontwikkeling komen, dan op weiland, waar het gras door het vee kort gehouden wordt en onvoldoende gelegenheid krijgt zich te herstellen. Aan het Rijkslandbouwproefstation werd op stukken oud grasland, die tot op groote diepte waren uitgegraven en naar den proeftuin van het station werden overgebracht, het maaien en het beweiden nagebootst door het gras op sommige stukken tot de volle lengte te laten uitgroeien en pas daarna te oogsten en het op andere stukken kort te houden door het herhaaldelijk boven den grond af te snijden. Hierbij werd gevonden, dat het wortelnet in den ondergrond bij vaak snijden minder dicht was dan wanneer het gras slechts enkele keeren per jaar werd gesneden. Daar deze waarnemingen in 5-voud werden gedaan, kon het verschil in worteldichtheid met zekerheid worden vastgesteld. Het verschil was echter gering, niettegenstaande de ongelijke behandeling eenige jaren achtereen werd volgehouden. Op de worteldichtheid in de zodelaag was de behandeling echter nauwelijks van invloed geweest. In beide gevallen was de wortelmassa overwegend in de laag van 0—5 cm geconcentreerd. Daar het dichtheidsverschil van het wortelnet in de diepere lagen gering was, waren de planten ook op de „gemaaide" stukken voor de wateropname vrijwel geheel op de bovenste laag van den grond (0—5 cm) aangewezen. Ondanks de rijkere wortelontwikkeling in den ondergrond der „gemaaide" stukken bleek het gras juist op deze stukken meer van de droogte geleden te hebben dan op de stukken, die met kortere tusschenpoozen werden gesneden. Dit komt met de ervaring in de practijk overeen, dat hooiland in het algemeen meer van droogte te lijden heeft dan beweid land. Waardoor dit veroorzaakt wordt, moet voorloopig in het midden worden gelaten, daar nog te weinig bekend is van de factoren, die de watervoorziening der grassen op wei- en hooiland beheerschen.

De verdichting van het wortelnet in de zodelaag, die in tabel 5 (pag. 42) zoo duidelijk tot uiting komt, vindt haar oorzaak in hoofdzaak in het feit, dat grasland geen grondbewerking ondergaat. Dit heeft o. m. tengevolge, dat de mestzouten en wel in het bijzonder de kalk en de fosforzure meststoffen zeer oppervlakkig blijven liggen. Dat dit een oppervlakkige beworteling ten gevolge heeft, wordt waarschijnlijk gemaakt door het feit, dat de wortels in vochtig grasland of in land, dat geregeld met gier wordt bemest, doorgaans minder oppervlakkig zijn gelegen. In deze gevallen dringen de voedingszouten dieper in den grond door en breiden de wortels zich dienovereenkomstig over een breedere laag uit (75). Bij een laagsgewijze ophooping van de mest komt er in de bemeste laag een rijke wortelontwikkeling tot stand. Op grasland is de zodelaag niet alleen rijk aan voedingszouten doch door het afsterven en verteren der oudere wortels ook rijk aan humus, waardoor de wortelontwikkeling in deze laag nog meer wordt bevorderd. Door al deze oorzaken komt er vlak onder het bodemoppervlak een dicht netwerk van wortels tot ontwikkeling, dat de luchtverversching in de diepere bodemlagen kan verhinderen en een tekort aan zuurstof of een overmaat van koolzuur in den ondergrond kan doen ontstaan met het gevolg, dat de wortelgroei in den ondergrond wordt belemmerd. Daar komt nog bij, dat het zuurstof- en het waterverbruik in de zodelaag wegens de dichte beworteling zeer hoog is. Dit kan tengevolge hebben, dat de diepere wortels niet over voldoende zuurstof en, bij matigen regenval, ook niet over genoeg water kunnen beschikken (180). Deze omstandigheid belemmert den wortelgroei in den ondergrond doch bevordert de wortelvertakking in de zodelaag.

Een ander gevolg van het niet bewerken van den grond op grasland is, dat de bodemstructuur vaak zeer te wenschen overlaat. Een slechte structuur belemmert de zuurstofvoorziening der wortels en belet deze om actief werkzaam te zijn bij de opname van water en voedingszouten. Volgens Cleveringa (24), die een groot aantal profielwaarnemingen op grasland heeft verricht, moet de geringe wortelontwikkeling in den ondergrond op grasland in hoofdzaak aan de slechte structuur van den grond worden toegeschreven.

De ijle en vaak ondiepe beworteling beneden de zodelaag zou echter ook het gevolg kunnen zijn van omstandigheden, die met het karakter der vegetatie verband houden. Het grasdek is in hoofdzaak samengesteld uit overblijvende planten, die er een geheel andere beworteling op na houden dan de akkerbouwgewassen, die meerendeels één- of tweejarig zijn. De kiemwortels, die bij de grassen in de eerste jaren van hun ontwikkeling een groote diepte bereiken, sterven na eenigen tijd af en worden vervangen door kortere bijwortels, die aan de onderaardsche stengeldeelen ontstaan. Elk jaar sterft

een deel der bijwortels af en komen er nieuwe wortels uit de stengelknoopen te voorschijn. Volgens een onderzoek van SPRAGUE komt er op grasland bij veldbeemdgras en bij struisgras elk voorjaar een rijke beworteling tot stand, tot er in den voorzomer een maximum wordt bereikt, dat ongeveer twee maal zoo groot is als de wortelmassa in de wintermaanden. Daarna sterft een deel der wortels geleidelijk af, tot de wortelmassa tegen den winter tot de helft is gedaald. Overigens is over de periodiciteit der wortelontwikkeling bij de diverse grassoorten nog weinig bekend. Ook over den invloed der bodemfactoren op de ontwikkeling der bijwortels zijn tot dusver slechts weinig onderzoekingen verricht. Of de geringe ontwikkeling, die de wortels op grasland in de diepere bodemlagen te zien geven, aan de ongunstige groeiomstandigheden in den ondergrond moet worden geweten, zooals in het voorafgaande werd verondersteld, dan wel of men hier met een eigenschap van de planten zelf of met een invloed van de behandeling van het grasland te maken heeft, is een vraag, die nog onvoldoende is beantwoord.

Een andere eigenschap van de grasvegetatie is, dat de planten wegens de dichte begroeiing slechts over een kleine bodemruimte kunnen beschikken. Aan het Rijkslandbouwproefstation te Groningen heeft ZIJLSTRA op twee graszoden, afkomstig van oud kleigrasland in Friesland, resp. 89 en 142 planten (bewortelde spruiten) per dm^2 geteld, hetgeen gemiddeld overeenkomt met meer dan 100 millioen planten per hectare. Volgens FALKE (35) kwam SINCLAIR in Engeland bij een dergelijke telling tot een aantal van 110 millioen planten per ha. Wat dit beteekent, wordt duidelijk, wanneer men bedenkt, dat op een perceel tarwe 2 à 3 millioen planten en op een perceel aardappelen bij een pootafstand van 40 cm 62500 planten per ha voorkomen. Bij een dichten stand van het gewas neemt de strijd om het bestaan toe, waardoor zoowel de spruit- als de wortelontwikkeling wordt geremd, zonder dat dit op de productie van het gewas per ha van invloed behoeft te zijn. WEAVER (175) vond bij zonnebloemen, dat de wortels zich zoowel in horizontale, als in vertikale richting des te meer uitbreiden, hoe verder de planten van elkaar zijn verwijderd. De planten, die gekweekt werden op afstanden van resp. 5, 20 en 80 cm, bereikten met hare wortels een diepte van resp. 1,50 m, 1,95 en 2,40 m, terwijl de laterale uitbreiding der wortelstelsels toenam van 25 cm bij een plantwijdte van 5 cm tot 105 cm bij een afstand van 80 cm. Het ligt wel zeer voor de hand, dat de wortels der afzonderlijke planten op grasland, waar de concurrentie-omstandigheden wegens de dichte begroeiing zeer ongunstig zijn, in ernstige mate in hun groei worden belemmerd. Speciale proeven zijn hierover echter niet genomen.

In het bovenstaande werd een opsomming gegeven van de factoren, waarvan verwacht mag worden, dat zij invloed hebben op de wortel-

ontwikkeling der grassen. In hoeverre deze factoren werkelijk van invloed zijn en welke factoren daarbij het meeste gewicht in de schaal leggen, dient nog nader te worden onderzocht. Het wortelvraagstuk is op grasland veel ingewikkelder dan op bouwland, doordat er allerlei factoren bij betrokken zijn, die met de behandeling en de gebruikswijze van het grasland en met het speciale karakter van de grasmat verband houden. De beworteling der grassen is een onderwerp op zich zelf, dat een apart onderzoek vereischt. Hierbij zal in de eerste plaats aan de nog te veel verwaarloosde morphologische ontwikkeling der afzonderlijke grassoorten en aan den invloed der uitwendige omstandigheden op de wortelontwikkeling door middel van kweekproeven aandacht geschonken moeten worden. Slechts op deze wijze zal men op den duur tot een juiste interpretatie van de wortelbeelden op grasland kunnen geraken.

In vergelijking met het wortelonderzoek der akkerbouwgewassen zijn met de bestudeering van de beworteling op grasland nog weinig vorderingen gemaakt. Voor een groot deel is dit hieraan toe te schrijven, dat de waarnemingen in hoofdzaak aan graslandprofielen werden gedaan. Bij het profielonderzoek op grasland doen zich moeilijkheden voor, die haast onoverkomelijk zijn. Vooreerst is het onmogelijk, om de doode wortels, die in grasland wegens het periodiek afsterven van een deel der wortels steeds in groot aantal voorhanden zijn, op het oog van de levende wortels te onderscheiden. Deze onderscheiding is beslist noodzakelijk om zich een idee te kunnen vormen van de werkzaamheid der wortels in de diverse bodemlagen. Een andere moeilijkheid is, dat de zode in den regel zoo dicht doorworteld is, dat de wortels der afzonderlijke grassen slechts met groote moeite van elkaar te scheiden zijn. Ten slotte moet bij wortelwaarnemingen op grasland nog rekening worden gehouden met de sterk wisselende botanische samenstelling van het grasdek, daar deze uiteraard haar stempel drukt op het wortelbeeld.

De wortelvertakking en de vergrooting van het worteloppervlak

Daar de wortels, waaruit een wortelstelsel is opgebouwd, zich onder normale omstandigheden sterk vertakken, kunnen zij gezamenlijk een groote lengte bereiken.

Verschillende onderzoekers hebben zich de moeite gegeven, de lengte van de gezamenlijke wortels van een wortelstelsel vast te stellen. Aan een literatuuroverzicht van MILLER (108) ontleenen we hieromtrent de volgende gegevens.

Volgens HELLRIEGEL bedroeg de totale wortellengte van een rijpe gerstplant 40 m, van een rijpe tarweplant 50 m. Een andere onderzoeker stelde bij rogge- en tarweplanten, die 55 dagen oud waren en zijwortels tot den vierden graad hadden voortgebracht, een totale wortellengte vast van ongeveer 150 resp. 85 m (117). Er waren bij deze planten onderscheidenlijk 16 000 en 10 700 wortels, met inbegrip der zijwortels, tot ontwikkeling gekomen.

Bij tarweplanten, die ver van elkaar verwijderd waren, was de lengte der gezamenlijke wortels 90 à 100 maal zoo groot als bij planten, die in rijen stonden met een rijenafstand van 15 cm, waaruit weer blijkt, hoezeer de wortelontwikkeling afhankelijk is van de ruimte, waarover de planten kunnen beschikken (121).

Bij maïs, die onder gunstige omstandigheden is opgegroeid, kunnen de gezamenlijke wortels kilometers lang zijn. WEAVER (175) heeft bij maïsplanten, waaraan 5 bladen tot ontwikkeling waren gekomen, 23 wortels geteld, die in totaal met 10 000 zijwortels waren bezet.

Met de vertakking der wortels gaat een enorme oppervlaktevergrooting van het wortelstelsel gepaard. Voor de opname van water en voedingszouten uit den grond is dit van groot belang, daar met de ontwikkeling der bovengrondsche deelen een stijgende behoefte aan water en voedingszouten gepaard gaat. WEAVER heeft bij jonge wintertarweplanten het totale oppervlak der wortels en dat der bovengrondsche organen op verschillende tijdstippen bepaald en een treffende overeenstemming waargenomen in de toename van het oppervlak der bovengrondsche en dat der ondergrondsche organen. Het oppervlak der wortels werd steeds grooter gevonden dan dat der spruiten. Twee maanden na het zaaien (op 29 Nov.) bedroeg het worteloppervlak 305 cm^2, het oppervlak der spruiten 280 cm^2 (175).

In een onvruchtbaren grond, waar de bovengrondsche organen sterk in groei achterblijven, komen eveneens weinig wortels tot ontwikkeling, al wordt de groei der wortels onder deze omstandigheden in den regel minder sterk geremd dan die der spruiten. Anderzijds worden ook in een grond, die een optimale vruchtbaarheid bezit, vaak minder wortels aangetroffen dan in een middelmatig vruchtbaren grond, ook al komen de bovengrondsche organen in het eerste geval aanmerkelijk beter tot ontwikkeling. Te oordeelen naar den groei der bovengrondsche deelen, presteert een matig ontwikkeld wortelstelsel in een vruchtbaren, goed geventileerden en vochtrijken grond vaak meer dan een krachtig wortelstelsel, dat in een minder vruchtbaren grond tot ontwikkeling is gekomen.

Iets dergelijks kan men soms constateeren, wanneer men de wortels van verschillende plantensoorten of rassen in een zelfden grond onderling vergelijkt. Een rijke wortelontwikkeling wil in dat geval niet altijd zeggen,

dat er meer water en voedingszouten aan den grond worden onttrokken, daar er groote erfelijke verschillen in het zout- en wateropnemend vermogen der wortels tusschen de diverse soorten (resp. rassen) kunnen bestaan, die niet altijd met de waargenomen verschillen in wortelontwikkeling parallel gaan. Verderop komen wij hier nader op terug.

Dit neemt natuurlijk niet weg, dat het vermogen der wortels om zich sterk te vertakken en tallooze fijne wortels in den grond uit te zenden, voor de plant groote beteekenis heeft, omdat hierdoor een groot vlak van aanraking met den grond ontstaat, waardoor meer water en voedingszouten opgenomen kunnen worden. Vooral planten, die in een onvruchtbaren grond tot ontwikkeling komen of die van nature over een gering water- en zoutopnemend vermogen beschikken, zijn met een groot bewortelingsvermogen ten zeerste gebaat.

De groeisnelheid der wortels

Wortels kunnen in betrekkelijk korten tijd een groote lengte bereiken. Zoo dringen zomergewassen met hun wortels in een tijd van 5 maanden niet zelden 1,50 m of dieper in den grond door. Hieruit volgt, dat de groeisnelheid der wortels per etmaal gemiddeld ongeveer 1 cm kan bedragen.

Verschillende onderzoekers hebben den groei van plantenwortels rechtstreeks bepaald. BOONSTRA (12), die erwtenwortels in grond langs een glazen wand liet groeien, stelde vast, dat de lengtegroei varieerde van 1 tot 30 mm per etmaal. Er was eenig verschil in groei tusschen de onderzochte rassen, doch een duidelijk verband met de temperatuur en de vochtigheid van den grond kon niet worden vastgesteld. Op soortgelijke wijze heb ik bij kiemwortels van tarweplanten gedurende twee weken een wortelgroei waargenomen, die schommelde tusschen 0,9 en 35 mm per etmaal. KAUTER nam bij kiemwortels van Italiaansch raaigras en van Fransch raaigras over een periode van 30 dagen een groei waar van 8 à 9 mm per etmaal. WEAVER (175) vond bij aardappelwortels een lengtetoename van 25 mm per etmaal en bij maïs gedurende een periode van 3 à 4 weken een groei van niet minder dan 50 à 63 mm per etmaal, daarentegen bij wintertarwe gedurende 70 dagen een gemiddelde groei van 12½ mm per etmaal.

De groeisnelheid der wortels is o. m. van den leeftijd der planten afhankelijk. Vaak vertoonen de wortels bij jonge planten een sterkeren groei dan later. Het bleek mij, dat de wortelgroei van zomertarweplanten in den grond eerst toeneemt om een maximum te bereiken, wanneer 2 bladen volledig zijn ontplooid. Bij een 5-tal planten bedroeg de lengtegroei van circa 20 wortels gemiddeld 12 mm per etmaal, toen de planten het eerste

blad hadden ontplooid. Bij planten met twee bladen bedroeg de gemiddelde lengtegroei 22 mm per etmaal. Vervolgens nam de groei af tot 14 en 12 mm bij aanwezigheid van 3, resp. 4 bladen, hoewel de temperatuur van den grond eenigermate was gestegen. Dit resultaat mag echter niet worden gegeneraliseerd, daar ook andere factoren invloed hebben op den wortelgroei. Zoo neemt de wortelgroei in den regel af, wanneer de wortels in een dichte bodemlaag terecht komen. Zij wijken dan heel even van de vertikale richting af. Soms vormen de wortels een lus en groeien dan vertikaal verder. Dit herhaalt zich in een harde laag eenige malen, zoodat de wortel kronkelend zijn weg vervolgt. Tusschen de diverse gewassen bestaan er, zelfs wanneer het verwante soorten betreft, groote verschillen in wortelgroei, zooals door KÖNEKAMP (86) bij verschillende klaversoorten en grassen is aangetoond. Hij vond, dat wortels, die uiteindelijk een groote diepte bereiken, niet altijd van het begin af een sterken groei vertoonen. Zoo groeiden de wortels van incarnaatklaver aanvankelijk sneller dan die van rolklaver, hoewel de laatsten tenslotte in denzelfden tijd een twee maal zoo groote diepte wisten te bereiken. Bij rolklaver was de groei gedurende de geheele vegetatieperiode gelijkmatiger dan bij incarnaatklaver, waar de snelle groei na eenigen tijd door een langzamen groei gevolgd werd.

Bij verscheidene gewassen gaat tegen den bloei of tegen het rijp worden der planten een deel der wortels verloren. Dit is o. m. het geval bij onze granen, waarvan de wortels bij het schieten of in het bloeistadium gedeeltelijk afsterven. Soortgelijke waarnemingen zijn ook bij andere gewassen gedaan (144). De overgebleven wortels gaan echter tot het laatst toe door met het opnemen van water en voedingszouten, voor zoover deze laatste nog in den grond beschikbaar zijn.

De werkzame diepte der wortelstelsels

In de paragraaf over de uitbreiding en den diepgang der wortelstelsels en over de beworteling op grasland kwam meermalen de maximale diepte ter sprake, die de wortelstelsels der gewassen in den grond kunnen bereiken. De opmerking werd toen gemaakt, dat het aantal wortels naar de diepte toe min of meer geleidelijk afneemt, zoodat slechts enkele wortels een groote diepte weten te bereiken. Voor de zoutopname zijn deze enkele diepgaande wortels van geringe beteekenis, daar de meeste voedingszouten in den grond min of meer oppervlakkig zijn gelegen. Voor de wateropname kunnen zij van belang zijn, in geval de hooger gelegen en beter doorwortelde lagen min of meer uitgedroogd zijn. Hoewel de diepgaande wortels wegens hun geringe aantal niet aan de waterbehoefte van het gewas kunnen voldoen, kunnen

zij in dat geval een afsterven van het gewas door uitdroging helpen voorkomen. In normale gevallen zullen deze wortels voor de watervoorziening van het gewas van ondergeschikt belang zijn. Vooral op grasland, waar de hoofdmassa der wortels in de bovenste laag van den grond is geconcentreerd en waar de worteldichtheid naar de diepte toe snel afneemt, kan aan deze weinige wortels in den ondergrond geen groote beteekenis voor de voeding der planten worden toegekend. Bij de akkerbouwgewassen neemt de hoeveelheid wortels naar beneden toe doorgaans gelijkmatiger af. Toch komt het ook bij deze gewassen vaak voor, dat de worteldichtheid naar beneden toe plotseling afneemt. Dit is bijv. het geval, wanneer er ergens in den grond een laag voorkomt, waarin de wortels om een of anderen reden in hun groei worden belemmerd.

Dit is voor sommige Amerikaansche onderzoekers aanleiding geweest om onderscheid te maken tusschen de *werkzame diepte* en de *maximale diepte* van het wortelstelsel (174). Zoo kan men bijv. zeggen, dat bij de in fig. 30 (pag. 81) afgebeelde boonenwortels de werkzame diepte niet meer dan 20 cm, de maximale diepte daarentegen 70 cm bedraagt. De roggewortels van fig. 29, pag. 80, die in dalgrond tot ontwikkeling zijn gekomen, hebben volgens de Amerikaansche terminologie een werkzame diepte van 23 cm, terwijl hun maximale diepte 80 cm bedraagt. Inderdaad zou in deze gevallen de werkzaamheid der wortels in den ondergrond worden overschat, wanneer alleen de maximale diepte der wortels werd opgegeven.

Ook de roggewortels in fig. 29, die uit een eschgrond afkomstig waren, vertoonen groote verschillen in dichtheid in de diverse bodemlagen. Onder de goed doorwortelde bouwvoor ligt op een diepte van 21 cm een dichte grondlaag, die betrekkelijk arm aan wortels is. Naar beneden toe neemt de worteldichtheid geleidelijk toe, doordat de structuur van den grond gaandeweg beter werd. Op een diepte van ongeveer 75 cm neemt het aantal wortels echter plotseling af, zonder dat hiervoor een redelijke verklaring kon worden gegeven. Op een diepte van 127 cm was een 4 cm dikke, harde oerbank voorhanden, die de wortels op een enkele uitzondering na verhinderden om dieper in den ondergrond door te dringen. Overzien we de beworteling in haar geheel, dan valt vooral de dichtheidsvermindering op een diepte van 75 cm sterk in het oog. Dit wil echter niet zeggen, dat de werkzame diepte van het wortelstelsel 75 cm bedraagt. Het is immers heel goed denkbaar, dat een betrekkelijk wortelarme laag onder gunstige omstandigheden meer effect sorteert dan een wortelrijke laag, die door uitdroging of anderszins onvoldoende water en voedsel voor de wortels beschikbaar heeft.

Er zit dus iets willekeurigs in, om onderscheid te maken tusschen de werkzame en de maximale diepte van het wortelstelsel. Wij zullen daarom in het

vervolg slechts dan van de werkzame diepte melding maken, wanneer deze zeer scherp in het wortelbeeld is afgeteekend.

Wortelharen

Wortelharen zijn de haarvormige uitstulpingen der opperhuidscellen. Zij kunnen een lengte van ongeveer 1 cm bereiken, en zijn vaak aanmerkelijk langer dan de wortel dik is. De dikte der wortelharen bedraagt gemiddeld 0,01 mm. De opperhuidscellen dragen elk nooit meer dan één wortelhaar.

In de landbouwliteratuur worden de wortelharen vaak verward met haarwortels. Vooral in referaten komt het vaak voor, dat door den referent van haarwortels wordt gesproken, waar door den auteur wortelharen werden bedoeld, en omgekeerd. Haarwortels zijn echter fijne zijwortels van hoogere orde. Dit zijn dus complete wortels, die, hoe fijn van bouw ook, aanmerkelijk dikker zijn dan wortelharen en daarmee morphologisch niet op één lijn mogen worden gesteld. Haarwortels zijn identiek met de zgn. zuigworteltjes, die wegens hun relatief groote oppervlak en hun talrijkheid een belangrijk aandeel hebben aan het opnemen van water en voedingszouten. De naam zuigwortel is evenmin gelukkig gekozen; met het woord zuigwortels wordt ten onrechte gesuggereerd, dat alleen deze wortels een „zuigfunctie" bezitten, hoewel ook de dikkere en langere moederwortels, althans in het topgedeelte, deelnemen aan de opname van water en voedingszouten.

Wortelharen ziet men pas op een afstand van 1 à 4 mm van de top verschijnen. In vochtige lucht zijn zij volkomen recht en loodrecht op de wortel geplaatst. In den grond daarentegen zijn ze onregelmatig gevormd, doordat zij zich tusschen de bodemdeeltjes een weg moeten banen. Zij zijn innig met de bodemdeeltjes verbonden en kunnen wegens hun geringe dikte in bodemcapillairen doordringen, mits deze niet veel nauwer zijn dan 0,01 mm. Niet door alle epidermiscellen worden wortelharen gevormd. De dichtheid van de beharing is afhankelijk van het milieu, waarin de wortels zich bevinden. Over de factoren, die op de vorming der wortelharen invloed uitoefenen, is veel geschreven, doch de opvattingen hierover loopen uiteen. Bij waarnemingen in den grond krijgt men in het algemeen den indruk, dat de beste beharing optreedt, wanneer genoeg lucht en tevens genoeg vocht beschikbaar is, bijv. in bodemholten, die met waterdamp verzadigd zijn. Is de grond te droog of te nat, dan is het aantal wortelharen doorgaans geringer. Bij verscheidene moeras- en waterplanten, waarbij de wortels in modder of water groeien, ontbreken de wortelharen volkomen. Er zijn echter ook waterplanten, waarvan de wortels onder deze omstandigheden sterk

behaard zijn. Bij waterkulturen zijn de wortels in den regel eveneens met haren bezet. Van de overige factoren, die invloed zouden hebben op de vorming der wortelharen, noemen wij de temperatuur, de aanwezigheid van giftige stoffen en de pH van den grond. Over den invloed van den zuurgraad op de vorming van wortelharen heb ik aan het Rijkslandbouwproefstation eenige waarnemingen gedaan bij rogge op een pH-proefveld. Op de zuurste veldjes (pH circa 4,0) werden slechts weinig wortelharen aangetroffen, een feit, dat door andere onderzoekers ook bij haver en tarwe is waargenomen. Ook de lengte der wortelharen is van de bodemomstandigheden afhankelijk.

De dichtheid der beharing kan vrij aanzienlijk zijn. Bij maïs en erwten bleken de wortels in het wortelharengebied over een lengte van 1 mm rondom met resp. 1925 en 1094 haren bezet te zijn, terwijl bij suikerriet over dezelfde afstand maximaal 870 haren zijn geteld. Per mm^2 bedroeg dit aantal bij maïs 425 en bij erwten 232. Andere hebben de dichtheid der beharing uitgedrukt in de zgn. *wortelharen-index*, een getal, dat het aantal wortelharen aangeeft in procenten van het totale aantal epidermiscellen in de betreffende wortelzone. Bij wortels van een koffiestruik bleek de wortelharenindex een waarde te hebben van 24, hetgeen dus zeggen wil, dat ongeveer 1/4 gedeelte der wortelharenzone met haren was bezet. Is de wortelharenzone geheel tot ontwikkeling gekomen, dan komen er later geen nieuwe haren meer bij.

De levensduur der haren is zeer wisselend. Vaak houden de haren slechts enkele dagen tot enkele weken stand, terwijl zij in andere gevallen vele maanden tot zelfs jaren kunnen blijven bestaan. In verband hiermee kan de wortelharenzone soms zeer uitgestrekt zijn. Bij granen bijv. kan men zoowel in waterkulturen als in grond wortels aantreffen, die tot aan de basis behaard zijn. WEAVER vond bij tarwe, dat de kiemwortels van zeven weken oude planten nog vrijwel geheel met levende wortelharen bezet waren. Hoe lang de wortelharen in leven blijven, hangt van de plantensoort en van de omstandigheden in den grond af. Bij uitdroging van den bovengrond gaat de schors in de wortelbasis spoedig tot verkurken over, zoodat de opperhuidscellen en de wortelharen dan eerder afsterven.

Niet zelden treft men op het basale gedeelte van een wortel oogenschijnlijk een gezonde beharing aan, terwijl er in de buitenste schorslaag reeds verkurking is opgetreden. De haren zijn in dat geval afgestorven zonder tot rotting te zijn overgegaan. Doode plantendeelen kunnen in den grond soms lang blijven bestaan. Het vergaan van de plantenresten is een bacterieel proces, dat afhankelijk is van de bodemgesteldheid. Van grooten invloed hierop is de zuurgraad van den grond, zooals aan het Rijkslandbouw-

proefstation door GERRETSEN [1]) bij een onderzoek over het vergaan van stoppelresten is vastgesteld.

Dit wil dus zeggen, dat het *werkzame* gedeelte der wortels, dat ook wel de „absorptiezone" genoemd wordt, niet altijd met de wortelharenzone behoeft samen te vallen. Wil men een idee krijgen van het werkzame oppervlak van een wortelstelsel, dan dient men te onderzoeken, in hoeverre de wortelharen nog in leven zijn. Men kan de levende van de doode wortelharen onderscheiden, door de wortels in aanraking te brengen met kleurstoffen, die alleen de levende wortelharen kleuren. Ook kan men gebruik maken van kleurstoffen, die alleen in doode cellen doordringen. Een andere methode is, dat men de wortelharen aan plasmolyse onderwerpt. Wortelharen, die een duidelijke plasmolyse vertoonen, kunnen als levend worden beschouwd. EVANS, die de plasmolytische methode bij wortels van suikerriet toepaste, stelde vast, dat de geheele wortelharenzone, die zich bij de wortels van deze plant tot de basis uitstrekte, nog in leven was. Het aantal levende wortelharen was echter in het jongste gedeelte der wortels het grootst en nam naar de basis toe regelmatig af. Hij komt tot de conclusie, dat de wortelharenzone bij suikerriet in haar geheel als de „werkzame" zone kan worden beschouwd. Aan het Rijkslandbouwproefstation zijn wij bij kleuring van haverwortels met neutraalrood tot hetzelfde resultaat gekomen. Wij gebruikten hiervoor een alkalische oplossing van deze kleurstof. Deze gele kleurstof kleurt het zure celvocht van levende cellen rood, doordat zij gemakkelijk in het levende plasma binnendringt. Bij toepassing van deze methode waren de levende wortelharen door hun roode kleur gemakkelijk van de doode, kleurlooze wortelharen te onderscheiden. Ook bij haver waren de wortels in hun geheel met haren bezet doch het aantal levende wortelharen nam, evenals bij suikerriet naar de basis toe geleidelijk af.

Bij tweezaadlobbige gewassen strekt het wortelharengebied zich doorgaans minder ver naar de basis uit. Uit onderzoekingen van SJERP en BREWIG is gebleken, dat er ook buiten de wortelharenzone, en wel aan de basale zijde daarvan, waterabsorptie kan plaats vinden. Dit was het geval bij de hoofdwortel van een tuinboon, die van zijn zijwortels was beroofd. Werden de zijwortels niet verwijderd, dan bleef de wateropname tot het wortelharengebied beperkt. Wanneer er door het verwijderen van een deel der wortels of door een sterke transpiratie hooge eischen aan de wortels worden gesteld, dan neemt een grooter deel van het worteloppervlak aan de absorptie deel.

Tal van physiologische proeven zijn genomen, om de grenzen van het absorptie-oppervlak der wortels vast te stellen en om na te gaan, met welke intensiteit de water- en zoutopname in de verschillende worteldeelen plaats

[1]) Korte Meded. v. h. Rijkslandbouwproefstation n° 31, 1934.

vindt. Hierbij is gebleken, dat de wateropname in het algemeen het sterkst is in het wortelharengebied. In de strekkingszone wordt in den regel minder water opgenomen dan in het wortelharengebied. De uiterste top van den wortel schijnt slechts een gering aandeel te hebben aan de opneming van water en voedingszouten.

Het nut der wortelharen is voor de plant hierin gelegen, dat het aanrakingsvlak der wortels met den grond hierdoor enorm wordt vergroot, waardoor meer water en voedingszouten aan den grond kunnen worden onttrokken. De wortelharen zijn voor de plant vooral dan van beteekenis, wanneer de grond vrij droog en (of) betrekkelijk arm aan voedingszouten is. Wanneer echter het water en de voedingszouten gemakkelijk voor de wortels bereikbaar zijn, zooals bijv. bij een waterkultuur het geval is, dan is het nut der wortelharen twijfelachtig. Men neemt tegenwoordig aan, dat er in een voedingsoplossing of in een vochtigen grond voldoende water beschikbaar is om zelfs bij afwezigheid van wortelharen in de waterbehoefte der planten te kunnen voorzien. Het zou in hoofdzaak van de endodermis afhangen, hoeveel water er door de opperhuid wordt opgenomen en de wortelharen zouden slechts in een drogen grond voor de wateropname beteekenis hebben. Dat een rijke bezetting met wortelharen in een voedselarme omgeving van belang kan zijn, blijkt uit een onderzoek van SOMMER, die de dichtheid van de beharing op de wortels van zes verschillende gewassen (waaronder maïs, boekweit en tarwe) vergeleek en deze in verband bracht met de fosfaatopname dezer gewassen. Het bleek haar, dat boekweit en tarwe, die veel wortelharen bezitten, met een lagere fosfaatconcentratie in de voedingsoplossing kunnen volstaan dan maïs, die slechts spaarzaam met wortelharen bezet is.

Daarnaast hebben de wortelharen vermoedelijk nog een andere functie. Doordat de haren zich innig met de bodemdeeltjes vereenigen, worden de wortels achter den top in den grond vastgeankerd. Het ligt voor de hand, dat de groeiende worteltop zich hierdoor gemakkelijker in den grond kan boren. Vooral in den lossen bovengrond, die op zich zelf aan de wortels weinig steun biedt, zal het indringen der wortels in den grond dank zij de wortelharen worden vergemakkelijkt. Zoo is het opmerkelijk, dat de kroonwortels van onze granen, die oppervlakkig tot ontwikkeling komen, bij de basis gewoonlijk een dichte beharing vertoonen, terwijl de dieper gelegen kiemwortels doorgaans spaarzamer met wortelharen bezet zijn. Opmerkelijk is ook, dat er op de wortelscheede van kiemende graankorrels haren tot ontwikkeling komen, die met wortelharen veel gelijkenis vertoonen. ZIJLSTRA (183) heeft erop gewezen, dat het niet waarschijnlijk is, dat de haren van de wortelscheede een belangrijke rol spelen bij de opneming van water en voedingszouten en dat hun beteekenis vermoedelijk hierin gezocht moet

worden, dat zij de kiemende zaden in den grond bevestigen en daardoor het indringen van den hoofdwortel in den grond helpen mogelijk maken.

Wortelcontractie

Een eigenaardigheid, die men bij plantenwortels dikwijls kan waarnemen, is, dat ze, na een zekere lengte te hebben bereikt, een verkorting ondergaan. Heel duidelijk is dit te zien bij bolgewassen, waar de wortels tengevolge van de contractie dwarse plooien vertoonen. Ook bij de landbouwgewassen treden wortelverkortingen op, al springt de contractie daar niet altijd even duidelijk in het oog. Bij vele tweezaadlobbige gewassen heeft de verkorting van den hoofdwortel tengevolge, dat de hypocotyle as min of meer in den grond getrokken wordt. Bij planten, die in het bezit zijn van een rozet van wortelbladen, wordt het rozet door de contractie van de hoofdwortel tegen den grond gedrukt. Voor tweejarige en overblijvende gewassen heeft dit het voordeel, dat de knoppen, die zich aan de stengelvoet bevinden, dichter bij den grond komen te liggen en daardoor minder aan beschadiging zijn blootgesteld. De wortelcontractie voorkomt verder, dat de wortels bij inklinken van den grond met hun basis boven den grond komen te liggen.

Hier te lande is het verschijnsel het eerst bestudeerd door HUGO DE VRIES (167), die bij bieten en klaverwortels een contractie van circa 10 % heeft vastgesteld. Bij een hoofdwortel van klaver werd één keer een samentrekking van wel 25 % waargenomen. In andere gevallen bedraagt de contractie der wortels echter niet meer dan enkele procenten. ARBER[1]) vermeldt, dat er volgens een onderzoek van RIMBACH bij Gramineeën geen wortelcontractie voorkomt.

Op het eerste gezicht zou men denken, dat de contractie op waterverlies berust. In werkelijkheid is dit verschijnsel juist een gevolg van de wateropname door de levende cellen van den wortel. Doordat er een verschil in rekbaarheid bestaat tusschen de verschillende deelen der celwand, treedt er in de cellen een volumevergrooting in dwarse richting op, die met een samentrekking der cellen in de lengte-richting gepaard gaat. De contractie heeft plaats in het volwassen gedeelte der wortels. De jonge cellen bij den wortel-top, die nog bezig zijn zich te strekken, nemen aan de contractie geen deel.

Ook zijwortels kunnen een contractie ondergaan. Evenals de hoofdwortel zijn ook de zijwortels met het behaarde topgedeelte in den grond verankerd. Wanneer er nu in het volwassen (meer basale) gedeelte der zijwortels contractie optreedt, worden deze wortels, die aanvankelijk een slingerend verloop hadden, min of meer gestrekt. Door de contractie worden de hoofd- en zijwortels gespannen, waardoor de plant steviger in den grond wordt bevestigd.

[1]) ARBER, A. The Gramineae. Cambridge Univ. Press 1934.

De groeirichting der wortels

In een homogenen grond, waarin het bodemwater, de zuurstof, de voedingszouten en de temperatuur gelijkmatig zijn verdeeld, wordt de groeirichting van den hoofdwortel en van de zijwortels der 1ste orde uitsluitend door de zwaartekracht beheerscht. In een dergelijk milieu groeit de hoofdwortel vertikaal omlaag. Dat dit onder invloed van de zwaartekracht gebeurt, kan men aantoonen, door den hoofdwortel een horizontalen stand te geven. In de strekkingszone treedt er dan een kromming op, die tengevolge heeft, dat de worteltop rechthoekig ombuigt en vertikaal omlaag groeit. De zijwortels van de eerste orde nemen ten opzichte van de richting, waarin de zwaartekracht werkt, een scheeven stand in. Hun groeirichting wordt echter eveneens door de zwaartekracht bepaald. Geeft men een hoofdwortel, die met zijwortels bezet is, een scheeve stand, dan treedt er in de strekkingszone der zijwortels een kromming op, waardoor deze wortels van richting veranderen, tot zij wederom denzelfden hoek maken met den inmiddels ook vertikaal omlaag gegroeiden hoofdwortel. Niet altijd is de werking van de zwaartekracht even duidelijk. De hoofdwortel van onze granen bijv. groeit eerst min of meer scheef omlaag om pas na eenigen tijd in vertikale richting verder te groeien. Iets dergelijks kan men ook bij bijwortels waarnemen. Bij maïs kan het zelfs gebeuren, dat de kiembijwortels, die achter het schildje ontstaan, eerst tusschen het schildje en de as omhoog groeien en deze groeirichting nog eenigen tijd behouden, alvorens vertikaal omlaag te buigen.

Bij de zijwortels van hoogere orde doet de zwaartekracht haar invloed in mindere mate of in het geheel niet gelden. Zoo kan men in den grond gemakkelijk constateeren, dat de fijnere worteltakken vaak naar alle kanten gericht zijn.

Krommingen, die de organen der plant onder invloed van de zwaartekracht ondergaan, worden *geotropische* krommingen genoemd. Geotropische wortelkrommingen neemt men vaak waar in gronden, waarin plaatselijke verdichtingen voorkomen. Bereiken de wortels een harde laag, dan groeien zij in horizontale richting over deze laag verder tot zij een minder verdicht gedeelte bereiken en hier geotropisch omlaag buigen.

Ook andere invloeden kunnen in den grond krommingen (tropieën) doen ontstaan. Zoo kunnen wortels, die in een droog gedeelte van den grond zich bevinden, zich krommen naar bodemlagen, die meer vocht bevatten. Bij ongelijke verdeeling van de zuurstof in den grond kunnen de wortels zich richten naar de zuurstofrijkere plekken. Ook kan men soms wortelkrommingen waarnemen, wanneer de voedingszouten ongelijkmatig in den grond zijn verdeeld. Op deze verschijnselen komen wij in de Hoofdstukken II t/m V nader terug.

Het zijn meer speciaal de worteltoppen, die voor deze invloeden gevoelig zijn. De reactie komt echter niet in den top doch in de strekkingszone tot stand, die zelf voor deze „prikkels" weinig of niet gevoelig is. De kromming is het gevolg van een ongelijke groei (celstrekking) aan weerszijden van de strekkingszone.

Wortelconcurrentie

De wortels der planten voeren in den grond een strijd om water, voedingszouten en zuurstof. De concurrentie is uiteraard het grootst, wanneer de planten dicht opeen staan en wanneer de hoeveelheid water, mineralen en zuurstof in den grond beperkt is. Een pas bezaaide akker is kort na het opkomen der planten doorgaans dicht met kiemplanten bezet doch geleidelijk komt er een „uitdunning" tot stand, doordat de zwakkere planten het in den strijd om het bestaan tegen de sterkere moeten afleggen. Naast de belichting en andere bovengrondsche factoren spelen de bodemomstandigheden bij de concurrentie een belangrijke rol (44). Dat bijv. de randplanten op een onvruchtbaren akker in den regel een krachtigeren groei vertoonen, is niet zoozeer een gevolg van de betere belichting dan wel van het feit, dat deze planten hare wortels buiten den akker uitzenden, waar zij over meer grond kunnen beschikken en minder concurrentie van elkaar ondervinden. De concurrentie tusschen de individuen van eenzelfde plantensoort wordt nog verscherpt door het feit, dat deze planten gelijke eischen stellen aan den grond en dat de wortels meerendeels in dezelfde bodemlagen tot ontwikkeling komen.

Dit wil niet zeggen, dat er geen concurrentie tusschen de individuen van verschillende soorten kan plaats vinden. Doordat verschillende soorten vaak ongelijke eischen stellen aan den grond, is een bepaalde grond niet voor alle soorten even geschikt. Het gevolg hiervan is, dat in een mengcultuur de beter aangepaste soorten de andere soorten overvleugelen of soms zelfs geheel kunnen verdringen, alhoewel de minder goed aangepaste soorten zich in monocultuur in den regel nog wel weten te handhaven.

Ook de bouw van het wortelstelsel kan daarbij van groote beteekenis zijn. Door COSTER (27) werd aangetoond, dat de djatiboom van groenbemesters, die evenals de djati oppervlakkig wortelen, meer nadeel ondervindt dan van planten, die hare wortels in hoofdzaak in de diepere bodemlagen uitzenden. In het laatste geval is de djati voor zijn water- en voedselvoorziening in hoofdzaak op een andere bodemlaag aangewezen, waardoor hij van de andere planten minder schade ondervindt.

Dat dergelijke verschijnselen niet altijd op voedselconcurrentie berusten, bleek uit watercultuurproeven van S' JACOB met robustakoffie, die al of niet

tezamen met *Salvia occidentalis*, een groenbemester, werd gekweekt. In de kulturen zonder Salvia kwamen de koffieplanten veel beter tot ontwikkeling. Met groote waarschijnlijkheid kon worden aangetoond, dat de schadelijke werking van Salvia op zuurstofconcurrentie berust.

De concurrentiemiddelen, waarover de wortels beschikken, zijn hiermee nog niet uitgeput. Door verschillende onderzoekers zijn aanwijzingen verkregen, dat de afscheiding van schadelijke stoffen door de plantenwortels een belangrijke factor kan zijn in den bestaansstrijd der planten. Wij zullen dit probleem, dat ons te ver van ons onderwerp zou afvoeren, niet nader bespreken, teminder daar verscheidene gevallen van concurrentie, die op de afscheiding van toxische stoffen door de wortels schenen te berusten, uit den strijd om voedsel, water en zuurstof kunnen worden verklaard. Anderzijds zijn er gevallen bekend geworden, waarin door de wortels stoffen worden afgescheiden, die een gunstigen invloed hebben op de ontwikkeling van andere plantensoorten. Door VIRTANEN werd gevonden, dat er uit de wortelknolletjes der Leguminosen organische stikstofverbindingen naar buiten treden, die een gunstig effect uitoefenen op de ontwikkeling van gerst, haver en andere niet-vlinderbloemige gewassen.

Het verschil in beworteling tusschen rassen van eenzelfde plantensoort

Boven werd reeds de aandacht gevestigd op het feit, dat er bij de diverse rassen van eenzelfde plantensoort vrij groote verschillen in de wortelontwikkeling kunnen bestaan. Wij noemden reeds het onderzoek van SCHNEIDER, die de wortelgroei van 88 haverrassen in potten vergeleek en in de drooggewichten der wortels bij volwassen planten een variatie vond van 4,5 tot 13,5 g per plant. Merkwaardigerwijze gaven de rassen met de laagste wortelgewichten de beste spruitontwikkeling en de hoogste opbrengst. De opbrengst viel in het algemeen des te hooger uit, naarmate de gewichtsverhouding van spruit en wortel (spr/w) hooger was. Het waren vooral de vroegrijpe rassen, die zich door een hoog spruitwortel-quotient en een hooge opbrengst onderscheidden. De conclusie ligt voor de hand, dat de superieure rassen met hun wortels een grootere activiteit bij de zoutopname aan den dag leggen.

Een soortgelijk verband tusschen de spruit-wortel-verhouding en de opbrengst werd door BOONSTRA (12) vastgesteld bij een 7-tal erwtenrassen, die door hem in den vollen grond werden gekweekt. Ook bij dit gewas brachten de productievere rassen minder wortels voort (tabel 8). BOONSTRA kon in een later onderzoek aantoonen, dat de betere rassen per gewichtseenheid van het wortelstelsel meer water en voedingszouten opnemen dan de minder productieve rassen.

TABEL 8

Overzicht van de wortelontwikkeling van verschillende erwtenrassen

(Tusschen haakjes zijn de rangcijfers opgegeven)

Erwtenrassen	Spruit/wortel	Droog-gewicht boven-grondsche deelen g	Droog-gewicht wortels g	Zaad-opbrengst g	% wortels (droog-gewicht) dieper dan 30 cm
1927					
M.N.K.	11,50 (1)	57,02 (2)	4,96 (2)	32,89 (1)	25,7 % (1)
V 38	8,68 (2)	66,84 (1)	7,70 (1)	28,84 (2)	22,1 % (2)
1928					
Fr.	13,99 (1)	41,94 (5)	2,97 (5)	23,25 (1)	29,5 % (2)
Cap.	12,93 (2)	59,70 (2)	4,78 (3)	22,11 (2)	—
Per.	10,08 (3)	60,99 (1)	6,08 (2)	10,98 (5)	32,9 % (1)
M.N.K.	9,74 (4)	42,29 (4)	4,36 (4)	17,01 (3)	27,6 % (4)
V 38	8,41 (5)	53,32 (3)	6,30 (1)	14,44 (4)	26,9 % (5)
1929					
Vict.	16,76 (1)	47,83 (1)	2,94 (3)	19,02 (1)	28,1 % (1)
Unica	13,40 (2)	37,47 (3)	2,78 (4)	18,79 (2)	18,4 % (2)
M.N.K.	12,22 (3)	37,00 (4)	3,05 (2)	13,37 (3)	15,3 % (3)
V 38	8,27 (4)	44,46 (2)	5,40 (1)	9,71 (4)	5,9 % (4)

Naar BOONSTRA (12).

Dezelfde onderzoeker heeft ook de werkzaamheid der wortels vergeleken van twee suikerbietrassen, die in de praktijk groote verschillen in opbrengst te zien geven. Hij stelde de water- en zoutopname in opeenvolgende groeiperioden vast en bracht deze met de wortelgewichten in verband. Op deze wijze kon worden aangetoond, dat het beste ras met zijn wortels actiever aan de absorptie deelnam dan het minder productieve ras (14).

Ook kan er tusschen diverse rassen verschil bestaan in de diepte, die de wortels bereiken. BOONSTRA constateerde bij erwten de diepste wortelgroei bij de beste rassen, niettegenstaande het totale gewicht der wortels bij deze rassen geringer was (tabel 8). Experimenteel kon worden aangetoond, dat de diepgaande wortels groote beteekenis hebben voor de watervoorziening van het gewas (12).

Dit wil echter niet zeggen, dat een grootere resistentie tegen droogte altijd samengaat met een diepere beworteling.

In Indië heeft TOLLENAAR de beworteling bestudeerd van twee tabaksoorten, die een ongelijke resistentie tegen droogte vertoonden. Het resistentere ras ging met zijn wortels niet dieper dan het ras, dat minder

goed tegen droogte bestand was. Wel waren er bij het resistente ras meer wortels gevormd. Het absorptie-oppervlak was dus grooter, waardoor meer water opgenomen kon worden. Bovendien groeiden de wortels van dit ras sneller, zoodat de planten reeds in haar jeugd over een uitgebreid wortelstelsel konden beschikken.

Een overeenkomstig resultaat verkreeg HUBBARD bij rassen van zomertarwe, die ongelijk tegen droogte bestand waren. Bij de resistentere rassen bleken meer zijwortels tot ontwikkeling gekomen te zijn. Ook bij de in Nederland gekweekte zomertarwe-rassen zijn verschillen in resistentie tegen droogte waargenomen. In hoeverre deze verschillen uit de beworteling te verklaren zijn, moet nog onderzocht worden.

MILLER (107) vergeleek de wortelontwikkeling van maïs met die van sorghum, een gewas, dat met maïs verwant is doch dat een veel grootere weerstand tegen droogte vertoont. Sorghum bleek twee maal zooveel wortels voort te brengen als maïs, terwijl het oppervlak der spruiten (het verdampingsoppervlak) half zoo groot was. Een ander verschil is, dat maïs hare wortels aanvankelijk meer in horizontale richting uitzendt, terwijl sorghum-planten met hare wortels direct veel dieper gaan en dus van het begin af over meer water kunnen beschikken. De waargenomen verschijnselen geven een goede verklaring van het groote verschil in droogte-resistentie tusschen deze soorten. Toch mag de uitgebreidheid en de vertakkingsgraad van een wortelstelsel niet zonder meer als een maat voor het absorptievermogen der betreffende plant worden beschouwd. Wij vermeldden reeds, dat bij erwten juist de rassen met weinig wortels een groot absorptievermogen bezitten. Interessant is in dit verband een onderzoek van EVANS, die bij verschillende rassen van suikerriet het werkzame oppervlak (de absorptie-zone) van het wortelstelsel vaststelde en dit vergeleek met de totale lengte der wortels, die bij deze plant min of meer met het totale wortel-oppervlak parallel gaat. Het absorptieoppervlak bleek bij de onderzochte rassen allerminst evenredig te zijn met de totale lengte resp. het totale oppervlak der wortelstelsels. Bij één der rassen was de totale wortellengte 46 % minder dan bij een ander ras, terwijl het werkzame oppervlak bij het eerstgenoemde ras niet minder dan acht keer zoo groot was. Het is duidelijk, dat de wortels in het eerste geval veel meer kunnen presteeren, niettegenstaande er in totaal minder wortels voorhanden zijn.

Uit deze voorbeelden blijkt, dat er tusschen de rassen van een plantensoort vrij groote verschillen in de ontwikkeling en de werkzaamheid van het wortelstelsel kunnen bestaan. Toch moet men zich van de morphologische verschillen geen overdreven voorstelling maken. KULESCHA nam bij suikerriet waar, dat de verschillen in beworteling tusschen de diverse rassen in het

niet vallen bij den invloed, die de bodemgesteldheid uitoefent op de ontwikkeling van het wortelstelsel.

Samenvattende kunnen wij dus zeggen, dat het productievermogen van verschillende rassen alsmede de meer of mindere resistentie tegen droogte voor een groot deel beheerscht wordt door den morphologischen bouw en de activiteit der wortelstelsels. Daar dit probleem min of meer buiten het kader valt van de werkzaamheden aan het Rijkslandbouwproefstation te Groningen, zullen wij het bij de vermelding van deze enkele voorbeelden laten. Voor nadere bijzonderheden omtrent dit vraagstuk en voor een goed begrip van de beteekenis van het wortelonderzoek voor de plantenveredeling worde verwezen naar de onderzoekingen, die hierover aan het Instituut voor Plantenveredeling te Wageningen door Dr. BOONSTRA zijn verricht (12, 13, 14).

HOOFDSTUK II

De wortelontwikkeling der gewassen in verband met de waterhuishouding van den grond

Zooals in Hoofdstuk I werd uiteengezet, kunnen de landbouwgewassen met hun wortels een groote diepte bereiken. Op het eerste gezicht is men geneigd, aan de wortels in de diepere bodemlagen geen bijzondere beteekenis toe te kennen, daar de landbouwgewassen ook in potten een normale opbrengst kunnen geven, hoewel zij daarin slechts over een klein grondvolume kunnen beschikken.

Het is echter duidelijk, dat de omstandigheden in de potten afwijken van de situatie in den vollen grond. Bij potproeven is men gewend, den grond dagelijks of zelfs meerdere malen per dag te begieten, zoodat het vochtgehalte van den grond bij kleine tusschenpoozen op het gewenschte niveau wordt teruggebracht. Op den akker is de bovengrond echter, zelfs in jaren met normalen regenval, herhaaldelijk gedurende langeren tijd min of meer aan uitdroging onderhevig, zoodat het gewas dan voor zijn watervoorziening grootendeels op de dieper gaande wortels is aangewezen. Vooral in droge zomers is het dus van groot belang, dat de gewassen een diepgaand en rijk vertakt wortelstelsel tot ontwikkeling brengen.

Kweekt men planten in potten en houdt men na eenigen tijd met gieten op, dan gaat de plant spoedig verwelken om tenslotte af te sterven, doordat de wortels geen water meer uit den grond kunnen opnemen. Toch bevat de grond dan nog een zekere hoeveelheid water, die ongelijk is

naar gelang van de grondsoort. Reeds in 1859 werd door den botanicus SACHS (137) gevonden, dat tabaksplanten een zandgrond tot een vochtgehalte van 1,5 % en een kleigrond tot een vochtgehalte van 8 % kunnen uitputten. Bij deze *critische vochtgrens* kan er geen water meer uit den grond worden opgenomen, daar de osmotische zuigkracht der absorbeerende wortelcellen dan niet meer bij machte is de capillaire krachten te overwinnen, waarmee het nog aanwezige bodemwater door den grond wordt vastgehouden. Tegelijkertijd komt ook de wortelgroei tot stilstand, daar de lengtegroei van een wortel berust op „celstrekking", een proces, dat slechts tot stand kan komen, wanneer er water uit de omgeving wordt opgenomen.

Kweekt men de planten in grootere potten, dan duurt het uiteraard langer, vóór er verwelking optreedt, daar er dan in totaal meer vocht beschikbaar is, zoodat de wortelgroei langer voortgang kan vinden. Wanneer de grond geheel met wortels is doortrokken en de critische vochtgrens in den grond is bereikt, treedt ook in dit geval verwelking op, die met den dood eindigt, wanneer de grond niet tijdig van water wordt voorzien. Bij het bereiken van de critische vochtgrens heeft men niet met een tijdelijke doch met een blijvende verwelking te maken, die zich *niet* herstelt, wanneer de planten, zonder dat de grond begoten wordt, in een met waterdamp verzadigde ruimte worden overgebracht. Het vochtgehalte, waarbij blijvende verwelking optreedt, noemt men de *verwelkingscoëfficient*. Men kan de verwelkingscoëfficient bepalen, door de planten te kweeken in potten, die zoodanig worden afgesloten, dat er geen waterverlies uit den grond door directe verdamping kan plaats vinden. Laat men deze voorzorg na, dan kan het vochtgehalte beneden de verwelkingscoëfficient dalen. BRIGGS en SHANTZ hebben in 1912 gevonden, dat de verwelkingscoëfficient wel varieert met de grondsoort doch dat zij bij een zelfde grondsoort onder alle omstandigheden voor alle gewassen gelijk is. Later is deze uitspraak in twijfel getrokken. Zoo heeft men waargenomen, dat planten, die sterk verdampen, eerder (d.i. bij een hooger vochtgehalte van den grond) verwelken dan planten, die onder omstandigheden verkeeren, die slechts een geringe verdamping toelaten. Binnen de grenzen der normale praktijkomstandigheden schijnt echter volgens VEIHMEIJER en HENDRICKSON de verwelkingscoëfficient bij een zelfde grondsoort slechts weinig te varieeren. Ook heeft men getwijfeld aan BRIGGS' bewering, dat de verwelkingscoëfficient voor alle plantensoorten gelijk is doch latere onderzoekingen hebben het waarschijnlijk gemaakt, dat deze uitspraak voor hygrophiele en mesophiele planten, waartoe ook onze landbouwgewassen behooren, in groote trekken inderdaad opgaat (26).

Op het eerste gezicht lijkt dit vreemd, daar verwacht mag worden, dat er tusschen diverse plantensoorten specifieke verschillen bestaan in het water-

opnemend vermogen der absorbeerende wortelcellen. Recente onderzoekingen hebben dit verschijnsel echter begrijpelijk gemaakt. Door verschillende onderzoekers is gevonden, dat de kracht, waarmee het water door den grond wordt vastgehouden, bij dalend vochtgehalte van den grond eerst langzaam toeneemt om echter sterk te stijgen, wanneer het vochtgehalte daalt beneden de verwelkingsgrens. De zuigkracht van den grond neemt dan dermate toe, dat geen enkele plant meer in staat is met de zuigkracht harer wortels de capillaire krachten van den grond te overwinnen. De kracht, waarmee het water door den grond wordt vastgehouden, wordt door SCHOFIELD c.s. uitgedrukt in de logarithme van het aantal centimeters waterdruk, dat met deze kracht overeenkomt (pF). Zoo heeft de pF een waarde van 3, wanneer de zuigkracht van den grond 1000 cm bedraagt. Is de verwelkingsgrens bereikt, dan zou de pF ongeveer 4,2 bedragen, hetgeen gelijk staat met een zuigkracht van om en bij 16 atmosferen (26). Geen enkele plant is dan meer in staat, deze kracht met de zuigkracht harer wortels te overwinnen. De pF-waarde, waarbij blijvende verwelking optreedt, is niet alleen voor alle planten doch uiteraard ook voor alle grondsoorten vrijwel gelijk. Beoordeelt men de verwelkingsgrens echter naar het vochtgehalte (de verwelkingscoëfficient) van den grond, dan is deze, zooals reeds werd opgemerkt, van de grondsoort afhankelijk. Deze coëfficient ligt des te hooger, naarmate de grond rijker is aan humus (en) of aan afslibbare deelen.

In den vollen grond beschikken de wortels over een grooter grondvolume dan in potten. De kans op blijvende verwelking en afsterven der planten door droogte is onder normale praktijkomstandigheden dus zeer gering, behalve wanneer de wortels om een of andere reden niet of onvoldoende in den ondergrond kunnen doordringen. In dat geval zijn de planten voor hare wateropname op den bovengrond aangewezen. Wanneer er geen water uit den ondergrond kan opstijgen en er een tijd lang geen regen valt, dan kan het onder deze omstandigheden gebeuren, dat het gewas volkomen verdroogt. Het vochtgehalte kan dan in den bovengrond zelfs dalen beneden de verwelkingscoëffcient, doordat er ook door directe verdamping water uit den grond ontwijkt.

Gaan de wortels dieper en vertakken zij zich intensief in de diepere bodemlagen, dan kan het vochtgehalte ook in den ondergrond in bepaalde lagen tot de critische grens dalen. Zoolang echter een gedeelte van het wortelstelsel zich in vochtigere lagen bevindt of zich daarin kan uitbreiden, zal er geen permanente verwelking optreden. Droogt de ondergrond tot de critische vochtgrens uit, dan heeft dit het nadeel, dat een volgend gewas niet in staat is met zijn wortels in den ondergrond door te dringen waardoor dit van den watervoorraad in de diepere bodemlagen wordt afgesneden. Gewassen, die

van nature veel wortels in den ondergrond tot ontwikkeling brengen, zooals lucerne, kunnen den ondergrond in aanzienlijke mate uitdrogen en een ongunstigen invloed uitoefenen op de wortelontwikkeling der volgende gewassen, wanneer het vochtgehalte niet tijdig door regenval wordt hersteld (81).

Fig. 26 laat zien, dat plantenwortels, die op een droge laag stuiten, waarvan het vochtgehalte beneden de verwelkingscoëfficient ligt, niet bij machte zijn, in deze laag door te dringen. In deze figuur zijn de wortels afgebeeld van tarweplanten, die gekweekt zijn in bakjes met grond, waarvan het vochtgehalte in de bovenste 10 centimeters 70 % der watercapaciteit bedroeg, terwijl de ondergrond zich in luchtdrogen toestand bevond, toen de bakjes met grond werden gevuld.

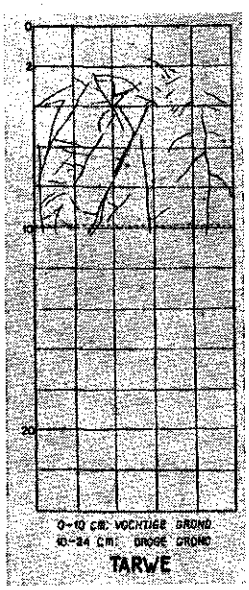

Fig. 26. *Wortelgroei van tarwe, achter glas waargenomen*

De wortels zijn niet in den drogen ondergrond doorgedrongen.

Het vochtgehalte is in een luchtdrogen grond aanmerkelijk lager dan de verwelkingscoëfficient. Zooals men ziet, zijn de wortels slechts enkele millimeters in de droge laag doorgedrongen, daar er in deze laag voor de celstrekking der wortels niet genoeg water beschikbaar was. In Amerika zijn soortgelijke proeven genomen met hetzelfde resultaat. Bij woestijnplanten is echter

wortelgroei ook in een zeer drogen ondergrond waargenomen doch vermoedelijk wordt in dat geval het water door de wortels heen uit vochtigere lagen aangevoerd (15). Dit neemt niet weg, dat tal van waarnemingen erop wijzen, dat landbouwgewassen niet in staat zijn met hun wortels door te dringen in een bodemlaag, waarvan het vochtgehalte tot de verwelkingscoëfficient is gedaald (145, 64).

Droge lagen in den ondergrond zijn in ons klimaat niet zoo nadeelig als in drogere streken, daar er bij ons in de herfst- en wintermaanden voldoende regen valt, om den grond opnieuw tot op groote diepte met water te verzadigen. In het vroege voorjaar verkeert de grond ten onzent in een zoodanigen vochttoestand, dat de wortels, indien ook de overige groeiomstandigheden gunstig zijn, zich diep in den ondergrond kunnen uitbreiden. De voorstelling, die men zich van de wortelontwikkeling maakt, is de volgende. De plant onttrekt zooveel water aan den grond in de directe omgeving der wortels, dat het vochtgehalte rondom de absorptiezone der wortels aanzienlijk en wellicht zelfs tot de critische grens daalt. Op korten afstand daarvan is de grond dan nog met water verzadigd. Door verscheidene onderzoekers is vastgesteld, dat het capillair gebonden water zich slechts zeer langzaam van de vochtige naar de drogere plekken verplaatst (38, 161, 115). Het in de rhizosfeer ontstane watertekort wordt dus niet snel genoeg uit den verzadigden grond aangevuld, zoodat de wortels verder moeten groeien en vochtigeren grond moeten kunnen bereiken, om in de waterbehoefte van het gewas te kunnen blijven voorzien. Op den akker, waar de wortels over een onbeperkt grondvolume kunnen beschikken, zal het gewas niet gauw permanente verwelking gaan vertoonen, tenzij de wortels om een of anderen reden niet snel genoeg groeien, om tijdig de vochtigere zones te bereiken. Trouwens in een normalen zomer wordt de bovengrond bij tusschenpoozen door den regenval met water verzadigd. Langs oude wortelgangen en wormgangen kan er ook water in de diepere bodemlagen doordringen. In een homogenen grond zonder gangen verzamelt het water zich uitsluitend aan de oppervlakte. Het regenwater verzadigt dan eerst de bovenlaag van den grond en pas wanneer het vochtgehalte in deze laag tot de watercapaciteit is gestegen, dringt het overtollige water naar de diepte door. De diepere lagen worden op hun beurt met water verzadigd en dit gaat zoo door, tot er geen overtollig water meer naar de diepte kan afzakken. Zoo treft men in den zomer vaak een vochtigen bovengrond aan, die meer of minder scherp van den drogen ondergrond is gescheiden. In een extra drogen zomer is de wateropname op hoog gelegen gronden voor een groot deel afhankelijk van de sterkte van den wortelgroei. De ervaring leert, dat ook in droge zomers zonder medewerking van het grondwater genoeg water door de planten kan worden opgenomen, wanneer

de groeiomstandigheden in den grond en wel in het bijzonder in den ondergrond gunstig zijn voor den groei en de vertakking der wortels.

Terwijl de critische vochtgrens, waarbij de wortelgroei tot stilstand komt, in een zelfde grondsoort voor alle gewassen nagenoeg gelijk is, schijnen de wortels voor hun maximalen groei ongelijke eischen te stellen aan het vochtgehalte van den grond. De wortelgroei neemt bij stijgend vochtgehalte van den grond toe doch het maximum wordt bij het eene gewas eerder, d.i. bij een lager vochtgehalte van den grond bereikt dan bij het andere gewas.

BOONSTRA (13), die erwten kweekte in grond, met ongelijk vochtgehalte (30 tot 90 % van de watercapaciteit), stelde vast, dat zoowel het wortelgewicht als het spruitgewicht binnen de onderzochte grenzen toenam met het vochtgehalte van den grond. Andere onderzoekers verkregen overeenkomstige resultaten. VAN DER WAL stelde bij suikerriet vast, dat een droge grond belemmerend werkt op den wortelgroei en dat de wortels onder deze omstandigheden tevens een geringere diepte bereiken. Hij concludeert hieruit, dat het planten van de bibits in een drogen grond geen aanbeveling verdient. TOLLENAAR nam bij tabak in een vochtigen grond eveneens een betere wortelontwikkeling waar dan in een drogen grond. De beide laatstgenoemde onderzoekers kunnen zich dan ook niet vereenigen met de in de praktijk heerschende meening, dat planten in een drogen grond meer wortels voortbrengen dan in een vochtigen grond.

Aan de andere kant vindt men in de literatuur opgaven, die erop wijzen, dat de wortels in een betrekkelijk drogen grond zich beter ontwikkelen dan in een vochtigen grond. TUCKER en VON SEELHORST, die haver kweekten bij vochtgehalten van 41,6, 45,2 en 48,8 % der watercapaciteit, vonden het hoogste wortelgewicht bij het laagste vochtgehalte, het hoogste spruitgewicht daarentegen bij het hoogste vochtgehalte van den grond. In Noord-Amerika stelde FARRIS vast, dat de gewassen in Nebraska, waar de grond en wel vooral de ondergrond vrij droog is, met hun wortels dieper gaan dan in New Yersey, waar de grond door den grooteren regenval tot op groote diepte in een gunstigen vochtigheidstoestand verkeert. Door PANDURANGA werd gevonden, dat Sorghum — een op mais gelijkende graansoort — in een drogen grond meer wortels voortbrengt dan in een vochtigen grond. Ook bij ons kan men in gronden, die permanent in een gunstiger vochttoestand verkeeren en tevens goed doorlucht zijn, vaak minder wortels aantreffen dan in drogere gronden.

Het is niet gemakkelijk, om uit deze tegenstrijdige opgaven een algemeene conclusie te trekken, teminder, daar de vochtgehalten van de onderzochte

gronden niet altijd zijn bepaald, zoodat de gegevens onderling niet goed vergelijkbaar zijn. Naar alle waarschijnlijkheid stellen de wortels der diverse gewassen ongelijke eischen aan den vochtigheidstoestand van den grond en is het optimale vochtgehalte voor den wortelgroei niet bij alle soorten gelijk.

Dat er in dit opzicht inderdaad specifieke verschillen bestaan, blijkt uit een onderzoek van KAUTER, die de beworteling van 8 grassoorten bij ongelijke vochtigheid van den grond vergeleek. Hij vond, dat vier van de acht soorten den besten wortelgroei vertoonden bij een vochtgehalte van 85 % van de watercapaciteit, twee andere bij 100 % van de watercapaciteit, terwijl de twee overige resp. bij een vochtgehalte van 70 % en 55 % der watercapaciteit de grootste wortelgewichten opleverden. Onder de acht onderzochte soorten was er dus één (Fransch raaigras), die de beste wortelgroei reeds bij een relatief vochtgehalte van 55 % vertoonde, hoewel de maximale spruitontwikkeling bij een veel hooger vochtgehalte (85 % van de watercapaciteit) werd gevonden. De overige soorten schenen voor hun wortelontwikkeling een vochtigeren grond noodig te hebben.

Denkt men zich het wortelgewicht der planten graphisch uitgezet tegen het vochtgehalte van den grond, dan geeft de lijn der wortelgewichten tot aan het optimum een stijging te zien, die door een daling gevolgd wordt, wanneer het optimale vochtgehalte wordt overschreden. De spruitgewichten geven in groote trekken het zelfde beeld maar het optimum komt niet altijd met dat der wortelgewichten overeen. Bovendien schijnt het optimum der wortelgewichten naar gelang van de soort aan een grootere variatie onderhevig te zijn dan dat der spruitgewichten. Door KAUTER werd bij de acht onderzochte grassen het hoogste spruitgewicht bij een vochtgehalte van 85 % der watercapaciteit vastgesteld. Bij vier van deze grassen was ook het wortelgewicht bij dit vochtgehalte maximaal. Bij twee soorten lag het optimum der wortelontwikkeling hooger, bij twee andere soorten lager dan het optimum der spruitontwikkeling. In het laatste geval is de wortelgroei het sterkst in een matig vochtigen of drogen grond, waarvan het vochtgehalte ontoereikend is voor een maximale ontwikkeling van het gewas.

Een ander verschil tusschen de ontwikkeling der spruiten en die der wortels is, dat de wortelgewichten bij stijgend vochtgehalte van den grond naar verhouding minder toenemen dan de spruitgewichten. Dientengevolge wordt de gewichtsverhouding van spruit en wortel (het z.g. spruit-wortel-quotient) des te hooger gevonden, naarmate er meer water voor de planten beschikbaar is. TUCKER en VON SEELHORST constateerden bij haver een stijging van het spruit-wortel-quotient van 6,6 tot 13,2, wanneer het vochtgehalte van den grond toenam van 42 tot 49 % der watercapaciteit. Bij mais steeg volgens KIESSELBACH het spruit-wortel-quotient van 5,2 tot 8,6 bij een stijging van

het vochtgehalte van 20 tot 98 % van de watercapaciteit. WEAVER (175), die mais in een lössgrond kweekte bij tweeërlei vochtgehalten, stelde vast, dat het oppervlak der spruiten in den vochtigen grond 82 % en in den drogeren grond 46 % uitmaakte van het oppervlak der wortels. BOONSTRA (13) vond bij erwten eveneens een *relatieve* afname van het wortelgewicht bij toenemend vochtgehalte van den grond, wanneer de planten gekweekt werden in grond, waarvan het vochtgehalte op 30, 50, 70 en 90 % van de watercapaciteit constant werd gehouden. Tevens werd door hem gevonden, dat de water- en zoutopname niet alleen in totaal doch ook per eenheid van wortelgewicht met het vochtgehalte van den grond was gestegen. VAN DE SANDE BAKHUYZEN heeft aan de hand van de door BOONSTRA verkregen resultaten vastgesteld, dat de stijging van de spruit-wortel-verhouding bij toenemend vochtgehalte van den grond hierop berust, dat er een verandering optreedt in de verdeeling van de organische stof over spruit en wortel en wel zoodanig, dat er van de gevormde assimilaten een des te grootere portie voor de ontwikkeling der spruiten beschikbaar wordt gesteld, naarmate er in den grond meer water voor de planten beschikbaar is.

De stijging der water- en zoutabsorptie per gram wortels, die bij erwten in grond met toenemend vochtgehalte werd vastgesteld, is door BOONSTRA (14) ook waargenomen bij suikerbieten, die in grond met verschillend vochtgehalte werden gekweekt. Hij stelde vast, hoeveel water en voedingszouten er in de diverse groeiperioden door de planten uit den grond was opgenomen, en vond, dat deze planten bij *overeenkomstig wortelgewicht* des te meer water en zouten hadden geabsorbeerd, hoe meer water de grond bevatte.

Een goede watervoorziening is voor het gewas gunstig, niet alleen omdat de water- en zoutabsorptie en de groei der planter daardoor worden bevorderd, maar ook, omdat er in dat geval relatief meer organische stof voor de spruitenontwikkeling en minder voor den wortelgroei beschikbaar komt. De koolzuurassimilatie neemt hierdoor toe, hetgeen bevorderlijk is voor de opbrengst van het gewas. Belangrijk is ook het resultaat, dat er bij stijging van het vochtgehalte van den grond niet alleen meer water doch ook meer voedingszouten per eenheid van wortelgewicht worden opgenomen. Hieruit volgt, dat een gewas in een vochtigen grond beter van de beschikbare mest profiteert dan in een drogen grond.

Wij hebben verder gezien, dat de wortels niet zelden bij een betrekkelijk laag vochtgehalte van den grond een maximalen groei vertoonen, terwijl de bovengrondsche organen hun maximale ontwikkeling bij een hooger vochtgehalte van den grond bereiken, hoewel zij dan over minder wortels kunnen beschikken. In een vochtigen grond presteeren de wortels van deze planten

dus meer dan wanneer zij in een drogeren grond tot ontwikkeling zijn gekomen. Zooals in Hoofdstuk V zal blijken, is een dergelijk verband ook tusschen de wortelontwikkeling en de mestgift waargenomen. Dit wil dus zeggen, dat een vruchtbare en vochtige grond, die goede opbrengsten geeft, niet dichter beworteld behoeft te zijn dan een minder productieve grond, een feit, waarmee bij profielwaarnemingen rekening moet worden gehouden, omdat men anders gevaar loopt, de wortelbeelden onjuist te interpreteeren.

Dit wil natuurlijk niet zeggen, dat een armelijk wortelstelsel steeds als een gunstig verschijnsel moet worden beschouwd. Wanneer het vochtgehalte van den grond *beneden* het optimum voor den wortelgroei ligt, komen er eveneens slechts weinig wortels tot ontwikkeling, doch hiermee gaat een gebrekkige absorptie gepaard, zoodat aan de zoutbehoefte van het gewas niet kan worden voldaan. Een matig ontwikkeld wortelstelsel kan slechts dan als een gunstig teeken worden beschouwd, wanneer blijkt, dat het wortelstelsel over voldoende water en zouten kan beschikken voor een maximale ontwikkeling en een maximale opbrengst van het gewas. Dergelijke wortelstelsels kan men aantreffen in gronden, die niet alleen in een goeden vochtigheïdstoestand doch ook overigens in optimale omstandigheden verkeeren.

In klei- en humusgronden, die met water verzadigd zijn, is meer water voor de gewassen beschikbaar dan in gronden met een geringer waterhoudend vermogen. Wil men op hoog gelegen, doorlatende, verzadigde gronden, berekenen, hoeveel water er voor het gewas in de doorwortelde lagen beschikbaar is, dan moet de watercapaciteit van deze lagen met het bedrag der verwelkingscoëfficient worden verminderd.

Op deze manier werd door BAUMANN nagegaan, over hoeveel „hangwater" [1]) de gewassen in een homogenen, verzadigden klei- en zandgrond beschikken konden, wanneer er in de groeiperiode geen regen viel. Hij berekende deze hoeveelheid, door in deze gronden de hoogste en laagste vochtgehalten (d.i. de watercapaciteit en de critische grens) vast te stellen en vond, dat er in een zandgrond tot een diepte van 1,60 m een hoeveelheid water beschikbaar was, die overeenkwam met een regenval van circa 14 cm, indien er vanaf het zaaien tot de oogst geen regen viel. Dit is voor de meeste gewassen onvoldoende. Haver b.v. neemt onder gunstige omstandigheden 45 cm water

[1]) Onder „hangwater" verstaat men het capillair of op andere wijze gebonden water in de bodemlagen, die gelegen zijn boven de laag, waarin het grondwater capillair opstijgt. Het hangwater, dat van vroegere regens in den grond is achtergebleven, omvat dus het water, dat in funiculairen of pendulairen toestand (VERSLUYS) en als sejunctie-water (ENGELHARDT) door den grond wordt vastgehouden.

(4½ millioen liter per ha) op, zoodat dit gewas voor 45 — 14 = 31 cm water op den regenval is aangewezen. Inderdaad valt er in normale zomers in het groeiseizoen der haverplanten circa 30 cm regen. In droge zomers bestaat er echter op hoog gelegen zandgronden gevaar, dat het havergewas niet over voldoende water beschikken kan. Er zijn echter aanwijzingen verkregen, dat de gewassen in een drogen zomer met minder water nog een behoorlijke opbrengst kunnen geven. Om een balans te kunnen opmaken, moeten wij de minimale hoeveelheid water kennen, die voor een maximale opbrengst vereischt is, doch hierover is nog slechts weinig bekend.

Hierbij is stilzwijgend aangenomen, dat de grond tot een diepte van 1,60 m zoo dicht doorworteld is, dat het gewas in staat is hieraan al het beschikbare water te onttrekken. De worteldichtheid laat echter in den ondergrond vaak zeer te wenschen over. Vooral op humusarme zandgronden treft men in de diepere lagen een schrale beworteling aan, zoodat het gewas dan nog in grootere mate van den regenval afhankelijk is dan zooeven werd aangenomen. In humusrijkere gronden met hun grootere watercapaciteit kan het gewas uiteraard met een geringere regenval volstaan. In kleigrond is de situatie nog gunstiger, niet alleen omdat deze grond meer water kan vasthouden (volgens BAUMANN kan er tot een diepte van 1,60 m 25 cm hangwater beschikbaar zijn) maar ook, omdat het grondwater in dezen grond via de capillaire zone hoog kan opstijgen en wellicht binnen het bereik van de wortels komt. Toch moet zelfs op kleigronden in droge zomers met de mogelijkheid van een onvoldoende watervoorziening rekening worden gehouden. Op knikgrond kan men n.l. in droge tijden soms waarnemen, dat de wortels langs scheuren en spleten omlaag gegroeid zijn, zonder dat zij genoeg zijtakken in den vochtigen doch te stijven grond hebben kunnen uitzenden om in de waterbehoefte van het gewas te kunnen voorzien.

Staat het grondwater zoo diep beneden het maaiveld, dat de wortels niet rechtstreeks van het opstijgende grondwater kunnen profiteeren, dan is het met het oog op mogelijke droogte gewenscht, dat de wortels diep in den grond dringen en zich zoo gelijkmatig mogelijk in den ondergrond vertakken. Nemen wij aan, dat de wortels in den door BAUMANN onderzochten zandgrond, in plaats van 1,60 m, 80 cm diep waren gegaan of dat zij bij een diepte van 1,60 m half zooveel zijwortels hadden voortgebracht, dan hadden de wortels over de halve hoeveelheid water kunnen beschikken, waardoor het gewas in grootere mate afhankelijk geworden was van den regenval.

Berekent men uit de watercapaciteit en de verwelkingscoëfficient de maximale hoeveelheid water, die er in een verzadigden grond tot zekere diepte beschikbaar is, dan bepaalt men feitelijk de potentieele beschikbaarheid. De hoeveelheid water, die *in werkelijkheid* door de planten wordt opgenomen,

hangt tevens van de eigenschappen der planten zelf af en wel in hoofdzaak van de hoeveelheid wortels, die de planten tot ontwikkeling brengen. In de praktijk komt men meermalen voor de vraag te staan, in hoeverre een verlaging van het grondwaterpeil (b.v. door wateronttrekking ten behoeve van de drinkwatervoorziening) aanleiding kan geven tot verdroging der gewassen. Voor de beantwoording van deze vraag is het niet voldoende, dat men het waterhoudend vermogen van den grond kent. In dat geval zal men zich tevens van het bewortelingsvermogen der planten in de betreffende gronden op de hoogte moeten stellen, terwijl ook aan den bodemtoestand en wel in het bijzonder aan de structuur aandacht geschonken moet worden, daar de werkzaamheid, die de wortels bij de water- en zoutopname aan den dag leggen, voor een groot deel van den luchttoestand in den grond afhankelijk is.

Boven werd reeds de opmerking gemaakt, dat het capillair gebonden water in den grond zich van de vochtigere naar de droge plaatsen zeer langzaam verplaatst, zoodat de wortels, willen zij genoeg water voor het gewas kunnen opnemen, zich steeds verder in den grond moeten kunnen uitbreiden en vertakken. Hieruit volgt, dat het vochtgehalte in den grond, zoolang dit niet door den regenval op peil wordt gebracht, in de doorwortelde laag des te sterker zal dalen, naarmate er per volume-eenheid grond meer wortels tot ontwikkeling komen.

Het verband tusschen de worteldichtheid en het vochtgehalte van den grond is door CONRAD en VEIHMEYER nagegaan bij *Sorghum*, een graansoort, die wegens hare krachtige wortelontwikkeling voor wortelstudies uitnemend geschikt is. De planten werden gekweekt in een hoog gelegen, leemachtigen grond, die bij den aanvang van de kultuur tot op groote diepte met water was verzadigd. De wortels kwamen dus in aanraking met grond, waarvan het vochtgehalte overeenkwam met de watercapaciteit. Nadat een krachtig wortelstelsel tot ontwikkeling was gekomen, werd de worteldichtheid en het vochtgehalte van den grond in de diverse bodemlagen vastgesteld. Het resultaat van dit onderzoek is afgebeeld in fig. 27.

De plaatsen van gelijke worteldichtheid alsmede de plaatsen van gelijk vochtgehalte zijn in de figuur door lijnen verbonden. Het vochtgehalte is uitgedrukt in procenten van het vochtequivalent [1]). Men ziet in de figuur, dat het relatieve vochtgehalte in het algemeen des te lager is, naarmate er per 100 gram grond meer wortels aanwezig zijn. Waar de worteldichtheid het grootst is (5 mgr droge wortels per 100 gr grond), is het vochtgehalte

[1]) Het vochtequivalent is evenals de watercapaciteit een maat voor het waterbindend vermogen van den grond. De grond wordt gedurende 20 minuten onderworpen aan een centrifugaalkracht van 1000 keer de zwaartekracht. Het gehalte aan water, dat na deze bewerking in den grond achterblijft, wordt het vochtequivalent genoemd.

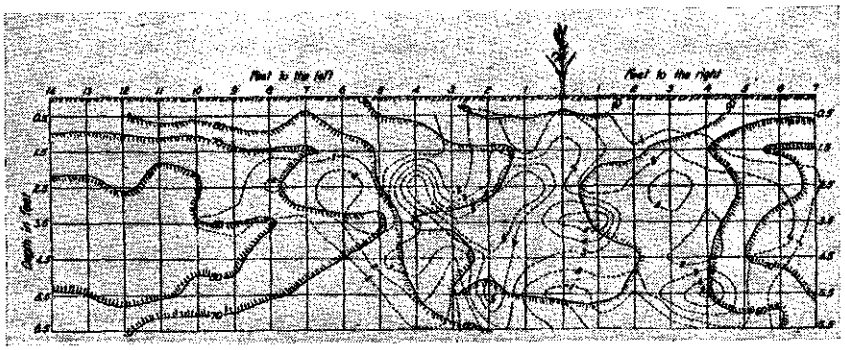

Fig. 27. *Wateronttrekking aan den grond door een Sorghum-plant*

De plaatsen van gelijke vochtigheid zijn door lijnen verbonden (lijnen voorzien van dwarslijnen). De stippellijnen verbinden de plaatsen van gelijke worteldichtheid. Waar het vochtgehalte het meest is gedaald, zijn in het algemeen meer wortels voorhanden. De worteldichtheid is uitgedrukt in mg droge wortels per 100 gram grond, het vochtgehalte in procenten van het vochtequivalent.

Naar CONRAD en VEIHMEIJER (25).

doorgaans minimaal (50 % van het vochtequivalent). Dit vochtgehalte komt volgens de auteurs ten naaste bij met de verwelkingscoëfficient overeen. In de oppervlakkige lagen (tot een diepte van 20 à 30 cm) is het vochtgehalte door directe verdamping beneden de verwelkingsgrens gedaald, doordat er gedurende de vegetatie geen regen gevallen was. De daling van het vochtgehalte in de diepere lagen is echter uitsluitend door de werkzaamheid der wortels veroorzaakt. Duidelijk blijkt uit de verdeeling van het vocht in den grond, dat er van een verplaatsing van het water uit de vochtige naar de droge plaatsen van den grond nauwelijks sprake is geweest. De planten stonden geheel vrij, zoodat de wortels zich in horizontale richting sterk hebben kunnen uitbreiden. Bij een dichteren stand van het gewas zouden de wortels der planten zich tot een gesloten netwerk hebben vereenigd. Overal in den ondergrond zou dan de verwelkingsgrens zijn bereikt, behalve op grootere diepte, waar de worteldichtheid uiteraard afneemt. Dit voorbeeld werpt een duidelijk licht op de beteekenis van een diep en rijk vertakt wortelstelsel in tijden van droogte voor de watervoorziening van het gewas, wanneer het grondwater zoo diep staat, dat het gewas uitsluitend op het hangwater is aangewezen.

Gevallen, als door VEIHMEYER zijn beschreven, treft men ook in ons land aan, b.v. op de Veluwe, op de Drentsche eschgronden, maar ook op zwaardere gronden, waar het grondwaterpeil diep onder het maaiveld staat. De eschgronden zijn tot op groote diepte rijk aan humus, zoodat het gewas in den regel over voldoende water kan beschikken, temeer daar de wortels in deze gronden vrij diep plegen te gaan. In kleigrond is een nog ruimere water-

voorraad beschikbaar voor het gewas. Wanneer de omstandigheden voor den wortelgroei gunstig zijn, behoeft in deze gronden voor watergebrek niet te worden gevreesd. In humusarme en vooral grofkorrelige zandgronden reiken de wortels meestal minder diep, waardoor er in deze toch al waterarme gronden niet altijd genoeg water voor het gewas beschikbaar is. Door CLEVERINGA (22) is dan ook herhaaldelijk gewezen op de wenschelijkheid, om in dergelijke gevallen den weerstand van het gewas tegen droogte door doeltreffende cultuurmaatregelen te verbeteren. Hierbij wordt door hem gedacht aan een verbetering van den kalktoestand en een betere humusvoorziening, waardoor, althans in den bovengrond, een goede kruimelstructuur en daarmede een betere lucht-, en watervoorziening tot stand komt, die de wortelontwikkeling bevordert en de resistentie der gewassen tegen droogte verhoogt. Daarnaast dient ernaar gestreefd te worden, de wortelontwikkeling in den ondergrond te bevorderen, zoodat de wortels de daarin aanwezige waterreserve beter kunnen benutten.

Heeft men met een grond te maken, die arm is aan plantenvoedsel, dan kan de wortelontwikkeling in den ondergrond ook door bemesting worden bevorderd, zooals in hoofdstuk V nader zal worden beschreven. Voor het gewas heeft dit het voordeel, dat er meer water aan de diepere bodemlagen kan worden onttrokken.

Op grasland kan de wortelgroei in den ondergrond eveneens door bemesting worden bevorderd. Hetzelfde bereikt men, door het gras minder vaak te maaien of te beweiden. In hoofdstuk I werd bij de bespreking van de beworteling op grasland een proef beschreven, waarbij de wortelgroei in oud grasland bij meer en minder vaak maaien werd vergeleken. Zooals boven reeds werd meegedeeld, nam de worteldichtheid in den ondergrond bij minder vaak maaien wel toe maar de weerstand van het gras tegen droogte werd hierdoor eerder verlaagd dan verhoogd. Ook stikstof bevorderde den wortelgroei in den ondergrond eenigermate, zonder dat dit voor de watervoorziening van het gras van veel beteekenis is geweest. In de onderzochte gevallen liet de structuur in den ondergrond te wenschen over. Het is heel goed mogelijk, dat de wortels daardoor slechts weinig op de behandeling en de bemesting hebben gereageerd.

Uiteraard is op bouw- en grasland slechts een gering effect van de bemesting op de watervoorziening van het gewas te verwachten, wanneer de wortelontwikkeling in den ondergrond door een of andere oorzaak wordt belemmerd. Dit is b.v. het geval, wanneer er op betrekkelijk geringe diepte harde lagen in den grond voorkomen. In kleigronden kan men vaak kniklagen, in zandgronden oerbanken aantreffen, die een hindernis vormen voor de wortelontwikkeling. Ook spalterveen (horizontaal gelaagd veen), dat men

in dal- en roodoorngronden onder de bouwvoor kan aantreffen, of een te stijve ploegzool kunnen den wortelgroei ernstig belemmeren. Stijve lagen kunnen bovendien nadeelig zijn, omdat ze een stagnatie kunnen veroorzaken in de afvoer van het overtollige water, waardoor de bovengrond oververzadigd kan raken met water, hetgeen — zooals in het volgende hoofdstuk zal blijken — schadelijke gevolgen heeft voor den wortelgroei. Deze lagen kunnen oorzaak zijn, dat de bovengrond afwisselend te nat en te droog wordt.

In fig. 28 is het profiel afgebeeld van een akker, die vele jaren geleden uit heide ontgonnen was en waarin op wisselende diepte oerbanken voorhanden zijn. Doordat de wortels de oerbanken niet hebben kunnen doorboren, heeft het gewas (haver) er in den drogen zomer van 1939 in hooge mate van de droogte geleden en wel het meest op die plekken, waar de oerbank dicht bij de oppervlakte kwam.

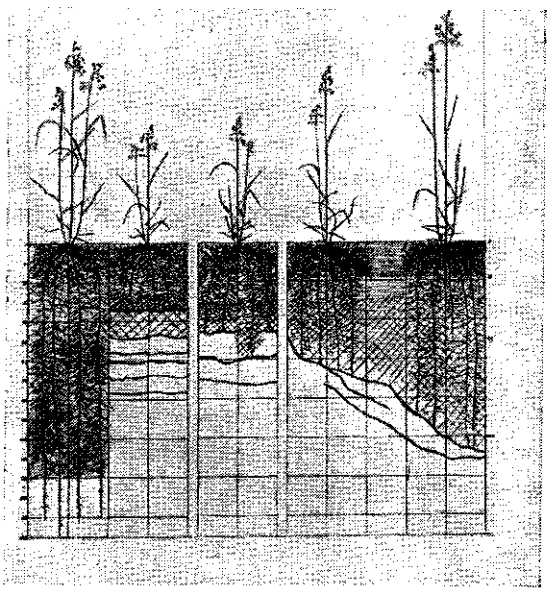

Fig. 28. *De wortelontwikkeling van haverplanten bij aanwezigheid van oerbanken in den grond*

Links is geen oerbank aanwezig. De schade is het grootst, waar de oerbank het dichtst bij de oppervlakte komt. De waarnemingen werden in den drogen voorzomer van 1939 op een zandperceel te Opende gedaan, waar het gewas van droogte had geleden en een zeer onregelmatigen stand vertoonde.

Op enkele plaatsen, waar de oerbank lang geleden voor zandwinning was doorbroken, hebben de wortels een grootere diepte bereikt en is het gewas normaal tot ontwikkeling gekomen. Dit geval is in fig. 28 geheel links afgebeeld.

In aansluiting hieraan zijn in tabel 9 de worteldichtheid, het humusgehalte en de pH van den grond opgegeven en wel op de plaats, waar destijds een kuil gegraven was en op een andere plek, waar op een diepte van 34 cm een oerbank voorkwam, die het diep indringen der wortels verhinderde.

TABEL 9

Beworteling van haver op een perceel zandgrond te Opende

De worteldichtheid is opgegeven in mg droge wortels per dm^3 grond.
Bouwvoor: 0—18 cm.
Kuil = Hier was vroeger een kuil gegraven. Oerbank hierdoor verwijderd. Humus reikte tot op groote diepte.
Buiten de kuil = De wortelontwikkeling werd belemmerd door een oerbank, die zich op 40 cm diepte bevond.

Bodemlagen (cm)	„Kuil" (goede planten)			„Buiten de kuil" (slechte planten)		
	Wortel-dichtheid	Humus-gehalte van den grond	pH van den grond	Wortel-dichtheid	Humus-gehalte van den grond	pH van den grond
0—18	730	4,7	6,3	509	4,6	6,5
18—25	106	4,1	5,3	105	4,9	5,9
25—34	40	1,7	5,0	164	3,1	5,0
34—50	134	3,7	4,9	sp	1,3	5,2
50—70	125	3,7	4,8	0	1,0	5,3
70—90	65	4,0	4,8	0	0,7	5,4
90—110	27	2,0	4,9	0	—	—
110—130	15	1,5	5,4	0	—	—

Hoe de wortels op een spalterlaag reageeren, is voor rogge afgebeeld in fig. 29 (geheel links).

Van de wortels, die in het spalterveen zijn terecht gekomen, zijn er slechts enkele in geslaagd, in den ondergrond door te dringen. In regenarme zomers kan dit op dalgronden met lagen waterstand tot droogteschade aanleiding geven. Ook kunnen er in dalgronden oerbanken voorkomen, die de verdroging van het gewas in de hand werken, wanneer de banken betrekkelijk oppervlakkig zijn gelegen. In figuur 29 zijn tevens de wortels van roggeplanten op een zavel- en eschgrond afgebeeld, die evenals de wortels in den dalgrond eenige dagen voor den oogst van het gewas waren blootgelegd. In den humusrijken eschgrond zijn de wortels tot op groote diepte rijkelijk vertakt. In den zavelgrond daarentegen is het aantal wortels opvallend gering. Deze grond was echter zeer vochthoudend vergeleken bij de beide zandgronden. Daar de structuur in den zavelgrond eveneens bevredigend was, waren de

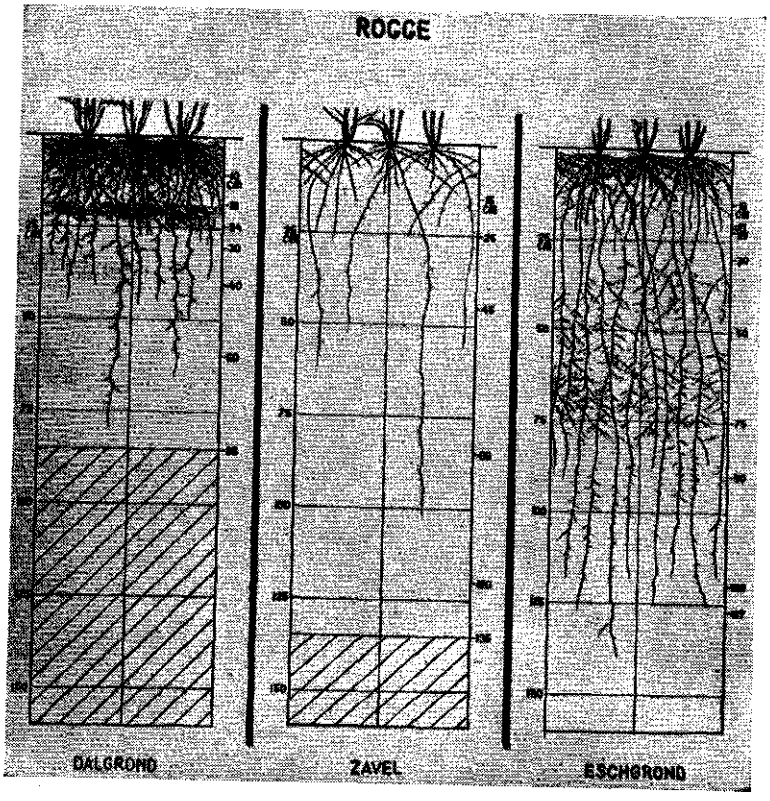

Fig. 29. *Ongelijke beworteling van roggeplanten op verschillende grondsoorten en bij ongelijken grondwaterstand*
De waarnemingen werden in Juli 1937 eenige dagen voor het zichten van het gewas gedaan.

omstandigheden zeer gunstig voor de watervoorziening van het gewas. Wij herinneren eraan, dat de wortelontwikkeling onder gunstige omstandigheden vaak wordt geremd. Opmerkelijk is, dat de planten op den zavelgrond niet onderdeden voor het gewas op de beide zandgronden. Hieruit volgt, dat de wortels in den zavelgrond actiever hebben deelgenomen aan de opname van water en voedingszouten.

Wanneer er in den grond banken of lagen voorkomen, die een belemmering vormen voor den wortelgroei, dan verdient het aanbeveling, deze onschadelijk te maken. Zooals reeds werd opgemerkt, zal de watervoorziening van het gewas hierdoor slechts dan worden verbeterd, wanneer de omstandigheden in den ondergrond gunstig zijn voor den wortelgroei. Is de ondergrond te zuur, te droog of verkeert deze in andere opzichten in een ongunstigen toestand, dan laat de diepte-groei van het wortelstelsel zeer te wenschen over.

Niet alle gewassen reageeren even ongunstig op een zuren ondergrond. Voor gewassen, die een hooge pH prefereeren, is deze toestand echter zeer nadeelig.

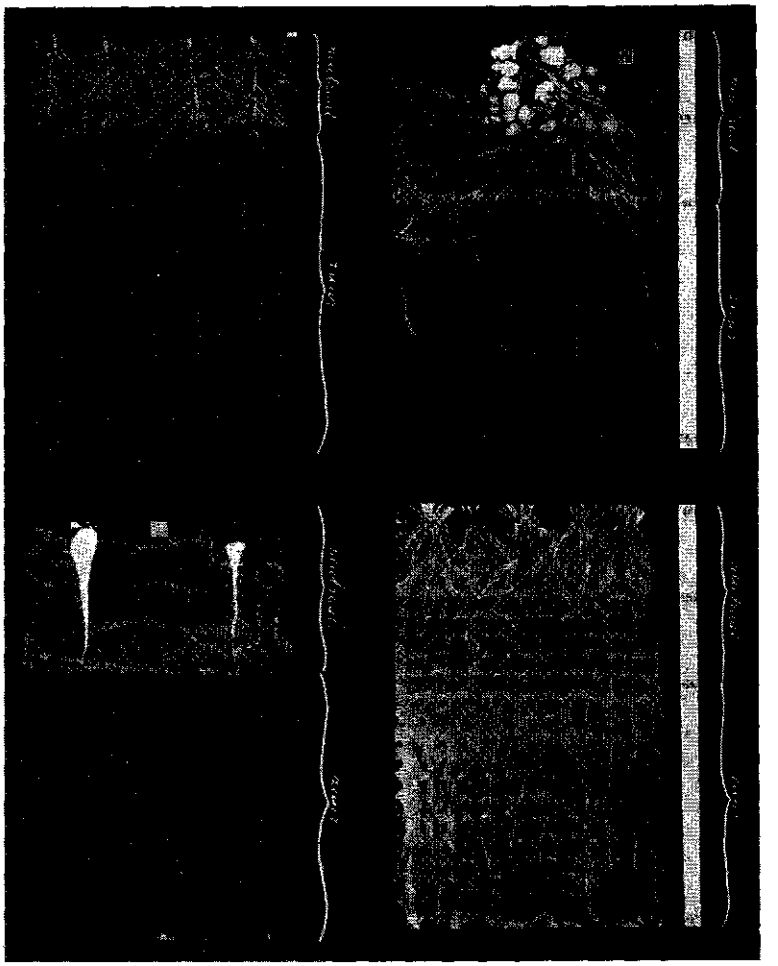

Fig. 30. *Invloed van een zuren ondergrond (pH 4,3) op de wortelontwikkeling van verschillende gewassen in de diepere bodemlagen*

De bovengrond was bekalkt tot een pH van 6,5 à 7. (Bij tarwe was de worteldichtheid in den ondergrond in werkelijkheid geringer dan de foto het doet voorkomen. De wortels waren hier n.l. veel minder vertakt dan in den bekalkten bovengrond). De planten werden gekweekt in bakken, die 1 m diep waren.

In figuur 30 ziet men, hoe de wortelontwikkeling bij bieten en boonen in een zuren ondergrond (pH 4,7) wordt belemmerd, terwijl aardappelen en tarwe op dezen toestand minder ongunstig of ternauwernood reageeren. Een zure ondergrond is voor zuurgevoelige gewassen nadeelig, omdat deze ge-

wassen daardoor van den watervoorraad in den ondergrond verstoken blijven.

Dat een te laag vochtgehalte in den ondergrond eveneens ongunstig en in het ergste geval zelfs fataal kan zijn voor de wortelontwikkeling in de diepere bodemlagen, werd boven reeds uiteengezet. In een vochtigen ondergrond kan echter de wortelgroei eveneens te wenschen overlaten, indien de grond in een slechten structuurtoestand verkeert. Wij wezen reeds op de slechte wortelontwikkeling in knikkige kleigronden en verwijzen bovendien naar fig. 31, waarin gedemonstreerd wordt, hoe de wortelontwikkeling van

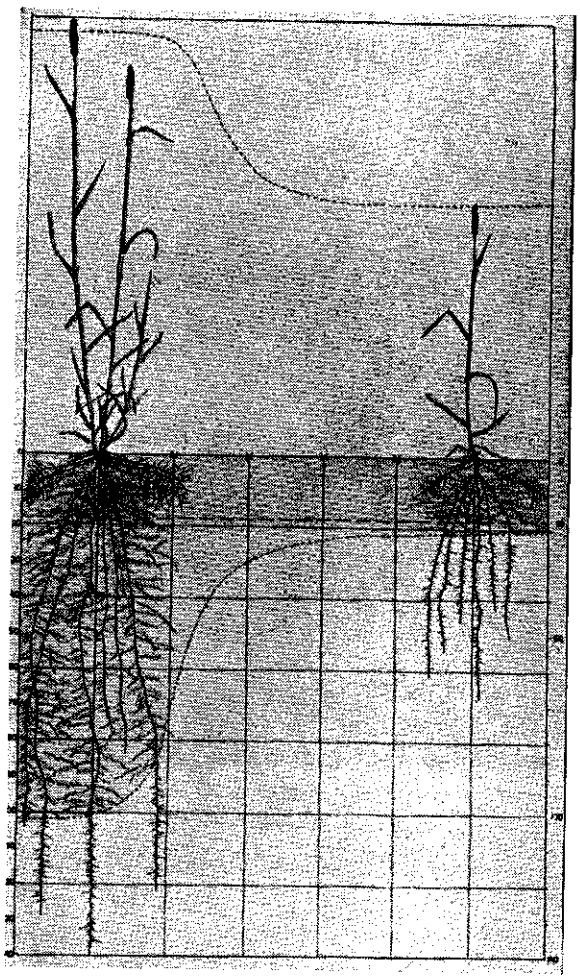

Fig. 31. *Tarwe op een zandperceel te Opende*
In den grond is met de gebogen stippellijn de afnemende dikte van de humuslaag aangegeven. De werkzame diepte van het wortelstelsel komt met de dikte van de humuslaag overeen.

tarweplanten in een zandgrond door een betere humusvoorziening wordt bevorderd, klaarblijkelijk doordat de humus een gunstigen invloed uitoefent op de structuur en daarmede op de lucht-water-verhouding van den grond.

De wortelstelsels werden blootgelegd in den drogen zomer van 1939 op een akker, die beneden de bouwvoor slechts 0,7 % humus bevatte. Aan den slechten groei der rechts afgebeelde plant is te zien, hoe het gewas op dezen toestand heeft gereageerd. De plant, die links is afgebeeld, heeft zich ondanks den geringen regenval normaal ontwikkeld, doordat zij een dikke humuslaag tot haar beschikking had, die tot een diepte van 1 m reikte. Deze plant maakte deel uit van een strook planten, die hoog boven de andere planten van het perceel uitstak. Hier was jaren geleden een greppel gegraven, die later, eveneens lang geleden, met humusrijken bovengrond was gevuld. De betere groei van het gewas in de „oude voor" is niet alleen het gevolg van de krachtigere wortelontwikkeling in den ondergrond doch tevens van de omstandigheid, dat er in den humeuzen grond door de betere structuur meer water voor het gewas beschikbaar was.

TABEL 10

Bewortеling van tarwe op een perceel zandgrond te Opende

De worteldichtheid is opgegeven in mg droge wortels per dm³ grond.
Bouwvoor: 0—18 cm.
Buiten de „voor" reikte de humus practisch niet dieper dan 40 cm, hetgeen zich afspiegelt in de wortelontwikkeling.

Bodemlagen (cm)	Oude voor (goede planten)			Buiten de voor (slechte planten)		
	Wortel-dichtheid	Humus-gehalte van den grond	Water-capaciteit van den grond	Wortel-dichtheid	Humus-gehalte van den grond	Water-capaciteit van den grond
0—18	295	6,3	47	289	5,4	45
18—30	125	7,1	46	66	3,4	44
30—50	119	5,5	45	80	1,0	32
50—70	143	6,2	53	1	0,7	28
70—90	87	6,3	49	0	0,4	28

Ook op het slechte gedeelte van den akker, waar de grond niet vergraven en de humuslaag betrekkelijk dun was, bleek de werkzame diepte van het wortelstelsel overeen te komen met de diepte, waartoe de humus reikte. In tabel 10 is links de worteldichtheid, het humusgehalte en de watercapaciteit van den grond in de „oude voor" opgegeven. De getallen rechts in de tabel

hebben betrekking op een plek buiten de voor, waar de humuslaag 40 cm dik was. Ook op andere akkers werd een zelfde verband tusschen de worteldichtheid en het humusgehalte vastgesteld.

Uiteraard is een geringe wortelgroei in den ondergrond in regenrijke zomers minder nadeelig voor het gewas. Toch kunnen de planten ook in een gunstig jaar van een ondiepe beworteling schade ondervinden, omdat de voedingszouten, en wel in het bijzonder de salpeterzure zouten, voor een deel naar den ondergrond uitspoelen en voor het gewas verloren gaan, wanneer slechts weinig wortels in den ondergrond doorgedrongen zijn. Hieraan is het waarschijnlijk toe te schrijven, dat dalgronden, waarin doorgaans slechts weinig wortels in den ondergrond tot ontwikkeling komen, een zwaardere bemesting vereischen dan de meeste andere gronden (159).

De boven besproken gevallen hadden meerendeels betrekking op gronden, die hoog boven het grondwater zijn gelegen. Staat echter het grondwater betrekkelijk hoog, dan kunnen de wortels de capillaire zone bereiken en indirect van het grondwater profiteeren. Hoewel dit van belang kan zijn voor gewassen, die om een of anderen reden met hun wortels niet diep gaan, moet een hooge grondwaterstand in het algemeen niet als een ideale toestand worden beschouwd. In homogene, fijnkorrelige gronden, laat de zuurstofvoorziening in de capillaire zone vaak te wenschen over. Het gevolg hiervan is, dat de wortelgroei dikwijls reeds op een zekeren afstand van het grondwaterniveau (het phreatisch oppervlak) tot stilstand komt. Zijn er wijdere kanalen (oude wortel- of wormgangen) aanwezig, dan kunnen de wortels via deze luchthoudende gangen dieper in de capillaire zone doordringen en van daaruit met hun fijnere zijwortels water aan deze zone onttrekken. Het gunstigst is de situatie in grofkorrelige zandgronden, waar het luchtgehalte zelfs dicht bij het phreatisch oppervlak voldoende is, om een diep indringen der wortels mogelijk te maken. Volgens Blaauw is er in grofkorrelige duingronden op korten afstand van het phreatisch oppervlak nog 9 volume-% lucht voorhanden, zoodat de wortels der bloembollen zonder bezwaar tot het grondwater kunnen doordringen. Het waterhoudend vermogen dezer gronden is zeer gering (maximaal 8 à 10 vol. %), zoodat het gewas er behoefte aan heeft om zijn wortels in de capillaire zone uit te zenden. Zoo hangt het slagen der bloembollencultuur in hooge mate af van het grondwaterpeil, dat op 50 cm beneden het maaiveld gehandhaafd moet blijven (17). Staat het grondwater 80 cm onder het maaiveld, dan blijven de planten in groei achter, doordat hun bewortelingsvermogen ontoereikend is, om voldoende wortels in de circa 22 cm dikke capillaire zone uit te zenden (10). In regenrijke zomers is dit nadeel minder groot, daar het vochtgehalte in de hangwaterzone door den regenval dan min of meer op peil wordt gehouden. Om de zelfde reden

is ook op grasland, waar het grondwater diep onder het maaiveld staat, de schade in regenrijke zomers minder groot dan in droge zomers (87).

In fijnkorrelige gronden wordt het water, dat door de wortels aan de capillaire zone wordt onttrokken, niet snel genoeg door capillaire opstijging uit het grondwater aangevuld, om een continue waterverzorging mogelijk te maken. Ook kan het voorkomen, dat het grondwater en dus ook de capillaire zone daalt, wanneer er door de wortels water aan deze zone wordt onttrokken. De wortels moeten dus verder groeien en voortgaan zich te vertakken, om in de waterbehoefte van het gewas te kunnen blijven voorzien. In dit opzicht verschilt de situatie niet van die in de hangwaterzone, waar, zooals wij gezien hebben, een groot absorbeerend worteloppervlak eveneens noodig is voor de watervoorziening van het gewas. Bedenken wij, dat de luchtvoorziening in de capillaire zone, behalve in zeer lichte gronden, vaak onvoldoende is voor een behoorlijke ontwikkeling en een behoorlijke werkzaamheid van het wortelstelsel, dan mag het voordeel van een hoogen grondwaterstand zelfs bij ondiep wortelende gewassen niet te hoog worden aangeslagen. Men verkrijgt een gezonderen toestand, door de cultuurvoorwaarden voor het gewas in den grond te verbeteren, waardoor met den wortelgroei ook de opneembaarheid van het bodemwater wordt vergroot en het gewas minder afhankelijk wordt van het grondwater. Verkeert de bovengrond in een slechten cultuurtoestand, dan kan reeds veel worden bereikt, wanneer deze door verbetering van den kalktoestand en door verhooging van het humusgehalte (organische bemesting) in een betere conditie wordt gebracht. Er kan dan meer water uit de bouwvoor worden opgenomen, waardoor de weerstand van het gewas tegen droogte wordt verhoogd (22).

In het voorafgaande hebben wij doen uitkomen, dat een gewas over een zeker aantal wortels moet kunnen beschikken, om aan zijn waterbehoefte te kunnen voldoen. Het vereischte aantal wortels is afhankelijk van het ontwikkelingsstadium der planten en van de heerschende omstandigheden. Ook wanneer de omstandigheden in den grond buitengewoon gunstig zijn voor de wateropname, zouden de planten er schade van ondervinden, wanneer zij van een deel harer wortels werden beroofd. Dit is begrijpelijk, daar er aan het wateropnemend vermogen der afzonderlijke wortels grenzen zijn gesteld, zoodat bij verwijdering van een aantal wortels geen volledige compensatie tot stand kan komen.

Dit is te zien in tabel 11, waarin de resultaten zijn samengevat van een proef, die ten doel had, inzicht te verkrijgen in het verband tusschen de wateropname der planten en het aantal wortels, waarover de planten beschikken kunnen.

TABEL 11

Verdamping van bloeiende tarweplanten, die voor een deel van hun wortels waren beroofd

De objecten bestonden elk uit 10 planten. Hiervan was een gedeelte der wortels kort voor het schieten verwijderd. Op dat moment was de verdamping van de diverse objecten gelijk. De tabel geeft aan, hoe de planten op deze ingreep hebben gereageerd. Men vindt er de verdamping in opgegeven, twee weken na het verwijderen der wortels. (Wätercultuur)

Aantal		Verdamping van 10 planten gedurende 3 dagen in g (2 weken nadat de wortels gedeeltelijk waren verwijderd)	Gemiddeld drooggewicht van één		Gemiddelde verdamping van 10 planten gedurende 3 dagen					
kiemwortels	kroonwortels		kiemwortel	kroonwortel	per kiemwortel	per kroonwortel	per wortel	per gram kiemwortels	per gram kroonwortels	per gram wortels
			g	g	g	g	g	g	g	g
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
4	4	580	—	—	—	—	7,3	—	—	336
4	0	437	0,021	—	10,9	—	—	520	—	—
0	4	438	—	0,028	—	11,0	—	—	391	—
2	2	419	—	—	—	—	10,5	—	—	463
2	0	211	0,017	—	10,6	—	—	621	—	—
0	2	405	—	0,038	—	20,3	—	—	533	—
1	1	361	—	—	—	—	18,1	—	—	517
1	0	183	0,025	—	18,3	—	—	732	—	—
0	1	373	—	0,060	—	37,3	—	—	622	—

De getallen in de tabel hebben betrekking op tarweplanten, die in een voedingsoplossing waren opgegroeid. De planten beschikten dus over een ongelimiteerde hoeveelheid water, terwijl de zuurstofvoorziening door aeratie op peil werd gehouden. In de laatste week vóór het schieten, toen de planten in het bezit waren van 4 à 5 kiemwortels, een 4-tal groote kroonwortels en een wisselend aantal kleinere kroonwortels, werden de kleinere wortels en een gedeelte van de groote wortels afgeknipt en wel zoodanig, dat de wateropname bij toenemend aantal kiem- en kroonwortels kon worden vergeleken. In de tabel is de verdamping van 10 planten circa 2 weken na het knippen over een periode van 3 dagen opgegeven. Daarna werden de planten geoogst, waarbij het drooggewicht der spruiten, kroon- en kiemwortels werd vastgesteld, terwijl tevens het totale oppervlak der groene deelen (bladen en halmen) werd bepaald. Het gewicht en het oppervlak der planten gingen in groote trekken met de verdamping parallel, zoodat de verdampingscijfers in de tabel een goed beeld geven van het verschil in ontwikkeling der planten

naar gelang van het beschikbare aantal wortels. Het aantal wortels werd bij de diverse series constant gehouden door dagelijks de jonge kroonwortels, die aan de halmbasis zichtbaar werden, weg te knippen.

De verdampingsgetallen in kolom 3 laten zien, dat de planten, die vóór het knippen even groot waren, reeds na twee weken groote verschillen in ontwikkeling vertoonden. Over het geheel genomen, is de achterstand des te grooter, naarmate de planten over minder wortels konden beschikken. Reeds daags na het knippen was deze achterstand merkbaar. De planten schoten des te sneller door, hoe minder wortels er waren verwijderd.

Vergelijkt men eerst de verdamping der planten, die uitsluitend op 1, 2 en 4 kiemwortels hadden geleefd (resp. de objecten 1 + 0, 2 + 0 en 4 + 0), dan ziet men, hoe de verdamping stijgt met het aantal kiemwortels, echter met dien verstande, dat de verdamping bij aanwezigheid van 1 kiemwortel, in verhouding tot het aantal wortels duidelijk grooter was dan bij aanwezigheid van 2 of 4 kiemwortels. Er is dus door deze ééne kiemwortel meer water opgenomen dan er door de series 2 + 0 en 4 + 0 *gemiddeld per kiemwortel* aan de voedingsoplossing is onttrokken (kolom 6). In kolom 9 is de wateropname opgegeven per gewichtseenheid van het kiemwortelstelsel. Hier ziet men een duidelijke stijging in de verdamping per gram kiemwortels, wanneer het aantal kiemwortels daalt. De verdamping per kroonwortel en per gram kroonwortels is op soortgelijke wijze van het aantal kroonwortels afhankelijk (kolom 7 en 10), terwijl een zelfde verband aanwezig blijkt te zijn in kolom 8 en 11, waarvan de getallen betrekking hebben op planten, die een gelijk aantal kiem- en kroonwortels tot hare beschikking hadden (resp. 4 + 4, 2 + 2 en 1+1).

Er wordt dus blijkbaar door de planten bij de wateropname des te intensiever van de wortels gebruik gemaakt, hoe minder wortels den planten ter beschikking staan. Is het aantal wortels onvoldoende om in de waterbehoefte der bovengrondsche organen te voorzien, dan treedt er dus een zekere compensatie in de wateropname op, die echter — te oordeelen naar de afnemende verdampingscijfers bij afnemend aantal wortels — bij lange na niet toereikend is om in het watertekort te voorzien.

Bij de oogst der planten bleek, dat deze compensatie bij de kroonwortels voor een deel hierop berustte, dat deze wortels, nadat de planten van een deel harer wortels waren beroofd, zich sterk zijn gaan vertakken, waardoor het absorptieoppervlak der wortels aanmerkelijk is vergroot. Dit komt tot uiting in het toenemend gewicht der kroonwortels bij vermindering van het aantal kroonwortels (kolom 5). De kiemwortels, die reeds volwassen waren, toen met het wegknippen der wortels werd begonnen, zijn sindsdien niet verder gegroeid en hadden geen nieuwe zijwortels gevormd (kolom 4). Het geringe aanpassings-

vermogen der kiemwortels is oorzaak, dat de planten, die gedwongen werden op slechts 1 of 2 kiemwortels te leven, aanmerkelijk meer in groei zijn achtergebleven dan de planten, die over 1 of 2 kroonwortels konden beschikken (vgl. de verdampingscijfers in kolom 3, die met de gewichten der planten parallel gaan). Onder deze ongunstige omstandigheden is er dan ook per kroonwortel veel meer water opgenomen dan per kiemwortel. Hiertoe vergelijke men in kolom 7 en 6 de getallen van 2 + 0 met die van 0 + 2 en de cijfers van 1 + 0 met die van 0 + 1. De verdamping per gram kiemwortels wint het echter over de geheele linie van die per gram kroomwortels (vgl. kolom 9 met kolom 10). Blijkbaar is er door de planten, die over een zelfde aantal kiemwortels resp. kroonwortels beschikken konden, van de eerstgenoemde wortels een economischer gebruik gemaakt dan van de kroonwortels. De oorzaak is vermoedelijk gelegen in het feit, dat de hoofdas der kiemwortels zeer dun is en weinig gewicht in de schaal legt vergeleken bij die der kroonwortels, zoodat bij de eerstgenoemde wortels het absorptie-oppervlak in verhouding tot het gewicht der wortels grooter is dan bij de kroonwortels.

Bijzondere aandacht verdient het feit, dat de kiemwortels in de combinatie 4 + 0 gezamenlijk evenveel water hebben opgenomen als de kroonwortels van de combinatie 0 + 4 (kolom 3). Dit bewijst, dat de kiemwortels zelfs bij oudere planten, die bezig zijn halmen te vormen, nog een belangrijk aandeel kunnen hebben aan de wateropname en dat zij in dit opzicht niet behoeven onder te doen voor de kroonwortels, niettegenstaande het gewicht der kiemwortels in het onderhavige geval geringer is dan dat der kroonwortels. Vroeger hebben wij reeds vermeld, dat uit onderzoekingen van ZIJLSTRA (182) e. a. is gebleken, dat de hoofd- en kiembijwortels der Gramineeën een langeren levensduur hebben dan veelal wordt aangenomen en dat deze zelfs bij volwassen planten nog in gaven toestand kunnen worden aangetroffen. Thans blijkt, dat *de kiemwortels zelfs bij oudere planten nog zeer actief kunnen deelnemen aan de wateropname.*

De algemeene conclusie, die uit tabel 11 getrokken kan worden, is deze, dat een plotselinge vermindering van het aantal wortels voor het gewas nadeelig is omdat de overblijvende wortels, niettegenstaande zij onder deze omstandigheden een grootere werkzaamheid ontplooien, niet bij machte zijn, om aan de waterbehoefte der bovengrondsche organen te voldoen, zoodat er zeer spoedig een achterstand in groei optreedt. In de praktijk komen dergelijke gevallen voor bij beschadiging der wortels door insectenvraat of door te diep schoffelen van den grond. Iets dergelijks doet zich voor, wanneer bepaalde bodemlagen uitdrogen, b.v. wanneer in een droge periode de wortels in den bovengrond door watergebrek buiten gebruik worden gesteld, zoodat het gewas voor zijn wateropname slechts op de wortels in den ondergrond

is aangewezen. Is de ondergrond dan onvoldoende doorworteld, dan zal het gewas door watergebrek in groei achterblijven, zelfs al is er meer dan voldoende water in de diepere lagen voorhanden. Hieruit volgt tevens, dat de maximale diepte van het wortelstelsel, zooals vroeger al werd opgemerkt, voor de watervoorziening van het gewas van minder beteekenis is dan wat wij de „werkzame" diepte hebben genoemd, daar de enkele wortels, die een zeer groote diepte bereiken, slechts een gering aandeel hebben aan de wateropname. De besproken praktijkgevallen zijn echter niet geheel te vergelijken met de omstandigheden in de boven beschreven proef, daar het gewas te velde het euvel door de vorming van nieuwe wortels min of meer weet te herstellen, terwijl het aantal wortels in de waterkultuurproef door het wegknippen der nieuwe wortels kunstmatig constant gehouden werd. Het watergebrek, dat veroorzaakt wordt, doordat een deel der wortels buiten werking wordt gesteld, zal dus onder praktijkomstandigheden een meer tijdelijk karakter dragen.

De compensatie, die er in de wateropname optreedt, zoodra het beschikbare aantal werkzame wortels door een of andere oorzaak wordt verminderd, vindt naar alle waarschijnlijkheid hare oorzaak in de toename der absorptie-intensiteit, d.i. de vermeerdering van de wateropname per eenheid van het absorptie-oppervlak. Het is echter ook mogelijk dat de absorptie-zone wordt vergroot. Dat een verlenging van de absorptie-zone in de richting der wortelbasis inderdaad kan voorkomen, werd door SIERP en BREWIG bij de hoofdwortel van de tuinboon (*Vicia Faba*) vastgesteld, wanneer deze van zijn zijwortels werd beroofd.

Ten slotte moet nog een oogenblik worden stilgestaan bij de vraag, hoe de wortels zich gedragen, wanneer het water ongelijk over de diverse bodemlagen is verdeeld. Bevat de bovengrond voldoende water en is de ondergrond tot de verwelkingsgrens uitgedroogd, dan kunnen de wortels, zooals wij gezien hebben, niet in den drogen ondergrond doordringen. Dit neemt niet weg, dat een droge grond toch goed doorworteld kan zijn, ook al is het vochtgehalte lager dan de verwelkingscoëfficient. In dat geval zijn echter de wortels tot ontwikkeling gekomen, toen de grond nog voldoende vocht bevatte. Ook kan het voorkomen, dat de ondergrond droog is, zonder dat het vochtgehalte tot de verwelkingsgrens is gedaald. Onder deze omstandigheden kunnen de wortels wel in den ondergrond doordringen doch de snelheid, waarmee dit geschiedt, is voor verschillende plantensoorten ongelijk, daar — zooals wij gezien hebben — het optimale vochtgehalte voor den wortelgroei bij sommige soorten aan den natten kant, bij andere min of meer aan de droge kant is gelegen. Wanneer dus een droge bodemlaag onder een vochtigen bovengrond ligt, behoeft dit niet altijd nadeelig te zijn voor de dieptegroei der wortels. Komt het vochtgehalte in den ondergrond met het optimum

voor den wortelgroei overeen, dan kan men in deze laag een krachtige wortelgroei verwachten. Ligt het vochtgehalte beneden het optimum, dan is de wortelgroei gering en komt het vochtgehalte overeen met de verwelkingscoëfficient of ligt het lager dan deze laatste, dan komt de wortelgroei tot stilstand. Het gevolg hiervan is, dat verschillende onderzoekers zich ongelijk uitlaten over de meer of minder gunstige werking van een drogen ondergrond voor een diepte-groei der wortels. Zoo drong volgens WEAVER lucerne niet in een droge laag door, terwijl in een grond, die tot op groote diepte vochtig was, penwortels van meer dan 3 meter lengte werden aangetroffen. WEAVER onderzocht ook de wortelontwikkeling op de grasvlakten van Noord-Amerika tusschen de Missouri-rivier en de Rocky Mountains, waar de regenval plaatselijk zeer sterk verschilt. Hij nam in streken met grooten regenval (70 cm per jaar) een diepere wortelontwikkeling en een rijkere grasgroei waar dan in gebieden met geringeren neerslag (50 cm per jaar of minder). Een overvloedige regenval, die den grond tot op groote diepte bevochtigde en uitdroging van den grond voorkwam, bleek op gronden met een lagen grondwaterstand gunstig te zijn voor de wortelontwikkeling in de diepere bodemlagen. Bij geringen regenval hoopt het water zich meer in den bovengrond op met het gevolg, dat de wortels zich in hoofdzaak in horizontale richting uitbreiden. Daarentegen nam FARRIS bij verschillende gewassen in New Jersey en Nebraska in een drogen ondergrond een diepere beworteling waar dan in een grond, die in alle lagen in een gunstigen vochttoestand verkeerde.

De bovengrond kan echter ook droger zijn dan de ondergrond. Deze toestand komt in droge zomers veel voor, wanneer de grond, die aanvankelijk door de winterregens tot op groote diepte met water is verzadigd, van boven naar beneden gaat uitdrogen. Is de bovengrond niet al te droog, dan kan dit gunstig werken op de wortelontwikkeling. MIÈGE vond, dat deze toestand bij tarwe voor de diepte-groei der wortels gunstiger is dan wanneer de grond naar de diepte toe droger wordt. De kiem- en kroonwortels bereikten in het eerste geval een gemiddelde diepte van resp. 74 en 141 cm, terwijl de wortels in het laatste geval een diepte bereikten van resp. 54 en 116 cm. Blijkbaar wordt de wortelgroei in den vochtigeren ondergrond begunstigd doch het spreekt wel vanzelf, dat dit geval niet gegeneraliseerd mag worden. Diepgaande wortels werden door MIÈGE ook waargenomen, wanneer de grond met water werd geïnfiltreerd, d.i. wanneer het water van beneden af werd toegediend. Infiltratie van een drogen grond geeft volgens zijn onderzoek betere uitkomsten dan wanneer de grond van boven af onvoldoende wordt geirrigeerd, zoodat het water niet diep genoeg in den grond kan doordringen.

Het bodemwater kan ook in horizontale richting ongelijk verdeeld zijn. Dit is b.v. het geval, wanneer het water op sommige plaatsen (langs worm-

gangen, spleten e.d.) gemakkelijker wegzakt dan op andere plaatsen. Onder bepaalde omstandigheden zijn wortels, die zich in een betrekkelijk droge laag bevinden, in staat zich te richten naar vochtigere plaatsen. Dit verschijnsel, dat *hydrotropie* genoemd wordt, kan men in den grond nogal eens waarnemen. In fig. 56 (pag. 160) is een geval van hydrotropie afgebeeld bij de wortels in bak D en E. De bakken waren met grond gevuld doch de planten namen, zooals later besproken zal worden, een verschillende plaats in de bakken in. Het regenwater was in hoofdzaak langs de randen der bakken omlaag gezakt en vandaar uit had het water zich min of meer in horizontale richting door den grond verspreid. Bij het blootleggen van het grondprofiel bleek, dat de grond het vochtigste was langs de rand der bakken en dat het vochtgehalte naar het midden toe afnam. De wortels der planten in bak D en E, die betrekkelijk dicht bij den rand stonden, waren min of meer naar de wand der bakken afgeweken, terwijl de plant bij F, die in het midden van de bak geplaatst was, haar wortels gelijkmatig naar beide zijden had uitgezonden, zoodat het wortelstelsel een symmetrisch beeld te zien geeft. In bak A en B heeft zich geen hydrotropie bij de wortels voorgedaan, doordat andere factoren, die hier niet ter zake doen, de hydrotropie hebben verhinderd.

Hydrotropische krommingen hangen samen met de verdeeling van de waterdamp in den grond. HOOKER, die de hydrotropie bij lupine nauwkeurig heeft bestudeerd, vond, dat de wortels van deze plant in vochtige lucht positief hydrotropisch zijn, doch dat deze reactie slechts dan optreedt, wanneer de relatieve vochtigheid van de lucht 75 à 100 % bedraagt en wanneer het verval der vochtigheid bij een temperatuur van 20° C. niet kleiner is dan 0,2 en niet grooter dan 0,5 %, gerekend over een afstand van 1 cm. De kromming is maximaal bij een vochtigheidsverval van 0,4 % per cm, b.v. wanneer er aan weerskanten van een worteltop, die 1 mm dik is, een verschil in relatieve vochtigheid bestaat van 0,04 %. De worteltop is het gevoeligst voor deze vochtverschillen; achter den top zijn de wortels voor vochtigheidsverschillen slechts weinig gevoelig. Het verschijnsel zal in den grond slechts dan optreden, wanneer de worteltop in het grensgebied van een vochtige laag terecht komt. Is het vochtgehalte in een laag overal gelijk, dan blijft de kromming achterwege, ook al is er op korten afstand daarvan een vochtigere laag voorhanden.

HOOFDSTUK III

De wortelontwikkeling der gewassen in verband met de luchthuishouding van den grond

Plantenwortels hebben, zoo goed als de andere organen van de plant, zuurstof noodig voor hun ademhaling. De ademhalingsintensiteit is echter

niet in alle deelen van de plant en zelfs niet in alle deelen van het wortelstelsel gelijk. Het zuurstofverbruik is in den regel het grootst in groeiende plantendeelen, waar een intensieve celdeeling plaats vindt. Van de wortels hebben dus de vegetatiepunten meer zuurstof noodig dan de volwassen, meer basaal gelegen worteldeelen. De meeste planten zijn zoodanig gebouwd, dat er geen noemenswaard transport van zuurstof door de plant heen van het eene orgaan naar het andere kan plaats vinden. De wortels zijn dus voor hun ademhaling aangewezen op de zuurstof, die zij in hun directe omgeving in den grond aantreffen.

Wanneer er in den grond niet genoeg zuurstof beschikbaar is, dan kunnen de wortels niet behoorlijk tot ontwikkeling komen. Wordt het zuurstofgehalte in zulk een grond door aeratie verhoogd, dan komt er een uitgebreider wortelstelsel tot ontwikkeling, dat rijkelijk met zijwortels is bezet, terwijl ook de bovengrondsche organen in groei toenemen. Dit werd o.m. door LOEHWING vastgesteld bij zonnebloemen en soja-boonen, die in een zand- en kleigrond werden gekweekt.

Ook waterkulturen zijn vaak dankbaar voor aeratie. Gerst en lupine gaven volgens een onderzoek van HALL en UNDERWOOD in oplossingen, die continu geaereerd werden, drooggewichten van 2,12 resp. 1,53 gram, terwijl de gewichten der controle-planten zonder aeratie resp. slechts 1,34 en 0,83 gram bedroegen. Dat aeratie voor de wortelontwikkeling gunstig is, is voor gerst afgebeeld in fig. 32.

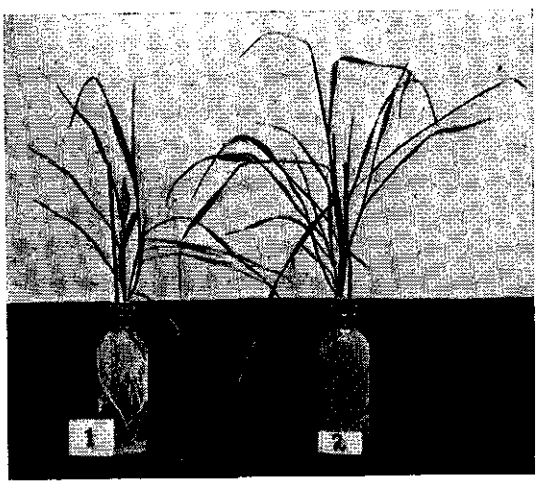

Fig. 32. *Invloed van de aeratie op de wortel- en sprwitontwikkeling van gerst in een voedingsoplossing*
1 = dagelijks één keer geaereerd.
2 = doorloopend van lucht voorzien.
Naar HALL, BRENCHLEY en UNDERWOOD (56).

Bij continue aeratie zijn er volgens deze figuur niet alleen meer groene deelen doch ook meer wortels tot ontwikkeling gekomen dan wanneer de oplossingen slechts 1 keer per dag van lucht werden voorzien. Soortgelijke resultaten zijn ook door andere auteurs met andere gewassen verkregen (2). Waterkulturen kunnen soms ook zonder aeratie goed tot ontwikkeling komen. Wanneer de groeiomstandigheden minder gunstig zijn of wanneer de planten klein en de kultuurflesschen naar verhouding groot zijn, dan wordt de groei niet of nauwelijks door aeratie bevorderd, omdat het zuurstofgehalte in de oplossing dan slechts weinig afneemt en het tekort in voldoende mate uit de lucht door diffusie wordt aangevuld.

Wanneer de wortelontwikkeling door aeratie wordt bevorderd, hetgeen in een luchtarmen grond in den regel het geval is, dan heeft dit voor het gewas het voordeel, dat het absorptie-oppervlak van het wortelstelsel wordt vergroot, waardoor er meer voedingszouten door de wortels opgenomen kunnen worden en de koolzuurassimilatie toeneemt. Dat de zoutopname bij een betere luchtvoorziening inderdaad toeneemt, is o.m. door Loehwing aangetoond bij zonnebloemen en sojaboonen in zand en klei. Door de niet geaereerde zonne-bloemen was er aan den kleigrond na 60 dagen per plant 21,45 mg stikstof en 95,37 mg aschbestanddeelen onttrokken, terwijl de geaereerde planten gemiddeld 36,76 mg stikstof en 121,77 mg asch hadden opgenomen. Soortgelijke verschillen gaven de planten, die in zand waren gekweekt.

Den laatsten tijd zijn resultaten verkregen, die erop wijzen, dat de grootere zoutopname bij betere zuurstofvoorziening niet alleen berust op de vergrooting van het oppervlak der wortels, maar dat de absorbeerende wortelcellen onder deze omstandigheden tevens een grootere activiteit bij de opname der voedingszouten ontplooien, m.a.w., dat de zoutopname per eenheid van het absorptie-oppervlak stijgt.

Bij waterkulturen van haver vond Petrie, dat doorleiden van lucht met resp. 21 % en slechts 2 à 3 % zuurstof een groot verschil in de opname der voedingszouten veroorzaakte, terwijl ook het zuurstofverbruik der wortels in deze gevallen aanzienlijk verschilde (tabel 12).

De proef, waarop de getallen in tabel 12 betrekking hebben, werd begonnen, toen de planten vijf weken oud waren. Er werd toen gedurende 5½ dag een luchtstroom met de zooeven genoemde zuurstofgehalten door de voedingsoplossing geleid. Zoowel het spruit- als het wortelgewicht der planten verschilde bij de beide objecten in de korte proefperiode niet noemenswaard. Daar dus aangenomen mag worden, dat het absorptieoppervlak der wortelstelsels in beide gevallen nagenoeg gelijk was, kan uit de tabel de conclusie worden getrokken, dat er door de wortels, die de meeste zuurstof

ontvingen, per eenheid van het absorptie-oppervlak meer voedingszouten zijn opgenomen.

TABEL 12

Zoutopname van haverplanten bij ongelijke zuurstofvoorziening der wortels (watercultuur)

De planten waren 5 weken oud. Proefduur 5½ dag.
De getallen in de tabel stellen de gemiddelde waarden voor van 5 herhalingen (5 cultuurvaten)

% zuurstof in de doorgeleide luchtstroom	Gemiddelde ademhaling: mg CO_2 per g wortels per uur (gemidd. van 5 bepalingen, elk gedurende 4 uur)	Drooggewicht na beëindiging van de proef g		Ionenopname in de proefperiode. Milligramionen per g droge wortels				
		Wortels	Spruiten	K	Ca	SO_4	NO_3	Cl
2 à 3 %	0,436	0,140	0,679	1,24	0,39	0,34	4,52	0,43
21 %	0,916	0,147	0,650	2,22	0,62	0,50	9,28	0,64

Naar PETRIE (122).

De verklaring hiervan ligt in het feit, dat de opname van voedingszouten door de plantenwortels geen gewoon diffusie-proces is maar dat wij hier met een levensproces te maken hebben. Bij wortels van gerst is door HOAGLAND en BROYER waargenomen, dat de opgenomen ionen (NO^3, Cl, K e.a.) in het celvocht der absorbeerende cellen worden opgehoopt en dat er dus een zoutopname, tegen het concentratieverval in, kan plaats hebben. Ook bij andere objecten is een cumulatie van ionen vastgesteld. De arbeid, die hiervoor verricht moet worden, wordt blijkbaar aan de ademhalingsenergie ontleend. Door STEWARD, die zouten liet opnemen door aardappelschijfjes, werd gevonden, dat bij verhooging van het zuurstofgehalte der oplossing zoowel de ademhaling als de zoutabsorptie toenam. Bij tuinboonen is vastgesteld, dat zoowel het zuurstofverbruik als de nitraatopname nabij de worteltop het grootst is en dat beide processen naar de basis toe afnemen (181).

Over de opname van voedingszouten en andere stoffen door levende weefsels zijn ook in ons land belangrijke onderzoekingen verricht. Bij een onderzoek over de opname en het transport van asparagine door parenchymweefsel werd door ARISZ en OUDMAN gevonden, dat er door *Vallisneria*, een waterplant, waaraan asparagine werd toegediend, bij aanwezigheid van zuurstof

meer asparagine wordt opgenomen, dan wanneer er geen zuurstof beschikbaar is en dat de asparagine in het eerste geval over een grooteren afstand door het parenchym wordt getransporteerd. Ook de opname van fosfaat bleek van de aanwezigheid van zuurstof sterk afhankelijk te zijn. POSTMA, die met afgesneden wortels van haver experimenteerde, stelde vast, dat de opname van nitraat uit een oplossing, die naast nitraat glucose bevatte, met een verhoogde ademhaling gepaard gaat en dat de ademhalingsenergie niet alleen voor de opname der nitraten doch naar alle waarschijnlijkheid tevens voor den opbouw der eiwitten wordt aangewend. Overigens verwijzen wij naar de samenvattingen van ARISZ en van WEEVERS over deze problemen in het Vakblad voor Biologen, waarin tevens de voornaamste literatuur op dit gebied is vermeld (3, 177).

Een dergelijk verband bestaat er ook tusschen de ademhaling der wortels en de wateropname. HENDERSON, die planten in voedingsoplossingen kweekte en de ademhalingsintensiteit beoordeelde naar de daling van het zuurstofgehalte en de stijging van het koolzuurgehalte der voedingsoplossing, stelde vast, dat bij planten, die in droge lucht staan en sterk verdampen, de wortelademhaling grooter is dan bij planten, die in vochtige lucht worden gekweekt en een geringe verdamping vertoonen. Bovendien is uit andere onderzoekingen gebleken, dat de wateropname sterk daalt, wanneer de zuurstof uit den grond wordt verdrongen. Verderop zullen hiervan eenige gevallen worden besproken.

Van landbouwkundig standpunt bezien, zijn de besproken onderzoekingen van groote beteekenis, omdat hiermede het bewijs geleverd is, dat niet alleen de wortelgroei doch ook de water- en zoutopname wordt geremd, wanneer er in den grond niet voldoende zuurstof voor de wortels beschikbaar is. Daalt de hoeveelheid zuurstof in den grond beneden het vereischte minimum, dan neemt de water- en zoutopname af, ook al is de plant met een rijk wortelstelsel toegerust en al is de grond ruimschoots van water en voedingszouten voorzien. Er ontstaat dan een physiologisch tekort aan water, stikstof en andere voedingsstoffen. Dit komt allereerst in een verminderde wateropname tot uiting, die zelfs met een verwelken der bladen gepaard kan gaan (95, 7). Daar echter ook de zoutopname wordt geremd, ontstaat er een wanverhouding tusschen de koolzuurassimilatie en de beschikbare hoeveelheid voedingszouten. Het gevolg hiervan is, dat de oudste bladen geel worden en afsterven. Er treden dan verschijnselen op, die aan stikstof- of fosforzuurgebrek doen denken. Hiermee gaat een groote afname in groei gepaard en in het ergste geval sterven de planten af.

In een zuurstofarm milieu zijn de wortels in den regel dunner en bijna altijd minder vertakt dan bij aanwezigheid van voldoende zuurstof. Men kan dit waarnemen in een te natten grond of in een grond, die in een slechten structuurtoestand verkeert. Toch kan men in de praktijk in een slecht door-

luchten grond soms een rijke beworteling aantreffen. Dit is b.v. het geval, wanneer de wortels om een of andere reden verhinderd worden in den ondergrond door te dringen. Elke stagnatie van den wortelgroei in den ondergrond veroorzaakt een relatieve vermeerdering van de worteldichtheid in den bovengrond. Het valt overigens niet mee, uit de waargenomen verschijnselen in den vollen grond zich een voorstelling te maken van den invloed van de lucht op de wortelontwikkeling, daar deze laatste ook van andere bodemfactoren afhankelijk is, die in den grond evenzeer aan variatie onderhevig zijn.

In extreme gevallen komt de slechte wortelontwikkeling bij onvoldoende toetreding van lucht ook in den vollen grond duidelijk tot uiting. Zoo is het een opmerkelijk feit, dat de meeste gewassen niet in staat zijn, hun wortels in het grondwater uit te zenden, hetgeen een gevolg is van zuurstofgebrek of (en) van andere factoren, die met het zuurstoftekort hand in hand gaan en die verderop nader besproken zullen worden. Soms is ook de bodemlaag boven het grondwater geheel met water doortrokken. In dat geval kunnen de wortels het grondwaterniveau niet bereiken. In een broekgrond, die met bieten, lucerne en tarwe was bebouwd, troffen wij slechts wortels in de bouwvoor aan. In den ondergrond, die uit veenige klei bestond, bleek bij onderzoek zooveel water voorhanden te zijn, dat dit er met een lichte druk van de hand uitgeperst kon worden. Aardappelen reageeren hierop eenigszins anders, daar zij eenige dunne, weinig vertakte wortels in den natten ondergrond hadden uitgezonden. Men ziet dit voor lucerne en aardappelen afgebeeld in fig. 33 (rechts).

De figuur laat tevens zien, hoe de wortels dezer planten tot ontwikkeling komen in een kleigrond, die tot op groote diepte in een gunstigen structuurtoestand verkeert. Vooral lucerne vertoont in de klei een rijke beworteling in den ondergrond.

Men kan de verschijnselen van zuurstofgebrek bij wortels bestudeeren, door planten in potten te kweeken, deze op een zeker moment in een niet te groote bak met water te plaatsen en het water eventueel met een laagje paraffine-olie te bedekken, om toetreding van zuurstof te voorkomen. De lucht in de bodemporiën wordt dan grootendeels door het water verdrongen. Is de in het water opgeloste zuurstof door de wortels verbruikt, dan treden de bovengenoemde gebrekverschijnselen en in vele gevallen ook verwelking op.

Op deze wijze werd door BERGMAN bij mais en boonen een achteruitgang in den wortelgroei en ten slotte zelfs een afsterven der wortels vastgesteld. Werd echter het water in de bakken geaereerd, dan ontwikkelden de wortels zich even normaal als wanneer de potten niet ondergedompeld waren. Hetzelfde effect werd verkregen, door een wiersoort (*Spirogyra*) aan de bakken toe te voegen. De koolzuurassimilatie der wieren veroorzaakte een stijging van het

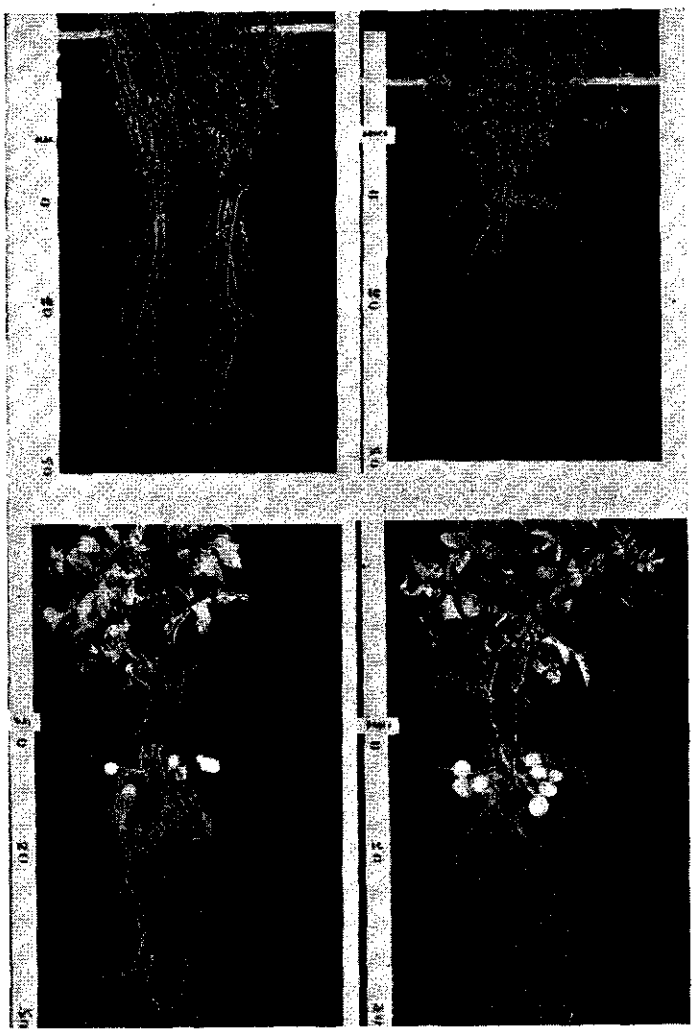

Fig. 33. *De wortelontwikkeling van lucerne en aardappelen in klei- en broekgrond (resp. links en rechts)* De structuur van de klei was in den ondergrond bevredigend. In den broekgrond was de ondergrond te nat voor een goede wortelontwikkeling.

zuurstofgehalte en een daling van het koolzuurgehalte, met het gevolg, dat er geen stagnatie in den wortelgroei optrad.

Andere onderzoekers hebben de zuurstof in den grond verdrongen door er stikstof door te leiden; hierbij werden dezelfde verschijnselen waargenomen als bij onderdompeling der planten. Reeds na enkele uren begon de wateropname minder te worden. Bij twee bloemplanten (*Coleus en Heliotropum*),

die zeer gevoelig zijn voor zuurstofgebrek, kwam de wateropname bij doorleiding van stikstof door den grond na 12 à 24 uur volkomen tot stilstand (95). Werd er vóór het afsterven der planten zuurstof door den grond geleid, dan kwamen er nieuwe wortels tot ontwikkeling, waardoor de planten zich min of meer konden herstellen.

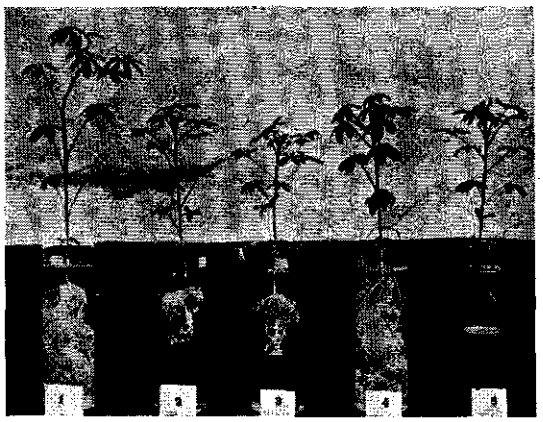

Fig. 34. *Wortels van lupine, gekweekt in verschillende media*

1. grof zand, 2. fijn zand, 3. fijn slib, 4. klei, 5. voedingsoplossing. De ongelijke wortelgroei bleek het gevolg te zijn van de ongelijke hoeveelheid lucht in de diverse voedingsmedia.

Naar HALL, BRENCHLEY en UNDERWOOD (56)

Fig. 34 geeft een beeld van den ongelijken wortelgroei van lupine in verschillende media. Van links naar rechts ziet men de vrij gespoelde wortels, die resp. in grof zand, fijn zand, slik, klei en in een niet geaereerde voedingsoplossing tot ontwikkeling waren gekomen. In den klei- en zandgrond, waarin meer lucht beschikbaar was dan in de overige media, zijn de wortels het best tot ontwikkeling gekomen.

Daar de absorptie-capaciteit van zuurstof in water gering is, bevat het bodemwater slechts weinig zuurstof, en wel in het gunstigste geval slechts circa 8 mgr per liter. Wanneer de wortels zuurstof uit het bodemwater opnemen, wordt het tekort uit de bodemporiën aangevuld, die naast water een zekere hoeveelheid lucht in gasvorm bevatten. Is het luchtvolume in den grond gering, zooals in een natten of sterk verdichten grond het geval is, dan wordt het zuurstoftekort niet snel genoeg uit de bodemholten aangevuld met het gevolg, dat de wortels in hun groei worden belemmerd en de planten symptomen van voedsel- of watergebrek gaan vertoonen.

Ook kunnen er in den grond ten gevolge van zuurstofgebrek microbiologische omzettingen (reductieprocessen) plaats vinden, die secundaire ziekte-

verschijnselen veroorzaken. Door GERRETSEN (42) werd gevonden, dat het z.g. „zwart" in de haver in slecht doorlatende, natte, ijzerrijke gronden, die bovendien veel organische stof bevatten, veroorzaakt wordt door een abnormale hooge ijzeropname als gevolg van bacterieele reductie van ferrizouten tot gemakkelijker opneembare ferroverbindingen. Uit het voorafgaande blijkt echter, dat zuurstofgebrek in oververzadigde (natte) gronden op zich zelf reeds ernstige storingen in de water- en voedselopname kan teweegbrengen. Verderop zullen wij zien, dat er in zuurstofarme gronden ook kans op vergiftiging der wortels door koolzuur bestaat.

Tot op zekere hoogte is het mogelijk, om uit de habitus van het wortelstelsel gevolgtrekkingen te maken omtrent de structuur van den grond. Bij worteldichtheidsbepalingen, die door ons op akkerland werden verricht, werd de grootste worteldichtheid steeds in de bouwvoor gevonden, die wegens de geregelde bewerking in een beteren structuurtoestand verkeerde dan de ondergrond. Op de grens van bouwvoor en ondergrond neemt de worteldichtheid in den regel plotseling af, doch heel dikwijls neemt deze op grootere diepte weer toe om pas daarna definitief af te nemen. De inzinking, die de worteldichtheid onder de bouwvoor vaak vertoont, houdt verband met de aanwezigheid van een ploegzool (fig. 29, pag. 80, eschgrond). Vaak treedt een plaatselijke verdichting in den grond, die bij het profielonderzoek aan de aandacht ontsnapt, in de worteldichtheidscijfers duidelijk aan den dag.

Daar de ondergrond meestal dichter is dan de bovengrond, heeft een diepe grondbewerking in den regel een gunstigen invloed op de wortelontwikkeling in de diepere bodemlagen. Zoo laat fig. 35 zien, hoe de wortelvertakking van suikerbieten in den ondergrond door een diepe grondbewerking wordt bevorderd. De afgebeelde bieten waren afkomstig van een proefveld van de Commissie ter bevordering der Suikerbietenteelt te Groningen (163). Het wortelonderzoek werd in overleg met den toenmaligen Rijkslandbouwconsulent, Ir. G. VEENSTRA, in 1934 door mij verricht.

De bovengrond was op dit proefveld voldoende bemest om een maximale opbrengst te geven. Met een ondergrondwoeler werd de grond in de beide rechts afgebeelde gevallen tot een diepte van 40 cm los gemaakt. Dat dit een grooten invloed heeft gehad op de wortelontwikkeling in den ondergrond, wordt door fig. 35 duidelijk geillustreerd. Merkwaardig en onverklaard is, dat de wortelvertakking ook in de diepere bodemlagen, die niet door den ondergrondwoeler werden bereikt, is toegenomen. Verder is het opmerkelijk, dat de opbrengst, het suikergehalte en het loofgewicht niet door de ondergrondbewerking zijn verhoogd. Waar echter de ondergrondbewerking met een extra bemesting in den ondergrond gepaard ging (geheel rechts in de fig.) is de loofontwikkeling toegenomen, terwijl het suikergehalte bij ongeveer gelijke

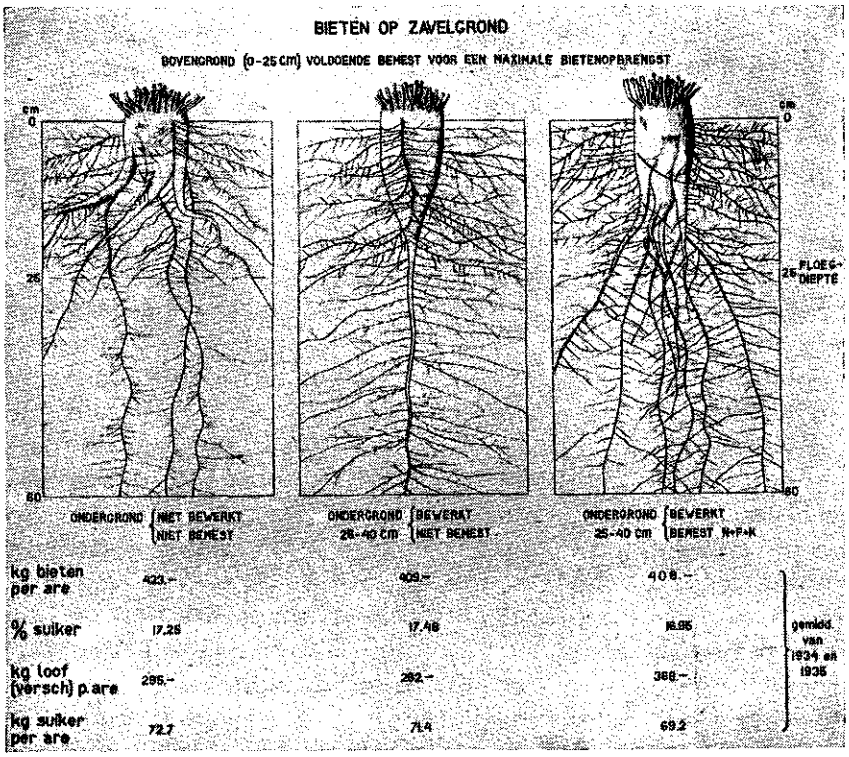

Fig. 35. *Het effect eener ondergrondbewerking op de wortelontwikkeling van suikerbieten in de diepere bodemlagen*

Zavelgrond, Eenrum.

bietenopbrengst iets gedaald schijnt te zijn. Dit doet vermoeden, dat er luxeconsumptie aan stikstof heeft plaats gevonden. Naar het schijnt, veroorzaakt een extra-bemesting van den ondergrond wel een grootere zoutopname doch geen opbrengstvermeerdering, indien de bovengrond voldoende bemest is. Analoge verschijnselen zijn ook bij andere gewassen waargenomen, zooals in hoofdstuk V zal blijken.

Een soortgelijk resultaat werd kort geleden in New Jersey verkregen met roode klaver (37). Een ondergrondbewerking had ook hier een rijke wortelontwikkeling in de diepere bodemlagen tengevolge, zonder dat dit in deze meestal vochtige gronden op de opbrengst van invloed is geweest. Het is echter te verwachten, dat het resultaat van een diepe grondbewerking van jaar tot jaar verschillend zal zijn naar gelang van den regenval, de grondsoort en het verbouwde gewas. In droge jaren en op van nature drogere gronden

zal de rijkere wortelontwikkeling in den ondergrond bij vele gewassen ongetwijfeld effect sorteeren.

Dit werd door MIÈGE bij tarwe waargenomen in Marokko, waar men des zomers in ernstige mate met droogte te kampen heeft. De grond werd resp. tot de gewone diepte (20 cm) en tot een diepte van 60 cm bewerkt. Bij een bewerkingsdiepte van 20 cm bleven de planten klein. Waar de grond tot 60 cm beneden het maaiveld was bewerkt, kwamen er langere en in totaal twee maal zooveel wortels tot ontwikkeling, terwijl het gewicht der bovengrondsche deelen aanzienlijk was toegenomen.

Het is bekend, dat een oppervlakkige grondbewerking, vooral op dichtgeslagen gronden, eveneens een gunstige uitwerking heeft op het gewas. Daar de meeste voedingszouten oppervlakkig zijn gelegen, is het te verwachten, dat door de betere aeratie en het gemakkelijker indringen van het regenwater in den bovengrond de water- en zoutopname door de plantenwortels wordt bevorderd. Het schoffelen heeft echter ook ten doel, de onkruiden te vernietigen, zoodat de vraag rijst, of het nuttige effect van deze bewerking aan de bestrijding der onkruiden dan wel aan de eigenlijke grondbewerking moet worden geweten. Door ADDENS werd een proefveld met rogge aangelegd, om deze vraag te beantwoorden. Verschillende hoeveelheden kalkstikstof werden toegediend voor de bestrijding der onkruiden. Hierbij werd door het schoffelen, ook bij een volledige bestrijding van het onkruid met kalkstikstof, een opbrengstverhooging verkregen.

Te diep schoffelen levert echter het gevaar op, dat de oppervlakkige wortels worden beschadigd en de voedselopname wordt benadeeld. Vooral bij aardappelen en mais, die den eersten tijd oppervlakkig wortelen en waarbij menige wortel slechts 4 à 10 cm beneden de oppervlakte is gelegen, moet met deze mogelijkheid rekening worden gehouden. Het gevaar wordt echter verkleind door de omstandigheid, dat de beschadigde wortels over een zeker regeneratievermogen beschikken, indien er in den grond voldoende vocht en zuurstof beschikbaar is. Men hoort wel eens beweren, dat de beschadiging der oppervlakkige wortels bij het schoffelen en aanaarden geen kwaad kan, omdat er dan bij wijze van compensatie nieuwe wortels in de diepere lagen tot ontwikkeling zouden komen. Door MOORE werd echter aangetoond, dat een grondbewerking tot een diepte van 10 cm bij aardappelen een groot aantal oppervlakkige wortels kan beschadigen, zonder dat hiervoor nieuwe wortels op grootere diepte in de plaats komen. Integendeel, de wortels gingen minder diep en er werd, vergeleken bij een niet geschoffelde cultuur, een opbrengstdaling van circa 20 % verkregen. Dit is begrijpelijk, daar planten op te diep gehakte gronden van de oppervlakkig gelegen mest niet voldoende gebruik kunnen maken, hetgeen remmend werkt op de ont-

wikkeling der planten alsmede op de ontwikkeling en de dieptegroei der wortels.

Hoe de wortels zich een weg door den grond banen, is nog niet voldoende opgehelderd. Daar zij bij hun groei veelal den weg van den geringsten weerstand schijnen te volgen, wordt het voor de planten als een gunstige omstandigheid beschouwd, wanneer er in den grond voldoende holten en poriën voorhanden zijn, om het indringen van de wortels in den grond te vergemakkelijken. De meestal dunnere zijwortels nemen met nauwere holten en gangen genoegen, terwijl de wortelharen in staat zijn in de bodemcapillairen door te dringen, mits deze niet veel nauwer zijn dan 0,01 mm.

Komen er in den grond oude wortelgangen, scheuren of wormgangen voor, dan treft men hier de wortels vaak in bundels aan, vermoedelijk doordat de aanwezigheid van zuurstof, wortelresten, wormexcrementen e.d. in de bedoelde gangen een gunstige factor vormt voor den wortelgroei. Niet zelden hangen de wortels tezamen met hun eveneens vertikaal omlaag gegroeide zijwortels geheel vrij in de wormgangen. Bij tweezaadlobbige planten komt soms het geval voor, dat de hoofdwortel met zijn zijwortels via een wormgang tot een diepte van 1 m of meer in den grond is doorgedrongen. Ik nam dit eens waar bij een lucerneplant, die slechts bij de oppervlakte van den grond en aan het benedeneind van den wormgang op een diepte van 1,10 m met zijn zijwortels in den grond was bevestigd. De vrij hangende hoofdwortel kon tezamen met de losse zijwortels over een lengte van 1,10 m uit den grond getrokken worden, zonder dat daarbij eenige weerstand werd ondervonden. Deze plant stond niet in groei achter bij de normaal bewortelde planten. In hoeverre deze situatie voor de plant al of niet gunstig is, kan op grond van dit ééne geval niet worden beoordeeld. Ook bij het rooien van bieten doet zich een enkele maal het geval voor, dat de biet met een lange „staart" uit den grond getrokken kan worden.

Het is een groot toeval, wanneer de hoofdwortel in zijn geheel in een wormgang tot ontwikkeling komt. In normale gevallen komt slechts een gedeelte der wortels in wormgangen terecht, wanneer er tenminste wormgangen in den grond aanwezig zijn. Meestal baant de meerderheid der wortels zich een weg door den dichteren grond. Deze laatste bereiken echter vaak een geringere diepte dan de wortels, die in wormgangen e.d. tot ontwikkeling komen.

Ook in de literatuur wordt van dit feit melding gemaakt, o.a. door THIEL, die daarom aan de wormgangen een groote beteekenis toekent voor de watervoorziening der gewassen. JENSEN nam waar, dat wortels niet in een stijven ondergrond kunnen doordringen, wanneer daarin geen wormgangen of andere kanalen aanwezig zijn, en KLÄSENER en BÖHME constateerden bij aard-

appelen, dat de wortels, die de grootste diepte hadden bereikt, zonder uitzondering in wormgangen tot ontwikkeling waren gekomen. Daarentegen werd door TUCKER en VON SEELHORST bij verschillende gewassen geen verband tusschen de dieptegroei der wortels en het aantal wormgangen vastgesteld.

WITTE achtte de aanwezigheid van wormgangen op grasland van belang, omdat de planten daardoor met hun wortels *spoedig* een groote diepte kunnen bereiken. Dit neemt niet weg, dat in de door hem bestudeerde gevallen 50 % der wortels buiten de wormgangen ten slotte een groote diepte hadden weten te bereiken, hetgeen er volgens dezen onderzoeker op wijst, dat wortels zich ook door een dichten grond kunnen heenboren. Hij trof wormgangen aan, die 2 m diep gingen, terwijl de wortels uiteindelijk nog dieper in den stijven ondergrond doorgedrongen bleken te zijn. Door KRAUS (89) werd bij gerst en vlas waargenomen, dat zelfs fijne wortels in staat waren, in een stijven grond door te dringen, ook al zijn er geen wormgangen in den grond aanwezig.

Het vermogen der wortels, om bij hun groei weerstanden te overwinnen, zetelt in den turgordruk der jonge wortelcellen. Bekend is het feit, dat wortels door hun diktegroei zelfs rotsen kunnen laten springen. De kracht, die een wortel bij zijn lengtegroei ontwikkelt, berust op dezelfde oorzaak. PFEFFER, die hierover onderzoekingen heeft verricht, vond in de worteltoppen een turgordruk, die varieerde van 4 tot 15 atmosferen. Een wortel van 1 mm dikte zou dus een druk kunnen uitoefenen van 40 tot 150 gram. Deze druk kan nog toenemen, wanneer de wortels bij hun groei door den grond een mechanische weerstand ondervinden. Bij kiemwortels van VICIA FABA constateerde PFEFFER een druk van 300 à 400 gram. In een grond, die een tegendruk uitoefende van 100 à 120 gr., groeiden wortels bijna even snel als in water.

Uiteraard zijn er aan het vermogen der wortels, om in een compacte bodemlaag door te dringen, grenzen gesteld. Ook ligt het voor de hand, dat niet alle plantensoorten dit vermogen in gelijke mate bezitten. Aardappelwortels b.v. zijn minder goed in staat, in een stijve laag door te dringen dan een gewas als lucerne. Men kan dit zien in fig. 33 (pag. 97), wanneer men de beworteling der aardappelen en lucerne in den kleigrond vergelijkt. Lucerne heeft relatief meer wortels in den ondergrond uitgezonden dan de aardappelen. Bij aardappelen zijn de wortels in den regel grootendeels in den veel losseren bouwvoor opgehoopt. Dit is ook bij de graangewassen het geval. Mais daarentegen kan zonder veel moeite hare wortels in een vrij compacten ondergrond uitzenden, al maken de wortels van deze plant, evenals die van lucerne, gaarne gebruik van worm- en oude wortelgangen, wanneer zij deze op hun weg door den grond ontmoeten.

Op een lucerne-proefveld van het Rijkslandbouwproefstation, dat op zavelgrond was gelegen, werd waargenomen, dat lucerne-planten een vrij stijve ploegzool kunnen doorboren (104). Ook op grootere diepte waren de wortels van deze plant met groot gemak door sterk verdichte bodemlagen heengedrongen. De lucerne was in rijen gezaaid en de waarnemingen werden gedaan, toen het gewas drie jaar oud was. Geconstateerd werd, dat de ploegzool in de zaairijen volkomen los geworden was, terwijl zij tusschen de rijen hare stijfheid had behouden. Door KILBINGER werd vastgesteld, dat men met klaver, lucerne en koolzaad, die gemakkelijk door een ploegzool heen kunnen dringen, den grond geschikt kan maken voor den verbouw van gewassen, die hun wortels minder gemakkelijk in een dichten ondergrond uitzenden. Op twee gelijke stukken grond, die in het bezit waren van een ploegzool, werden tegelijkertijd haver en klaver verbouwd. Na de oogst bleek het poriënvolume alsmede de doorlatendheid van den grond onder de bouwvoor op het klaverperceel duidelijk toegenomen te zijn, terwijl de ploegzool op de haverakker nog vrijwel onveranderd aanwezig was. Volgens den schrijver moet de beteekenis van klaver of lucerne als voorvrucht niet alleen worden gezocht in de stikstofverrijking van den grond door de vorming van wortelknolletjes maar ook in de verbetering van de bodemstructuur, en wel in het bijzonder in de verkruimelende werking, die de wortels van deze gewassen op een te stijve ploegzool uitoefenen.

Men moet echter de kracht, waarmee de wortels zich door den grond boren, niet overschatten. Ook bij lucerne kan men vaak waarnemen, dat de wortels van richting veranderen en horizontaal verder groeien, wanneer zij op harde lagen stuiten. Het is heel moeilijk uit te maken, waarom de wortels in het eene geval wel, in andere gevallen niet door een stijve laag heendringen. De hardheid van een laag beoordeelt men bij het profielonderzoek doorgaans op de tast, zoodat men niet precies weet, hoeveel weerstand de wortels van de betreffende laag ondervinden. Ongetwijfeld zijn hierbij nog andere factoren in het spel. Men treft soms droge, harde lagen aan, waar de wortels met gemak doorheen gegroeid schijnen te zijn. Onderzoekt men de zaak nauwkeuriger, dan blijkt het vaak, dat de wortels den ondergrond reeds hadden bereikt, toen de betreffende laag nog zacht en vochtig was. In een zavelgrond, die met vlas was bebouwd, troffen wij een dergelijke laag op een diepte van 40 cm aan. De oudere wortels waren door deze laag, die op het moment der waarneming droog en hard was, heengegroeid, terwijl de nakomers erin waren blijven steken, blijkbaar doordat zij niet genoeg water hadden kunnen opnemen, om den vereischten turgordruk te bereiken.

Samenvattende kunnen wij zeggen, dat uit de klassieke onderzoekingen van PFEFFER duidelijk genoeg is gebleken, dat de wortels vrij groote weer-

standen kunnen overwinnen, wanneer de omstandigheden in den grond daartoe medewerken. In den grond zijn dergelijke gevallen, behalve door PFEFFER zelf, nog door tal van andere onderzoekers waargenomen (179, 89, 104), al wordt door de wortels ongetwijfeld de voorkeur gegeven aan gangen en kanalen, wanneer zij daarin verzeild raken.

Tot dusver werd stilzwijgend aangenomen, dat met een grootere hoeveelheid lucht in den grond een betere zuurstofvoorziening der plantenwortels gepaard gaat. In het algemeen is deze onderstelling juist, daar door verschillende onderzoekers is waargenomen, dat het zuurstofgehalte van de bodemlucht, althans in den bovengrond, in den regel vrij constant is. In de bouwvoor van een akker komt de samenstelling van de bodemlucht in hoofdzaak met die van de atmosfeer overeen. Het koolzuurgehalte is echter grooter en zou volgens RUSSELL varieeren van 0,15 tot 0,65, terwijl dit gehalte in de lucht boven den grond om en bij 0,03 % bedraagt. In grasland is het zuurstofgehalte van de bodemlucht doorgaans lager dan in bouwland, het koolzuurgehalte hooger. In Rothamsted werd in grasland gemiddeld een zuurstofgehalte van 18,4 % en een koolzuurgehalte van 1,6 % geconstateerd. De geringe daling van het zuurstofgehalte en de vrij aanzienlijke stijging van het koolzuurgehalte, die in grasland en in zwakkere mate ook in bouwland optreedt, wordt veroorzaakt door de ademhaling der wortels en door het zuurstofgebruik van de micro-organismen en van de macrofauna in den grond. In grasland heeft in de bovenste 5 centimeters een intensieve ademhaling plaats, doordat deze laag rijk doorworteld is en een intensief bacterieleven mogelijk maakt. Is de structuur van den grond goed, dan heeft er een betrekkelijk snelle gasuitwisseling tusschen den grond en de atmosfeer plaats, zoodat er slechts een geringe verandering optreedt in de samenstelling van de bodemlucht. In warmere streken met veel regenval heeft men een veel grootere daling van het zuurstofgehalte geconstateerd terwijl het koolzuurgehalte tot een hooger bedrag kan stijgen. In verdichte gronden en in gronden, die oververzadigd zijn met water, is de gasuitwisseling dermate vertraagd, dat het zuurstofgehalte van de bodemlucht hierin aanzienlijk kan dalen. Daar ook het luchtvolume van den grond in dat geval gering is, kan het gebeuren, dat de zuurstofvoorziening der planten beneden het vereischte minimum daalt. Zooals reeds werd opgemerkt, is er in den bovengrond meer zuurstof beschikbaar dan in de diepere lagen van den grond, hetgeen verband houdt met de grootere dichtheid en de slechtere ventilatie van den ondergrond. HUTCHINS ging na, hoeveel zuurstof er op verschillende diepte door den grond wordt afgegeven aan een poreuze cel, die in den grond werd ingegraven en waar een luchtstroom werd doorgevoerd, die vooraf vrij gemaakt was van zuurstof. Hij vond, dat de zuurstofafgifte naar de diepte afnam en dat er ook

in een natten en stijf aangestampten grond minder zuurstof door den grond werd afgegeven.

De vraag, die ons uiteraard het meest interesseert, is, hoeveel zuurstof er op zijn minst in gasvorm in den grond voorhanden moet zijn om aan de zuurstofbehoefte der wortels te voldoen. Deze vraag kan echter niet afdoende worden beantwoord, daar ons hiervoor niet genoeg gegevens ter beschikking staan. Wel is het zeker, dat een klein volume zuurstof in den regel al voldoende is om aan de zuurstofbehoefte der wortels tegemoet te komen. Zoo werd door VISSER aan het Rijkslandbouwproefstation gevonden, dat een zware kleigrond met 70 % afslibbare deelen direct na de oogst circa 50 % grondbestanddeelen, 40 % water en slechts ongeveer 10 % lucht bevatte. VISSER achtte het waarschijnlijk, dat de grond-water-lucht-verhouding in de vegetatieperiode slechts aan een betrekkelijk geringe variatie onderhevig is en weinig van de gevonden waarden verschilt. De onderzochte kleigronden bleken bij voldoende bemesting een goed gewas te kunnen geven, waaruit kan worden afgeleid, dat een volume zuurstof van 2 % in den grond voldoende kan zijn, om in de zuurstofbehoefte der wortels te voorzien, wanneer wij aannemen — wat wel ongeveer juist zal zijn —, dat het zuurtofgehalte van de bodemlucht 20 % bedraagt.

In sterk verdichte en natte gronden is het zuurstofgehalte van de bodemlucht aanmerkelijk lager. Daar bij deze gronden ook het luchtvolume gering is, wordt de kans op zuurstofgebrek aanmerkelijk vergroot. CANNON en FREE vonden, dat *Coleus*, een bloemplant, reeds schade lijdt, wanneer het zuurstofgehalte van de bodemlucht slechts weinig beneden het normale gehalte van de atmosfeer daalt, terwijl b.v. de wilg, die op moerassige plaatsen groeit, er practisch geen nadeel van ondervindt, wanneer de grond na doorleiden van stikstof vrijwel geheel van zijn zuurstof wordt beroofd. Het ligt verder voor de hand, dat de zuurstofbehoefte der planten afhankelijk is van de omstandigheden, waaronder de plant verkeert. Zijn de omstandigheden gunstig en groeien de planten snel, dan is er uiteraard meer zuurstof vereischt. Door CANNON werd gevonden, dat vooral de temperatuur van den grond invloed heeft op de zuurstofbehoefte der planten, Mais b.v. kan met een gehalte van slechts 4 % zuurstof in de bodemlucht toekomen, wanneer de temperatuur van den grond 20° C. bedraagt. Bij een temperatuur van 30° C. moeten de wortels echter minstens 10 % zuurstof in de bodemlucht beschikbaar hebben. Dit is begrijpelijk, daar de plantengroei bij hoogere temperatuur wordt bevorderd, waardoor hoogere eischen worden gesteld aan het zuurstofgehalte in den grond.

Met een enkel woord werd er reeds op gewezen, dat de zuurstofbehoefte der wortels bij verschillende plantensoorten zeer ongelijk is. In Indië is dit

door COSTER (28) bij een groot aantal boomsoorten, groenbemesters en andere planten nagegaan. De planten, die in potten werden gekweekt, werden, nadat ze een zekere ontwikkeling hadden bereikt, in bakken met water overgebracht, dat vooraf met ferrosulfaat zuurstofvrij was gemaakt. Om het water zuurstofvrij te houden, werd dit met een laagje paraffine-olie bedekt. Vervolgens werd vastgesteld, hoe lang de planten in leven bleven, waarbij een zeer ongelijke weerstand tegen zuurstofgebrek werd waargenomen. Sommige planten stierven reeds na enkele dagen, terwijl andere soorten 100 dagen of langer in leven bleven. Zeer gevoelig voor zuurstofgebrek waren tabak, mais en de djatiboom. De planten, die een groote resistentie tegen zuurstofgebrek vertoonden, bleken in de praktijk op drassige gronden goed te gedijen. De djatiboom, die veel zuurstof vereischt, is dankbaar voor een goede ontwatering van den grond.

Er zijn echter planten, die met een laag zuurstofgehalte in den grond kunnen toekomen, doordat de wortels dezer planten in het bezit zijn van intercellulaire ruimten, die met elkaar en met die der bovengrondsche organen communiceeren, waardoor er een zuurstoftransport vanuit de bladeren naar de wortels kan plaats vinden. Vooral overdag is dit voor de plant van groote beteekenis, daar er bij de koolzuurassimilatie der groene deelen zuurstof vrij komt, die gedeeltelijk voor de ademhaling der wortels wordt verbruikt. Deze inrichtingen treft men het meest aan bij water- en moerasplanten, die in den natten of modderigen bodem te weinig zuurstof voor hun wortels aantreffen. Door ROODENBURG is het bewijs geleverd, dat er bij waterplanten via de luchtruimten zuurstof vanuit de bladeren naar de wortels wordt gezogen. CLEMENTS vermeldt, dat de zuurstofopname bij moerasplanten volgens FREIJBERG en MAYER inderdaad veel geringer is dan bij landplanten, en wel bij volwassen moerasplanten 38 cm^3 per gram wortels in 24 uur tegen 68 cm^3 bij landplanten onder dezelfde omstandigheden.

In Finland is door METSÄVAINIO de anatomische bouw van een groot aantal veenplanten bestudeerd, waarbij de beteekenis van het luchtkanalenstelsel voor de worteladembaling duidelijk aan den dag trad. Van de circa 100 onderzochte soorten gingen er ongeveer 50 % met hare wortels niet dieper dan 15 cm. De overige soorten wortelden aanmerkelijk dieper; onder de diep wortelende planten waren er, die met hare wortels tot het grondwater reikten, terwijl andere met de wortels in het grondwater waren doorgedrongen. Bij de diep wortelende soorten werden in de wortelschors groote luchtruimten of intercellulairen aangetroffen; bij het meerendeel der ondiep wortelende planten bleken echter kleine of in het geheel geen intercellulaire holten voor te komen.

De meeste akkerbouwgewassen zijn niet in staat hun wortels in het grondwater uit te zenden. Toch komen bij sommige soorten wel holten in de wortel-

schors voor, maar deze beperken zich dan meestal tot de oudere gedeelten van de wortels. Ook komt het voor, dat er in de wortels pas dan luchtholten optreden, wanneer zij in een zuurstofarme omgeving terecht komen. Hierdoor wordt de kans op zuurstofgebrek verminderd [1]).

Toch treft men bij profielwaarnemingen wel wortels in het grondwater aan, ook al zijn de betreffende planten gevoelig voor zuurstofgebrek. Het grondwaterpeil is vaak aan een zekere wisseling onderhevig en dan kan het, vooral in regenrijke herfstmaanden, voorkomen, dat de wortels door stijging van het waterpeil in het grondwater terecht komen.

Vooral op grasland is het geen uitzondering, dat men wortels tot diep in het grondwater kan aantreffen. Wij herinneren er in dit verband aan, dat wij in een met gras begroeiden kleigrond, afkomstig uit Holwierde, die door ons enkele jaren achtereen aan een hoogen grondwaterstand werd blootgesteld, tot diep in het grondwater nog gezonde graswortels aantroffen. Hiervoor verwijzen wij naar tabel 5 en fig. 25, alsmede naar de tekst, die hierop betrekking heeft (pag. 42 e.v.).

Wanneer er in een te dichten of te natten grond door gebrekkige gasuitwisseling zuurstofgebrek optreedt, dan gaat dit, zooals te begrijpen is, meestal met een stijging van het koolzuurgehalte van den grond gepaard. De vraag rijst dus, of de afwijkingen, die de gewassen op dergelijke gronden vaak vertoonen, aan zuurstofgebrek dan wel aan het te hooge koolzuurgehalte moeten worden toegeschreven. In een normalen akkergrond stijgt het koolzuurgehalte van de bodemlucht slechts zelden tot 1 %. Op grasland daarentegen, waar in de zodelaag een sterkere ademhaling plaats heeft, een rijk bacterieleven zich afspeelt en de gasuitwisseling door de dichte wortelmassa is vertraagd, stijgt het koolzuurgehalte van de bodemlucht niet zelden tot 1,5 % of meer, waarbij kans op beschadiging der wortels door koolzuur begint te ontstaan. LUNDEGARDH (97, 98) heeft waargenomen, dat een koolzuurgehalte in de bodemlucht van 1 à 2 % voor de meeste mesophyten reeds schadelijk begint te worden. LINKOLA en THRIKKA, die in Finland in vochtige graslanden reeds op geringe diepten koolzuurgehalten van 1 % of hooger aantroffen, zijn van meening, dat het geringe indringen der wortels op deze graslanden aan het hooge koolzuurgehalte in den ondergrond moet worden geweten, al wordt door hen ook aan andere invloeden (zuurstoftekort, enz.) gedacht. In droge graslanden, waar de wortels een grootere diepte bereikten, bleek het koolzuurgehalte zelfs op groote diepte niet hooger dan tot 0,2 à 0,3 % gestegen te zijn. Het is dus heel goed mogelijk, dat de nadeelige werking van een te natten of een te dichten grond, die meestal aan zuurstofgebrek

[1]) Voor literatuur over dit onderwerp verwijzen wij naar de dissertatie van ROODENBURG.

wordt toegeschreven, veeleer op het te hooge gehalte aan koolzuur berust. In elk geval moeten koolzuurophoopingen in den grond worden vermeden, waartoe op bouwland een doelmatige grondbewerking veel kan bijdragen. In gronden, die in een goeden structuurtoestand worden gehouden en dus goed doorlucht zijn, wordt de critische koolzuurgrens in den regel niet bereikt en behoeft voor koolzuurvergiftiging niet te worden gevreesd.

Komt koolzuur in een te hooge concentratie in den grond voor, dan treden er verschijnselen van wortelrot op. Door RODENBURG is bij stamboonen en roode bieten waargenomen, dat een overmaat van koolzuur een insnoering van den wortel achter den top veroorzaakt en den worteltop doet sterven, terwijl ook een afsterven van de wortelharen en van de oudere deelen van den wortel door hem werd geconstateerd. Het gevolg hiervan is, dat de planten verwelken en de oudere bladen verkleuren. In tegenstelling hiermee veroorzaakte zuurstofgebrek slechts een groeistagnatie zonder bepaalde vergiftigingsverschijnselen. TOLLENAAR constateerde bij tabak een soortgelijk afsterven der wortels (wortelrot) in zware gronden bij het doorkomen van den regen. Hetzelfde effect werd verkregen bij doorleiden van waterstof door den grond, zoodat hij van meening is, dat er ook door zuurstofgebrek wortelrot kan optreden. Bij dichtslaan van den grond na hevige regenbuien of anderszins moet dus met de mogelijkheid van een vertraagden wortelgroei resp. afsterven der worteltoppen door zuurstofgebrek of koolzuurvergiftiging rekening worden gehouden.

Uit onderzoekingen is gebleken, dat het koolzuurgehalte naar de diepte toeneemt, doordat dit gas uit de diepere lagen minder gemakkelijk kan ontwijken. Daar staat tegenover, dat er in de diepere bodemlagen wegens de geringere worteldichtheid en het minder intensieve bacterieleven minder koolzuur wordt geproduceerd. De stijging van het koolzuurgehalte naar de diepte toe is derhalve gering; LUNDEGARDH vond in een zandgrond op een diepte van 15 cm 0,25 %, op 45 cm diepte 0,31 % koolzuur in de bodemlucht. In overeenstemming hiermee neemt, zooals wij gezien hebben, het zuurstofgehalte naar de diepte af, terwijl wel mag worden aangenomen, dat zoowel de zuurstof als het koolzuur in verband met de ongelijke verdeeling van de wortelmassa in den grond ook in horizontale richting ongelijk verdeeld zijn.

Zooals wortels in staat zijn, zich naar vochtigere plaatsen te wenden, zoo kunnen ze zich ook richten naar plaatsen, waar meer zuurstof aanwezig is. Dit verschijnsel, dat aerotropie genoemd wordt, is door SAMMET bestudeerd. Hierbij werd gevonden, dat de wortels op zuurstof, die in een met waterdamp verzadigde atmosfeer ongelijk is verdeeld, met positieve krommingen reageeren. Bij proeven in grond werd door denzelfden auteur waargenomen, dat een wortel zich naar een droge grondlaag krommen kan, doordat de hydrotropische

reactie door de aerotropische overwonnen wordt. MILLER (108) vermeldt, dat door CLEMENTS zeer duidelijke gevallen van aerotropie bij wortels van zonnebloemen zijn waargenomen, die gekweekt werden in geglazuurde potten, waar het glazuur op enkele plaatsen ontbrak. De wortels waren rechthoekig naar de ongeglazuurde gedeelten van de pot afgeweken. Ook in den vollen grond treft men herhaaldelijk aerotropische krommingen aan. In de meeste gevallen kan echter zonder nader onderzoek moeilijk met zekerheid worden uitgemaakt, of men met een geval van aerotropie dan wel met hydrotropische of met andere krommingen te maken heeft.

Zooals werd gezegd, zijn ondoorlatende lagen in den grond nadeelig, omdat de waterafvoer hierdoor wordt belemmerd en er een tekort aan zuurstof voor de wortels kan ontstaan, terwijl er tevens vergiftigingsverschijnselen bij de wortels door koolzuur of door bacteriewerking kunnen optreden. Een ander bezwaar van een te natten grond is, dat de grond in het voorjaar te lang koud blijft. Dit geeft ons aanleiding, eenige opmerkingen te maken over den invloed, die er van de temperatuur uitgaat op den groei en de activiteit van het wortelstelsel.

BOONSTRA (13), die erwten kweekte in grond met een temperatuur van resp. 5, 15 en 25° C., terwijl de bovengrondsche organen aan een gelijke temperatuur (15° C.) werden blootgesteld, constateerde bij stijgende bodemtemperatuur een duidelijke toename van de spruit-wortel-verhouding, die gepaard ging met een groote stijging der wateropname. Hoe hooger de temperatuur was, des te meer water werd er zoowel totaal als per gewichtseenheid van het wortelstelsel door de planten opgenomen. De planten gaven het grootste drooggewicht nu eens bij de hoogste temperatuur (25° C.), andermaal bij een temperatuur van 15° C. Het wortelgewicht werd echter bij de lagere temperaturen het hoogst gevonden. Uit deze resultaten kan worden geconcludeerd, dat de wortels van erwten des te actiever deelnemen aan de wateropname, hoe hooger de temperatuur van den grond is. Het spreekt echter vanzelf, dat al te hooge temperaturen schadelijk kunnen werken.

KAUTER, die bij acht grassoorten naging, hoe de wortels en de spruiten op een verhooging der bodemtemperatuur reageerden door deze te kweeken bij temperaturen van 9, 17 en 30° C., constateerde — op een enkele uitzondering na — eveneens een stijging der spruit-wortel-verhouding. Het spruitgewicht nam bij nagenoeg alle soorten tot de hoogste temperatuur toe, terwijl het maximum der wortelgewichten nu eens bij de middelste temperatuur, bij andere soorten bij de hoogste temperatuur werd gevonden.

Wanneer in het voorjaar op nat land het gewas in groei achterblijft, dan kan dit verschillende oorzaken hebben. Hierbij moet in de eerste plaats

gedacht worden aan de schadelijke werking der lage temperatuur, waardoor de wortels niet op volle capaciteit kunnen werken, niettegenstaande er in bepaalde gevallen juist bij lage temperaturen veel wortels tot ontwikkeling kunnen komen.

Dat overblijvende planten zelfs in de wintermaanden nog een vrij aanzienlijken wortelgroei kunnen vertoonen, is in Zwitserland door KAUTER bij diverse grassoorten waargenomen. In den winter van 1929/30 bleken de wortels van een viertal grassen naar gelang van de soort 6,4 à 20,8 cm in lengte toegenomen te zijn, terwijl in de daarop volgende winter bij de wortels van een zestal grassen een lengtetoename van 5,2 à 12,3 cm werd vastgesteld. De sterkste wortelgroei werd waargenomen bij timothee en Fransch raaigras, zoowel bij zaailingen als bij oudere planten, De wortels van timothee waren van 2 December 1929 tot 5 Februari 1930 gemiddeld 20,8 cm gegroeid, hetgeen overeenkomt met een lengtetoename van 3,2 mm per etmaal. KAUTER vermeldt, dat de wortelgroei in de diepere bodemlagen nog voortgang vindt, wanneer de bovengrond tot een diepte van 25 cm bevroren is.

HOOFDSTUK IV

De invloed der bekalking op de wortelontwikkeling

In zure gronden brengen de gewassen in den regel minder wortels tot ontwikkeling dan in basenrijkere gronden. Het duidelijkst treedt dit aan den dag bij gewassen als lucerne, boonen, e. a., die een betrekkelijk hooge pH voor hun ontwikkeling noodig hebben. De wortels zien er dan kronkelig uit, dragen slechts weinig zijwortels en zijn slechts matig of in het geheel niet met wortelharen bezet (44). Een tekort aan zijwortels treft men echter ook aan bij planten, die tegen een hoogen zuurgraad beter bestand zijn. Zoo laat fig. 36 een gedeelte zien van de wortels van tarweplanten, die onderscheidenlijk in grond met een pH van 4,2 (n°. 22) en 4,8 (n°. 25) tot ontwikkeling zijn gekomen, waarbij het opvalt, dat reeds een geringe verhooging van de pH een groote vermeerdering van het aantal zijwortels veroorzaakt.

Kalk brengt velerlei veranderingen in den grond teweeg, die zoowel de ontwikkeling van het wortelstelsel als die der spruiten gunstig beïnvloeden. Door bekalking neemt het Ca-gehalte doch ook de pH van den grond toe, terwijl de kalk tevens een gunstigen invloed uitoefent op het bacterieleven en op de structuur van den grond. Een zure grond kan dus schadelijk zijn, doordat er een tekort bestaat aan Ca-ionen maar ook door de hooge zuur-

Fig. 36. *De oppervlakkige wortels van volwassen tarweplanten bij ongelijken zuurgraad in den bovengrond.*
22 : pH 4,2 25 : pH 4,8
Bij stijgende pH neemt de wortelvertakking toe.

graad zelf, de slechte structuur, door onvoldoende nitrificatie of anderszins. Verder heeft het bodemvocht in een zuren grond een andere chemische samenstelling dan in een kalkrijkeren grond, waardoor er storingen in de voeding der planten en ziekteverschijnselen (Hooghalensche ziekte, aluminiumvergiftiging, enz.) kunnen optreden.

Calcium, dat een onmisbaar element is voor den plantengroei, speelt o. m. een rol bij de vorming der celwanden. Vandaar, dat de wortels bij afwezigheid van calcium in den grond in groei achterblijven. VAN SCHREVEN, die de verschijnselen van „kalkhonger" bij suikerbieten uitvoerig heeft beschreven, nam bij kalkgebrek een vertraagden wortelgroei en een bruinkleuring en afsterven van veel zijwortels waar. In gronden met ongelijken kalktoestand is de wortelontwikkeling echter in de eerste plaats van den zuurgraad afhankelijk. Alleen in sterk zure gronden kan het kalkgehalte zóó laag zijn, dat de wortelgroei ook door kalkgebrek wordt geremd.

Om begrip te krijgen van de beteekenis der kalk voor de gewassen, dient men zich dus allereerst rekenschap te geven van den invloed, die de pH uitoefent op den groei en de werkzaamheid van het wortelstelsel. Van dezen invloed kan men zich een denkbeeld vormen aan de hand der fig. 37, 38 en 39, waarin de uitkomsten van een waterkultuurproef met tarwe, die bij verschillende pH werd gekweekt, graphisch zijn weergegeven. De voedings-

oplossing was zoodanig samengesteld, dat de planten over voldoende calcium- en andere ionen konden beschikken. De variatie in de pH werd tot stand gebracht, door ongelijke hoeveelheden zoutzuur aan de overigens gelijke voedingsoplossing toe te voegen. Om de pH, die de neiging had op te loopen, zoo goed mogelijk constant te houden, werd de oplossing dagelijks of — zoo noodig — 2 keer per dag ververscht. Daar de pH geregeld werd gecontroleerd, kon de gemiddelde pH van de oplossingen over de geheele proefperiode worden berekend. Men vindt de gemiddelde pH in de figuren bij betreffende punten opgegeven. Bij elke verversching werd door weging vastgesteld, hoeveel water er door de planten was verdampt. De oogst had plaats,

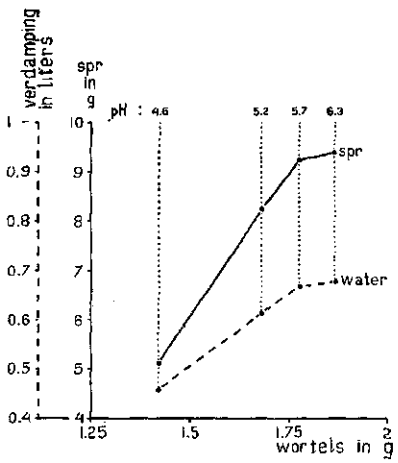

Fig. 37

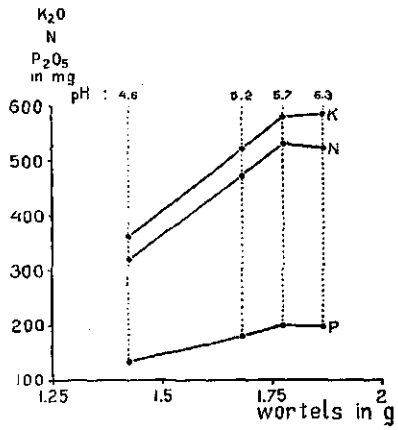

Fig. 38

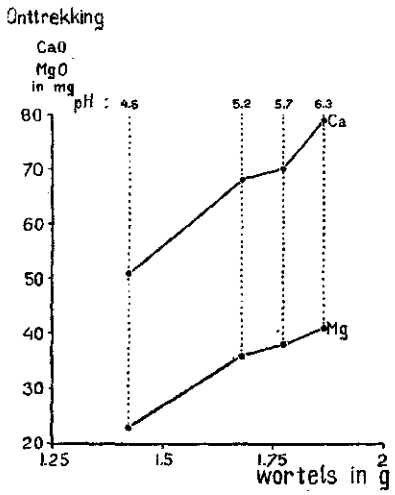

Fig. 39

toen de planten 30 dagen oud waren. Van de spruiten en wortels werd het drooggewicht, alsmede het gehalte aan stikstof, fosforzuur, kali, magnesium en calcium vastgesteld. Uit deze gegevens werd berekend, hoeveel stikstof en minerale bestanddeelen er in de vegetatieperiode door de planten was opgenomen. Bovendien werd uit het waterverbruik in de verversch ingsperioden de totale waterabsorptie berekend. De punten in fig. 37, 38 en 39 hebben betrekking op de spruit- en wortelgewichten op het tijdstip van de oogst alsmede op de hoeveelheden water en zouten, die in totaal door de planten zijn opgenomen.

In de bovenste kromme van fig. 37 zijn de drooggewichten der spruiten uitgezet tegen de daarbij behoorende wortelgewichten. Uit de *ligging* der punten blijkt, dat zoowel de spruit- als de wortelgewichten over de geheele linie met de pH zijn gestegen. De punten, die betrekking hebben op de kulturen met een pH van 4,6, 5,2 en 5,7 liggen op een rechte lijn, hetgeen beteekent, dat de vermeerdering van het spruitgewicht in dit pH-gebied met een evenredige vermeerdering van het wortelgewicht gepaard gaat. Boven een pH van 5,7 neemt de helling van de lijn af. In het gebied der hoogere pH's neemt dus het wortelgewicht naar verhouding meer toe dan het spruitgewicht. Een soortgelijk beeld geeft de onderste kromme in fig. 37, die het verband te zien geeft tusschen de totale opgenomen hoeveelheid water en het wortelgewicht. Uit deze kromme blijkt, dat de waterabsorptie tot een pH van *circa* 5,7 evenredig met de gewichtsvermeerdering van het wortelstelsel stijgt. De stijging der wateropname berust in dit pH-gebied dus niet op een verhoogde activiteit van het wortelstelsel doch op de vermeerdering der wortelmassa en de daarmee gepaard gaande toename van het worteloppervlak, die op haar beurt parallel gaat met de gewichtsvermeerdering der spruiten, d. i. met de vergrooting van het verdampingsoppervlak der planten. Boven een pH van circa 5,7 neemt de helling van de kromme zeer sterk af, hetgeen zeggen wil, dat de wateropname in vergelijking met de toename der wortelmassa niet noemenswaard is gestegen. Vermoedelijk houdt dit verband met de betrekkelijk geringe vergrooting van het bladapparaat in dit pH-gebied.

Volgens fig. 38 gedragen de wortels zich bij de opname van stikstof, fosforzuur en kali op overeenkomstige wijze. De punten, die betrekking hebben op de kulturen met een pH van 4,6, 5,2 en 5,7 liggen wederom op een rechte lijn. De opname van deze elementen stijgt dus, evenals de wateropname, evenredig met de gewichtstoename van het wortelstelsel, doch — te oordeelen naar de bovenste kromme in fig. 37 — eveneens met de gewichtsvermeerdering der spruiten. De absorptiekrommen veranderen ook in fig. 38 bij verdere stijging van de pH van richting. De helling is bij de

kali-kromme tusschen pH 5,7 en 6,3 zeer gering, terwijl de N- en P-krommen in dit pH-gebied zelfs eenigszins omlaag buigen. De kali-opname neemt dus bij stijging van de pH boven circa 5,7 slechts zeer weinig toe in vergelijking met de toename van het wortelgewicht, terwijl de stikstof- en fosforzuuropname zelfs een achteruitgang vertoont ondanks de grootere wortelmassa, waarover de planten bij deze pH kunnen beschikken. Vergelijkt men hiermee de absorptiekrommen van calcium en magnesium in fig. 39, dan blijken deze af te wijken van de krommen, die in fig. 38 voor stikstof, fosforzuur en kali zijn afgebeeld. Tusschen de Ca-, resp. Mg-opname en het wortelgewicht bestaat n. l. geen rechtlijnig verband. Bij stijgende pH neemt de opname van deze elementen in vergelijking met de gewichtsvermeerdering der wortels eerst af, doch later weer toe.

Wanneer wij afzien van het afwijkende gedrag der planten bij de opname van calcium en magnesium, dan kan gezegd worden, dat de opname van water en voedingszouten door de tarwéplanten bij stijging van de pH der voedingsoplossing evenredig met het wortelgewicht toeneemt. Ook bestaat er een evenredigheid tusschen de gewichtsvermeerdering der spruiten en die der wortels. Hieruit volgt, dat de water- en zoutopname bij toenemende pH ook met de gewichtstoename der spruiten evenredig stijgt, hetgeen begrijpelijk is, daar het water- en zoutverbruik door de verdamping resp. de koolzuurassimilatie der groene deelen wordt beheerscht en dus van de ontwikkeling der spruiten afhankelijk is. Bij stijging van de pH boven circa 6 neemt zoowel de absorptie als het spruitgewicht in vergelijking met de gewichtsvermeerdering van het wortelstelsel nog slechts weinig toe of zelfs eenigszins af. De wortels leggen dus in dit pH-gebied bij de water- en zoutopname een geringere activiteit aan den dag dan in de zuurdere oplossingen.

TABEL 13

Kalkproef. Mosterd

Luchtdrooggewicht der spruiten en wortels.
Kalk tot een diepte van 1 m gelijkmatig door den grond gemengd.

Kalkgift g $CaCO_3$ per kg drogen grond	pH	Gemiddeld gewicht der spruiten g	Gewicht der spruiten relatief	Gemiddeld gewicht der wortels g	Gewicht der wortels relatief
6	5,7	27,3 ± 3,7	1	2,78	1
1,5	4,6	19,3 ± 3,5	0,73	2,25	0,82
0	4,2	10,5 ± 2,0	0,39	1,24	0,45

Zooals boven reeds werd opgemerkt, neemt de wortelmassa ook in den grond met de bekalking toe. Als voorbeeld geven wij in tabel 13 de spruit- en wortelgewichten van mosterdplanten, die gekweekt werden in grond, waarvan de pH door opklimmende kalkgiften van 4,2 tot resp. 4,6 en 5,7 was gestegen.

Uit de getallen in tabel 13 blijkt duidelijk, dat de kalk zoowel op de wortel- als op de spruitontwikkeling der mosterdplanten, die een hooge pH voor hare ontwikkeling noodig hebben, een gunstigen invloed heeft uitgeoefend. Het absorptieoppervlak van het wortelstelsel neemt bij bekalking van den grond toe, waardoor de gewassen meer voedingszouten aan den grond kunnen onttrekken.

Bij de mosterdplanten, waarop de getallen in tabel 13 betrekking hebben, waren alle meststoffen, inclusief de kalk, tot op 1 m diepte gelijkmatig in den grond verdeeld. In de praktijk is de kalk doorgaans minder

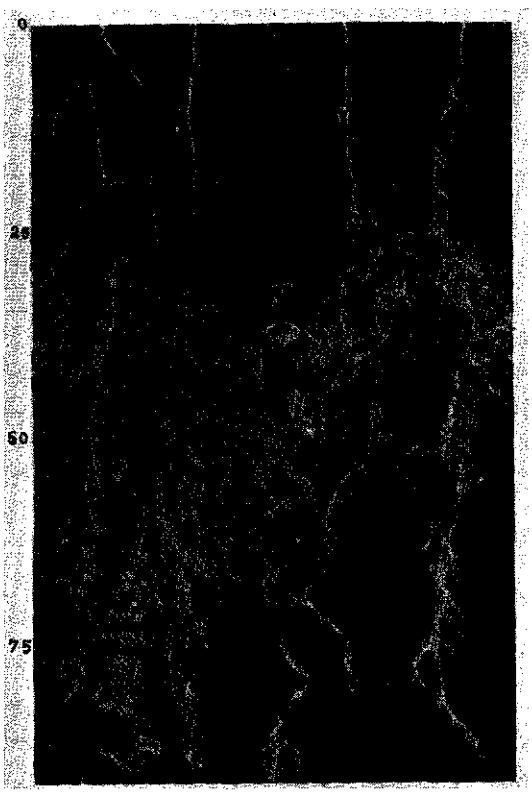

Fig. 40. *Mosterdwortels in grond, die boven (0—25 cm) zuur (pH 4,2) en onder bekalkt was (pH 6,5)*
Duidelijk effect van de bekalking op de vertakking der wortels.

ideaal in den grond verdeeld. Vaak bevindt zich de kalk in hoofdzaak in den bovengrond, waardoor zuurgevoelige gewassen niet voldoende wortels in den ondergrond tot ontwikkeling kunnen brengen (fig. 30, pag. 81). In Hoofdstuk II werd reeds betoogd, dat de watervoorziening van het gewas hierdoor in droge tijden kan worden benadeeld, ook al is er ruimschoots water in den ondergrond beschikbaar.

In fig. 40 is het omgekeerde geval afgebeeld. Hier is de ondergrond (beneden 25 cm) bekalkt tot een pH van 6,5, terwijl de zure bovengrond (0—25 cm) geen kalk heeft ontvangen (pH = 4,2). De mosterdplanten, die in dezen grond werden gekweekt, waren voor een deel reeds in jongen toestand afgestorven, doordat zij wegens den zuren bovengrond den kalkrijken ondergrond met hun wortels niet hadden kunnen bereiken. De weinige planten, die daar wel in geslaagd waren, hebben — zooals de figuur laat zien — in den kalkarmen bovengrond slechts weinig zijwortels tot ontwikkeling gebracht. Stikstof, fosforzuur en kali waren tot op groote diepte gelijkmatig in den grond verdeeld. Wanneer de mest oppervlakkig had gelegen, zooals onder normale praktijkomstandigheden het geval is, dan zouden de planten in ernstige mate voedselgebrek hebben geleden en veel minder wortels in den ondergrond hebben voortgebracht dan de planten in fig. 40 te zien geven.

Hoe duidelijk de bekalking en de verdeeling van de kalk in den grond zich in het wortelbeeld weerspiegelt, komt ook tot uiting in de wortels der gerstplanten, die in fig. 41 zijn afgebeeld. In deze figuur laat foto 10 een gedeelte van het wortelstelsel zien van een volwassen gerstplant, die tot ontwikkeling is gekomen in grond met een pH van slechts 4,1. De middelste foto (11) stelt de beworteling voor van een even oude gerstplant in denzelfden grond, die tot een diepte van 20 cm van zooveel kalkmergel is voorzien, dat de pH tot 4,8 is gestegen.

Terwijl de wortels in den zuren grond (foto 10) weinig zijwortels gevormd hebben, zijn in den bekalkten grond (foto 11) tal van zijwortels tot ontwikkeling gekomen, die op hun beurt met een groot aantal zijwortels van de 2de orde zijn bezet. Opmerkelijk is, dat de zijwortelvorming, op de grens af, tot de bekalkte laag (0—20 cm) beperkt is gebleven. Hieruit kan worden afgeleid, dat de kalk, die kort vóór het zaaien werd gegeven, gedurende de ontwikkeling der gerstplanten (d. i. in een tijd van circa 4 maanden) niet in den zuren ondergrond is doorgedrongen. Naar boven toe strekken de fijnere zijwortels zich tot aan de oppervlakte van den grond uit in tegenstelling met foto 10 (pH = 4,1), waar tot een diepte van circa 6 cm vrijwel geen wortels voorhanden zijn. De mestzouten, die in de praktijk gewoonlijk oppervlakkig (meerendeels niet dieper dan 4 cm) zijn gelegen, zullen in een

zuren grond grootendeels ongebruikt blijven liggen, terwijl zij in een kalkrijken en dus goed doorwortelden grond beter door de gewassen zullen worden benut.

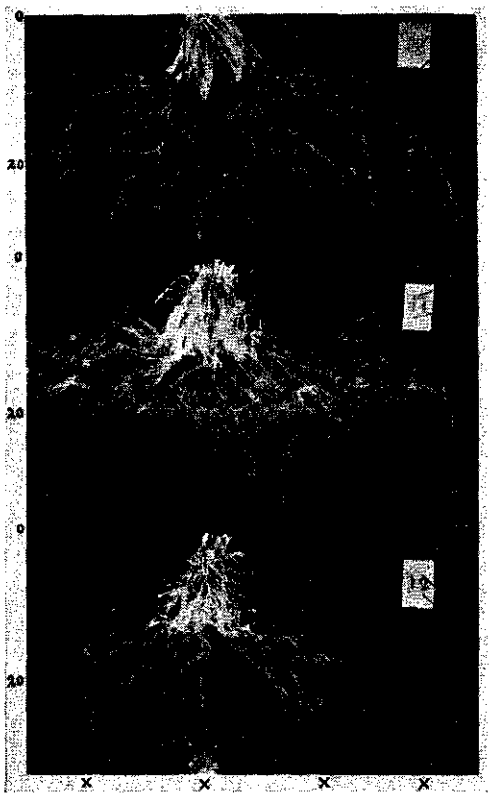

Fig. 41. *Invloed van de verdeeling der kalk op de wortelontwikkeling bij gerstplanten*
Boven (10) = geen kalk. pH 4,1. Weinig zijwortels.
Midden (11) = 0—20 cm bekalkt (pH 4.8). Veel zijwortels, tot aan de oppervlakte toe.
Onder (12) = Zelfde kalkgift als bij 11 doch de kalk geconcentreerd in vertikale lagen, die met kruisjes zijn aangegeven. pH der kalkarme en bekalkte lagen resp. 4,1 en 6,4. In de bekalkte strooken zijn veel zijwortels gevormd, die tot aan de oppervlakte reiken.

De wortels van foto 12 in fig. 41 hebben dezelfde hoeveelheid kalk ontvangen als die van foto 11. De kalk is hier echter geconcentreerd in 5 smalle vertikale lagen, die onder de foto met kruisjes zijn aangegeven en waarvan er één juist in het midden van het wortelstelsel onder de stoppels is gelegen, terwijl aan weerszijden daarvan nog eenige kalkrijke strooken gelegen zijn, die met kalkarme doch breedere strooken afwisselen. In de bekalkte strooken bedroeg de pH 6,4, tusschen de strooken 4,1.

Bekijken we foto 12 in fig. 41 nauwkeuriger, dan blijkt, dat de hoofdassen van het wortelstelsel onder invloed van de laagsgewijze toegediende kalk niet van de normale groeirichting zijn afgeweken. Verder is het opvallend, dat in de kalkrijke lagen veel fijne wortels tot ontwikkeling zijn gekomen zonder dat deze in de aangrenzende kalkarme lagen zijn doorgedrongen. Hieruit kan worden afgeleid, dat de kalk zich niet vanuit de bekalkte lagen naar de kalkarme zone's heeft verplaatst. Bijzondere aandacht verdient nog het feit, dat de fijne wortels in de bekalkte strooken tot aan de oppervlakte van den grond omhoog zijn gegroeid, hetgeen zeggen wil, dat de zijwortels van hoogere orde niet op de zwaartekracht doch uitsluitend op den kalktoestand van den grond hebben gereageerd.

Opmerking verdient, dat de bekalking een grooten invloed heeft gehad op de opbrengst der gerstplanten. Deze was n. l. bij de bekalkte planten (foto 11 en 12) 2½ maal zoo groot als die van foto 10. Tusschen 11 en 12 was het opbrengstverschil echter zeer gering. Hieruit mag echter niet worden geconcludeerd, dat het onverschillig is, hoe de kalk in den grond wordt verdeeld.

Dat de verdeeling van de kalk grooten invloed kan hebben op het gewas, constateerden wij bij een proef met haverplanten in glazen cylinders met zandgrond, waarin de kalk op de volgende wijzen werd verdeeld. Bij één der objecten werd de kalk gelijkmatig met den grond vermengd. De pH bedroeg in deze potten 5,9. Bij een ander object werd dezelfde hoeveelheid kalk toegediend. Deze werd echter niet gelijkmatig door den grond verdeeld, doch in sectoren geconcentreerd, die met onbekalkte sectoren afwisselden. De pH der bekalkte sectoren was 7,2 die der onbekalkte 4,4. Tusschen de sectoren werden geen tusschenschotten geplaatst. In elke pot werd één plant gekweekt en wel in het midden van de pot, zoodat de wortels zich naar alle kanten konden uitbreiden. De beide objecten bestonden uit 10 potten. Het bleek nu, dat de planten zich bij gelijkmatige verdeeling van de kalk veel beter ontwikkelden dan waar de kalk in sectoren werd geconcentreerd. De voorsprong bedroeg circa 20 % en bleef tot het einde van de proef gehandhaafd. Bij de oogst bleek, dat er in zure sectoren zeer weinig wortels gevormd waren, die bovendien weinig zijwortels droegen, terwijl de bekalkte sectoren tamelijk dicht met wortels bezet waren. Waar de kalk gelijkmatig door den grond was verdeeld, bleek een gelijkmatig en dicht wortelnet tot ontwikkeling gekomen te zijn. Dat de planten in het laatste geval beter groeiden, wordt begrijpelijk, wanneer men bedenkt, dat de pH bij de gelijkmatige verdeeling van de kalk (5,9) dichter bij het optimum ligt dan de pH in de zure en kalkrijke sectoren van het andere object. In de zure sectoren was de pH (4,4) aanmerkelijk lager, in de kalkrijke scetoren (7,2) hooger dan de pH,

die voor haver in dezen grond optimaal is. Op grond van de resultaten der waterkultuurproef met tarwe, die in fig. 37 en 38 (pag. 113) graphisch zijn weergegeven, mag worden verondersteld, dat de water- en zoutopname in de zure sectoren door de gebrekkige wortelontwikkeling, in de alkalische sectoren vermoedelijk door de geringere activiteit der wortels is geremd.

Het is natuurlijk de vraag, of de resultaten, die volgens fig. 37 en 38 (pag. 113) met tarwe werden verkregen, op de zooeven beschreven haverplanten en op andere gewassen van toepassing zijn, temeer daar de werkzaamheid van het wortelstelsel der tarweplanten slechts tot een pH van 6,3 werd bestudeerd. Bij proeven met andere planten hebben wij echter de ervaring opgedaan, dat de wortelgroei bij stijging van de pH boven 7, vermoedelijk door mangaangebrek, vaak achteruit gaat. Dit maakt het waarschijnlijk, dat er in de kalkrijke sectoren met een pH van 7,2 niet genoeg voedingszouten door de haverplanten zijn opgenomen, doordat niet alleen de activiteit doch ook de groei der wortels bij deze hooge pH ontoereikend is geweest.

Ook elders heeft men waargenomen, dat niet alleen een te lage doch ook een te hooge pH schadelijk kan zijn voor de wortelontwikkeling. GÖRBING (50) vond bij vlas de beste wortelontwikkeling bij een pH van 6,7. Boven een pH van 7 nam de wortelontwikkeling duidelijk af, terwijl bij daling van de pH beneden 6,7 eveneens een afname van het wortelgewicht werd waargenomen. Wortels van *Begonia* en *Hydrangea* ontwikkelden zich volgens GÖRBING het best in een zwak zuur of zwak alkalisch milieu. In een sterk zuren of sterk alkalischen grond komen slechts weinig wortels tot ontwikkeling (51). MÜNTER nam eveneens een geringere wortelontwikkeling zoowel in zuren als in alkalischen grond waar. Bij appelboomen vond MEIER de rijkste wortelontwikkeling bij pH 6. Boven deze pH nam de beworteling af en KLEMANN nam bij haver waar, dat er bij een zware bekalking van den grond geen wortelharen tot ontwikkeling komen. Ook MIDGLEY maakt melding van een sterke achteruitgang van den wortelgroei bij overkalking van den grond. Hieruit volgt dus, dat een te zware bekalking van den grond moet worden vermeden, niet alleen omdat de wortels onder deze omstandigheden wellicht minder actief werkzaam zijn maar ook omdat het gevaar bestaat, dat er onvoldoende wortels tot ontwikkeling komen voor een genoegzame opname van water en voedingszouten.

Uit het vorenstaande volgt, dat een gelijkmatige verdeeling van de kalk in den grond voor het gewas van zeer groot belang is, temeer daar deze meststof zich in het algemeen slechts langzaam in den grond verplaatst. Dit wordt duidelijk gedemonstreerd door fig. 42. Deze figuur laat een klein gedeelte van het wortelstelsel van een tarweplant zien, die gekweekt was in een houten bakje, dat met kalkarmen zandgrond was gevuld en

waarvan één der wanden vervangen was door een glazen plaat, die in vakjes van 1 cm² was verdeeld. Bij het vullen van het bakje werd op verschillende diepten een hoopje kalkmergel in den grond tegen de glazen wand gedeponeerd. Na circa twee maanden, toen de plant vijf bladen tot ontwikkeling had gebracht, werd de proef beëindigd, de glazen wand verwijderd en de pH in de kalkhoopjes en in de omgeving daarvan met een vooraf in chynhydron gedompelde platina-steekelectrode potentiometrisch vastgesteld. In fig. 42, die een gedeelte van het profiel in beeld brengt, zijn de gevonden pH-waarden opgegeven. Wanneer men de pH's onderling vergelijkt, dan blijkt, dat de pH van den ongekalkten grond ongeveer 3,8 bedraagt.

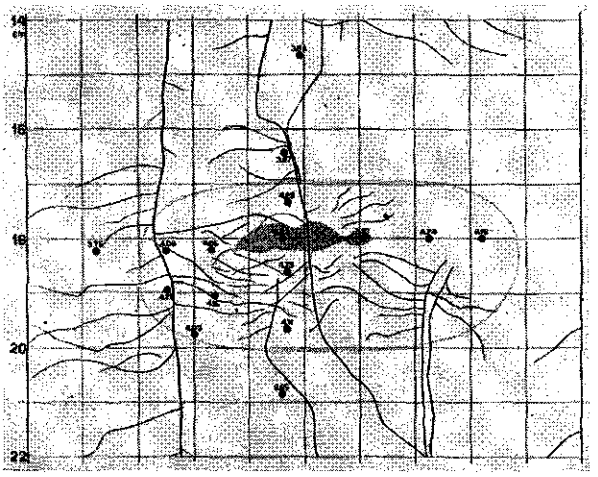

Fig. 42. *Diffusie van kalk in den grond en de invloed daarvan op de wortelontwikkeling van tarweplanten*

In het midden een hoopje kalk, dat gearceerd is weergegeven. De getallen bij de stippen hebben betrekking op de pH. In het diffusiegebied van de kalk zijn meer zijwortels tot ontwikkeling gekomen.

Uit de verkregen waarden kan globaal worden afgeleid, hoe ver de kalk in den grond is doorgedrongen, hetgeen op de foto met een stippellijn is aangegeven. Opvallend is de geringe verplaatsing van de kalk, die naar boven en beneden 1 à 2 cm en naar weerskanten 2 à 3 cm bedraagt. Merkwaardig is ook het groote pH-verval in de diffusiezone van het kalkhoopje, want reeds op een afstand van nog geen halve centimeter vanaf het kalkhoopje werden pH-waarden van 4,7 of minder aangetroffen. In het kalkhoopje bedraagt de pH resp. 7,10 en 6,62. Deze waarden zijn wat te laag uitgevallen, vermoedelijk doordat de electrode in de achter het kalkhoopje gelegen kalkarme grond is terechtgekomen. Wanneer men nu in fig. 42 de beworteling nader bekijkt, dan valt het op, dat de wortels onder invloed

van de kalk niet van richting zijn veranderd. Het is echter opmerkelijk, dat in het diffusiegebied van de kalk meer zijwortels tot ontwikkeling zijn gekomen dan daarbuiten. Na het voorafgaande is het duidelijk, dat de wortels, die zich in de diffusiezone bevinden, een grooter aandeel hebben gehad aan de zoutopname dan de wortels buiten deze zone.

Het behoeft wel geen betoog, dat deze situatie voor het gewas niet gunstig is. De wortels zijn niet noemenswaard in het kalkhoopje doorgedrongen, waar zij trouwens geen voedingszouten zouden hebben aangetroffen. Alleen in het diffusiegebied van de kalk hebben de wortels behoorlijk kunnen deelnemen aan de opname der voedingszouten. Daarbuiten was de grond zoo zuur en de wortelvertakking zoo gering, dat de plant, die trouwens een grooten achterstand in groei vertoonde, ternauwernood van de mest heeft kunnen profiteeren.

Voor de wortels is het in het algemeen ongunstig, wanneer in den grond kalkrijke plekken met kalkarme afwisselen, daar de wortels zoowel bij een te hooge als bij een te lage pH in hun groei worden benadeeld en niet op volle capaciteit werkzaam kunnen zijn. In de praktijk kan deze situatie optreden, wanneer de kalk min of meer kluitig is en, na op het land uitgestrooid te zijn, niet zorgvuldig genoeg wordt ingeëgd. GÖRBING (50) vermeldt, dat vlas volgens het oordeel van de praktijk geen versche bekalking kan verdragen. Het bleek hem, dat de nadeelige werking van de kalk hierop berustte, dat deze mest in de bovenste laag van de bouwvoor opgehoopt bleef liggen, waardoor de wortelontwikkeling ernstig werd benadeeld. Hij geeft den raad, de kalk zoo zorgvuldig mogelijk door de geheele bouwvoor te vermengen, waardoor er een pH tot stand komt, die beter met den optimalen zuurgraad overeenkomt en een betere wortelontwikkeling mogelijk maakt.

Uit het bovenstaande volgt, dat ernaar gestreefd moet worden, de kalk zoodanig in den grond te verdeelen, dat de zuurgraad van den grond optimaal is voor de ontwikkeling en de activiteit van het wortelstelsel. Is aan deze voorwaarde voldaan, dan kan het gewas krachtig tot ontwikkeling komen en een maximale opbrengst geven. Voor alles is het noodzakelijk, dat er een optimale zuurgraad heerscht in de bovenste lagen van den grond, waar de meststoffen meerendeels zijn opgehoopt. Daarnaast kan, zooals in Hoofdstuk II reeds werd betoogd, een bekalking der diepere lagen gewenscht zijn met het oog op de watervoorziening van het gewas. Verdeelt men de kalk echter over een te dikke laag, dan kan het gebeuren, dat deze meststof dermate wordt „verdund", dat de grond te zuur blijft, om een normale wortelontwikkeling mogelijk te maken. MÜNTER, die hierover proeven in bakken genomen heeft met lucerne en suikerbieten, verkreeg bij vermenging van de kalk met een zuren grond tot een diepte van 25 cm een veel grootere

opbrengst dan wanneer de kalk tot een diepte van 10 cm werd ingewerkt. Werd dezelfde hoeveelheid kalk echter over een 60 cm dikke laag verdeeld, dan nam de opbrengst bij lucerne nauwelijks meer toe, terwijl bij bieten een opbrengstdaling werd vastgesteld.

Suikerbieten behooren tot de gewassen, die voor hun groei en voor de ontwikkeling van hun wortelstelsel vrij hooge eischen stellen aan den kalktoestand van den grond. Laat men bietenzaad in een zuren grond kiemen, dan ontwikkelt zich, zooals men achter glas gemakkelijk kan waarnemen, meestal geen normale, rechte hoofdwortel. In den regel splitst de hoofdwortel zich dan in twee of meer worteltakken, die soms vertikaal, andermaal scheef of zelfs horizontaal verder groeien. Het spreekt zanzelf, dat de biet, die hieruit later door secundaire diktegroei gevormd wordt, een grillig voorkomen heeft.

„Takkige" bieten ontstaan ook, wanneer de kalk oppervlakkig is gelegen. Stuiten de wortels der kiemplantjes op een zure laag, dan gaan de wortels zich krommen en vertakken, hetgeen ten gevolge heeft, dat er geen rechte bieten kunnen ontstaan. Het resultaat daarvan ziet men afgebeeld in fig. 43.

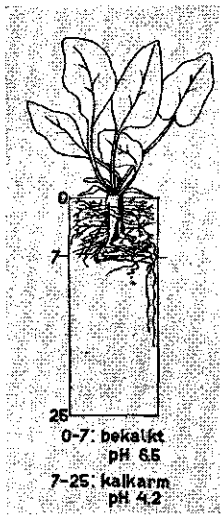

Fig. 43. *Invloed van een zuren ondergrond bij suikerbieten*
De hooge zuurgraad in den ondergrond heeft een „takkige" biet doen ontstaan.

De vertakking is in het overgangsgebied tusschen de bekalkte en de zure laag, enkele centimeters boven de grens dezer lagen, opgetreden. Om goed gevormde, rechte bieten te verkrijgen, moet dus de kalk niet alleen in de

vereischte hoeveelheid worden toegediend doch tevens zoo gelijkmatig mogelijk en diep genoeg door den grond worden verdeeld.

Ligt de kalk oppervlakkig, en is de ondergrond zuur, dan worden de bieten, zooals fig. 43 laat zien, korter dan wanneer de kalk tot de gewenschte diepte in den grond is gebracht. Naar alle waarschijnlijkheid moet het hieraan worden geweten, dat de bieten op zandgronden, waar een betrekkelijk dunne bouwvoor rust op een veelal zuren ondergrond, doorgaans korter zijn dan op kleigrond. Uit een onderzoek van C. MEIJER [1]) aan het Rijkslandbouwproefstation is gebleken, dat de bieten niet alleen korter worden maar dat ook de opbrengst daalt, wanneer de bekalkte bovengrond dun is, zoodat de wortels te spoedig den zuren ondergrond bereiken. Om dit nader uit te maken, werden bieten gekweekt in vakken, waarin de dikte van de bouwvoor werd gevarieerd van 15 tot 35 cm, terwijl de ondergrond in de helft der vakken werd bekalkt tot een pH van 6,1 en in de andere helft zuur werd gelaten (pH = 4,0). De bouwvoor werd in alle vakken bekalkt tot een pH van 6,1. Bij den oogst bleek, dat het voor de lengte, het gewicht en den omvang der bieten weinig verschil maakte, of de ondergrond zuur dan wel bekalkt was, indien de bekalkte bouwvoor een dikte had van 25 cm of meer. Bij een bouwvoordikte van 20 cm hadden de bieten in de vakken met den bekalkten ondergrond een zekeren voorsprong boven die der vakken met zuren ondergrond. De nadeelige invloed van den zuren ondergrond deed zich het sterkst gelden bij de bieten, die slechts over een bekalkte laag van 15 cm konden beschikken. Hier waren de bieten in de vakken met den bekalkten ondergrond langer dan bij den zuren ondergrond, terwijl ook het gewicht en de omvang der bieten ten gunste van den bekalkten ondergrond uitviel.

In overeenstemming met de afbeelding in fig. 43 werden de vertakte bieten bij deze proef het meest op de vakken met den zuren ondergrond aangetroffen. Om dit nauwkeurig vast te stellen, werden de bieten naar de mate van hun vertakking in 5 klassen ingedeeld, die met de cijfers 0 t/m 4 werden onderscheiden. De bieten kregen het cijfer 0, wanneer zij volkomen recht waren en slechts met van fijne worteltjes waren bezet. Het cijfer 1 beteekende, dat de biet vrij normaal was doch dat er enkele dikkere zijtakken aanwezig waren. De rijker vertakte bieten werden met het cijfer 2, de sterk vertakte met het cijfer 3 aangeduid, terwijl de totaal misvormde, grillig vertakte bieten door het cijfer 4 werden voorgesteld. Daar het proefvak uit 10 objecten bestond, die elk 20 bieten opleverden, werden in totaal 200 bieten naar hun vorm in klassen ingedeeld. In tabel 14 is het aantal rechte bieten (type 0) en het aantal misvormde bieten (type 4)

---

[1]) Niet gepubliceerd.

alsmede het aantal meer of minder vertakte bieten (type 1 + 2 + 3) voor de diverse objecten opgegeven.

TABEL 14

Invloed van den zuren, resp. bekalkten ondergrond op den vorm van suikerbieten

	Dikte in cm		Aantal bieten		
	Bovengrond	Ondergrond	Onvertakt	Meer of minder vertakt	Zeer sterk vertakt (misvormd)
Boven- en ondergrond bekalkt	35	15	12	7	1
	30	20	11	9	0
	25	25	8	10	2
	20	30	14	4	2
	15	35	11	7	2
Bovengrond bekalkt Ondergrond zuur	35	15	12	7	1
	30	20	10	7	3
	25	25	6	13	1
	20	30	7	13	0
	15	35	1	15	4

Naar een proef van C. MEIJER.

Hoewel de getallen in deze tabel wegens het geringe aantal bieten eenige onregelmatigheden vertoonen, kan hieruit toch wel worden afgeleid, dat het aantal onvertakte bieten op de vakken met den zuren ondergrond, voor zoover de bovengrond niet dikker was dan 25 cm, aanmerkelijk geringer is dan op de vakken, die zoowel in den bovengrond als in den ondergrond van kalk waren voorzien. In overeenstemming hiermee treft men op de bedoelde vakken met den zuren ondergrond (25—25, 20—30 en 15—35) meer vertakte bieten aan dan op de volledig bekalkte vakken. Bij de misvormde bieten die gering in aantal zijn, is het verband met het al of niet bekalkt zijn van den ondergrond minder duidelijk. Wel laat de tabel zien, dat de meeste misvormde bieten voorkomen op het vak, waar een dunne kalkrijke bovengrond rustte op een zuren ondergrond (15—35). Uit de resultaten van deze proef volgt, dat het optreden van vertakte en misvormde bieten kan worden beperkt door de kalk diep in den grond te werken.

In de praktijk is men niet gesteld op „takkige" bieten, daar deze, naar men zegt, moeilijker te rooien zijn en in elk geval minder gemakkelijk van

den aanhangenden grond kunnen worden bevrijd, hetgeen voor den boer bij aflevering van het geoogste product aan de suikerfabriek een schadepost kan beteekenen. Het kan daarom nuttig zijn, erop te wijzen, dat takkigheid bij bieten ook door andere oorzaken kan worden teweeggebracht. Bekend is het veelvuldig voorkomen van misvormde bieten op gescheurd grasland, dat veelal aan de slechte structuur in den grond wordt toegeschreven (61). GÖRBING en VAN HESSBERG troffen in kluitige gronden een groot aantal misvormde bieten aan. Toen door bekalking van den grond een kruimelstructuur tot stand was gebracht, werden normaal gevormde bieten verkregen. Het verband tusschen de vertakking der bieten en de bodemstructuur is echter nog onvolledig opgehelderd. Meermalen treft men op verdichte gronden beter gevormde bieten aan dan in gronden met een losse structuur. Ongetwijfeld zijn er nog andere factoren, die de vorm der bieten kunnen beïnvloeden. Zoo verkregen wij sterke aanwijzingen, dat het optreden van takkige bieten veroorzaakt kan worden door vreterij van ritnaalden aan de wortels der jonge planten. Verder kan nog aan allerlei andere invloeden worden gedacht, bijv. aan een beschadiging der wortels bij het „op ééne zetten" der bieten of aan groeiafwijkingen der wortels tijdens de kieming door plaatselijke verzuringen in den grond bij gebruik van superfosfaat. Inderdaad gelukte het ons bij plaatselijke toediening van super in potten een slechte kieming en afwijkingen in den wortelgroei tot stand te brengen. Bedenkt men verder, dat de groeivorm der bieten ook van erfelijke factoren afhankelijk kan zijn, dan is het wel duidelijk, dat men hier met een ingewikkeld vraagstuk te maken heeft, dat nog ver van zijn oplossing is verwijderd.

HOOFDSTUK V

Invloed van de bemesting op de wortelontwikkeling

Wanneer planten worden gekweekt in een voedselarmen grond, die van stijgende hoeveelheden mest is voorzien, dan neemt niet alleen de ontwikkeling der bovengrondsche deelen doch tot op zekere hoogte ook de wortelgroei met de bemesting min of meer geleidelijk toe. Men kan dit gemakkelijk vaststellen, door de planten op een zeker moment te oogsten, de wortels schoon te spoelen en de spruiten en wortels afzonderlijk te wegen.

Vaak is de gewichtstoename der spruiten bij toenemende bemesting relatief grooter dan die der wortels, zoodat de gewichtsverhouding van spruit en wortel, het zgn. spruit-wortel-quotient, ten gunste van het spruitgewicht wordt verschoven. Het komt wel voor, dat het wortelgewicht eerder, d. i. bij een lagere mestgift, zijn maximum bereikt dan het spruitgewicht.

Wordt de bemesting, die optimaal is voor de wortelontwikkeling, overschreden, dan neemt het wortelgewicht af, terwijl de spruitontwikkeling nog in de stijgende lijn is. Ook de hoeveelheid voedingszouten, die door het gewas uit den grond wordt opgenomen, neemt met de bemesting toe en blijft zelfs toenemen, wanneer de wortels hun maximale ontwikkeling reeds hebben overschreden.

TABEL 15

Invloed van stikstof, fosforzuur en kali op de spruit- en wortelontwikkeling van wintertarwe

Het gewas werd in October gezaaid en in December geoogst.

Bemesting	Droog-gewicht		Verhouding drooggewicht spruiten en wortels (spr/w)	Onttrekking			Onttrekking per g wortels		
	spruiten mg	wortels mg		N mg	P_2O_5 mg	K_2O mg	N mg	P_2O_5 mg	K_2O mg
Geen N	196	232	0,84	11	—	—	48	—	—
Weinig N	737	556	1,20	36,3	—	—	65	—	—
Veel N	1623	481	3,38	100,6	—	—	209	—	—
Geen P	333	310	1,07	—	3,7	24,2	—	12	78
Weinig P	1141	425	2,67	—	28,5	82,7	—	67	194
Veel P	1353	452	2,99	—	36,3	102,7	—	80	227
Geen K	824	298	2,76	—	25,3	29,5	—	85	99
Vrij veel K	1703	628	2,72	—	49,2	106,5	—	78	170
Te veel K	1439	522	2,76	—	42,8	107,5	—	82	206

Tabel 15 geeft een beeld van de wortel- en spruitontwikkeling en van de zoutopname van wintertarweplanten in een armen zandgrond, wanneer de grond met stijgende hoeveelheden stikstof, fosforzuur of kali is bemest. De proef werd in het midden van October begonnen en reeds na 2 maanden beëindigd. De planten van de stikstofserie ontvingen resp. geen stikstof, 20 en 100 kg stikstof per ha in den vorm van ammoniumnitraat, terwijl voldoende kalk, fosforzuur, kali en kopersulfaat werd gegeven voor een maximale groei van het gewas. Ook bij de planten der fosforzuurserie, die resp. geen P_2O_5, 114 en 455 kg P_2O_5 per ha in den vorm van secundair calciumfosfaat hadden ontvangen, verkeerden de overige groeifactoren, waaronder het gehalte aan stikstof en andere elementen, zooveel mogelijk in het optimum. De planten der kali-serie ontvingen behalve de vereischte

hoeveelheden kalk, stikstof en fosforzuur resp. geen kali, 86 en 442 kg K_2O per ha in den vorm van patentkali. Aan de potten met 0 en 86 kg K_2O per ha werd zooveel magnesiumsulfaat gegeven, dat de magnesiumvoorziening gelijk was aan die in de potten, die de hoogste gift patentkali ontvingen. Terwijl de planten der stikstof- en fosforzuurserie bij de zwaarste bemesting het best tot ontwikkeling kwamen, ligt het maximum der kaliserie reeds bij een gift van 86 kg K_2O per ha. Met de hoogste gift (442 kg K_2O per ha) was blijkbaar het optimum, tegen onze bedoeling in, reeds overschreden. In tabel 15 zijn de middelmatige en de hoogste giften met de woorden „weinig" en „veel" onderscheiden. Opmerking verdient nog, dat de planten niet in potten werden gekweekt, doch in grèsbuizen, die 1 m lang waren en in den grond worden ingegraven. De buizen werden eerst tot 22 cm beneden den rand gevuld met straatzand. De laag van 0—22 cm bestond uit heidegrond, die op de boven aangegeven wijze werd bemest. De mest werd in deze laag gelijkmatig verdeeld.

Beschouwt men tabel 15 nader, dan blijkt, dat het wortelgewicht der tarweplanten bij de zwaarste stikstofgift geringer is dan bij de matige N-gift maar dat niettemin bij de zwaarste stikstofbemesting de grootste hoeveelheid stikstof aan den grond is onttrokken. In de fosforzuurserie is bij de zwaarste gift geen daling van het wortelgewicht opgetreden doch bij andere proeven, die hier niet besproken zullen worden, werd dit wel geconstateerd. Opmerkelijk is verder, dat het spruit-wortel-quotient zoowel bij de stikstof- als bij de fosforzuurserie over de geheele linie met de bemesting is gestegen. In tegenstelling daarmee heeft kali geen invloed gehad op de gewichtsverhouding van spruit en wortel. De cijfers der zoutonttrekking, die in de tabel zijn opgenomen, laten zien, dat de zoutopname — zoowel in totaal als per gram wortels — over de geheele linie is gestegen, onverschillig of het wortelgewicht bij de zwaardere bemestingen al of niet is afgenomen. Alleen de fosforzuuronttrekking gaat in de kali-serie min of meer met het wortelgewicht parallel.

Opmerkelijk is, dat bij de objecten zonder stikstof, zonder fosforzuur en zonder kali de wortelmassa aanmerkelijk kleiner is dan bij de middelmatige giften. Er komen dus in een voedselarmen grond slechts weinig wortels tot ontwikkeling. Dit feit verdient speciale vermelding, omdat in landbouwkringen nog veelal de meening heerscht, dat juist in gronden, die arm zijn aan voedingszouten, een uitgebreid wortelstelsel tot ontwikkeling komt, en dat daardoor min of meer aan de voedselbehoefte wordt tegemoet gekomen. Wel treft men in stikstof- of fosforzuurarme gronden bij zaailingen, die nog teren op de voedselreserve in het zaad, vaak een diepere en rijkere beworteling aan dan in minder arme gronden, doch in den regel worden

na eenigen tijd de rollen omgekeerd. Bij gebrek aan voedingszouten is de zoutopname per gram wortels ontoereikend om ondanks de aanvankelijk rijkere wortelontwikkeling in de zoutbehoefte der planten te voorzien. De koolzuurassimilatie neemt hierdoor af en dit heeft tengevolge, dat er een achterstand ontstaat in de ontwikkeling van spruiten en wortels, waarbij vooral de spruiten in hun ontwikkeling worden geremd. In sommige gevallen kunnen de wortels ook bij oudere planten in een armen grond een aanzienlijke lengte bereiken maar het wortelstelsel is in zijn geheel veel ijler dan in bemeste gronden. Vaak gaat echter ook de dieptegroei der wortels bij voedselarmoede een achterstand vertoonen. Het resultaat is, dat het wortelstelsel in bemeste gronden op den duur een grooten voorsprong krijgt boven de planten, die onvoldoende voedingszouten tot hare beschikking hebben. Wij verwijzen hiervoor naar fig. 44, waarin de wortels van volwassen tarweplanten zijn afgebeeld, die in een zeer fosfaatarmen en fosfaatrijken grond tot ontwikkeling zijn gekomen.

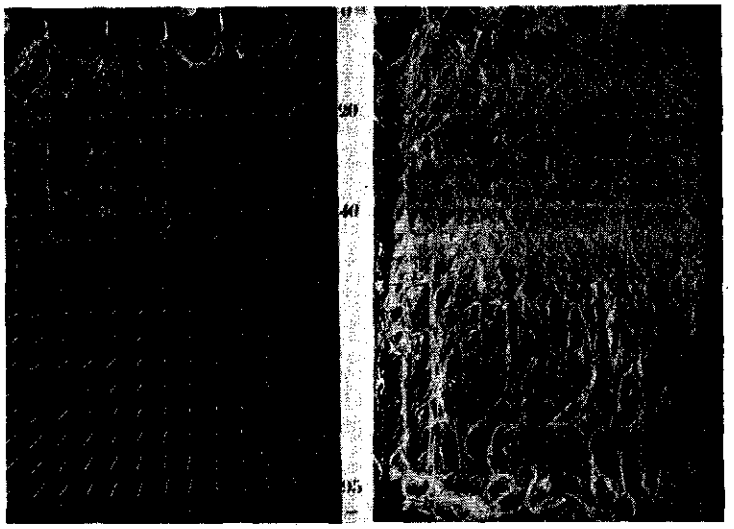

Fig. 44. *Invloed van een fosforzuurbemesting in een fosfaatarmen grond op de wortelontwikkeling van tarweplanten.*

Links geen fosfaat toegediend, rechts 400 kg P_2O_5 per ha tot een diepte van 40 cm. De planten waren even oud en stonden in bloei, toen de wortels werden gespoeld.

Andere gewassen geven in een onvruchtbaren en onbemesten grond eveneens bij een laag spruit-wortel-quotient een armoedig wortelstelsel te zien. Stikstof veroorzaakt bijna steeds een stijging in de spruit-wortelverhouding, doch bij bemesting met fosforzuur is dit niet altijd het

geval. Een zware fosfaatgift kan in vergelijking met een normale een daling van het spruit-wortel-quotient veroorzaken (45). Hetzelfde is geconstateerd bij planten in voedingsoplossingen, wanneer de fosfaatconcentratie werd opgevoerd tot bedragen, die ver boven de normale fosfaatconcentratie van het bodemvocht uitgaan (160). In waterculturen worden bij gebruik van oplosbare fosfaten in den regel abnormaal hooge fosfaatconcentraties aangewend. Varieert men echter de fosfaatconcentratie in de voedingsoplossingen binnen de grenzen, die in het bodemvocht worden aangetroffen, dan stijgt de spruit-wortel-verhouding met de P_2O_5-concentratie der oplossing (148). Over den invloed van kali op de verhouding van spruit en wortel loopen de opgaven in de literatuur uiteen. Volgens tabel 15 bleef het spruitwortelquotient der tarweplanten bij bemesting met kali constant, doch ROHDE (132) kwam aan de hand van de literatuur tot de slotsom, dat het wortelgewicht bij stijgende kalibemesting aanvankelijk meer toeneemt dan het spruitgewicht. Kali heeft echter met stikstof en fosforzuur gemeen, dat de wortelontwikkeling erdoor wordt bevorderd, hetgeen, evenals bij de andere voedingszouten, door de grootere spruitontwikkeling en de daarmee samengaande grootere koolzuurassimilatie wordt veroorzaakt.

Toen de wortels der tarweplanten, waarop de getallen in tabel 15 betrekking hebben, werden gespoeld, trok het de aandacht, dat zij in de bemeste buizen dieper in den grond waren gedrongen dan in de onbemeste. Het duidelijkst werd dit verschijnsel in de fosforzuurserie waargenomen. Reeds in 1902 werd door VON SEELHORST bij een 5-tal gewassen (wintertarwe, vlas, boon, aardappel en biet) waargenomen, dat op een vruchtbaren grond, die jaarlijks bemest werd, zoowel in de bouwvoor als in de diepere lagen meer wortels gevormd werden dan op een soortgelijk perceel, dat 27 jaar lang geen mest had ontvangen. Slechts enkele gewassen (rogge en gerst) gedroegen zich anders. VON SEELHORST meent, dat het gewas op bemest land door de betere en diepere beworteling beter tegen droogte bestand is dan op onvruchtbaren grond. Later werd in N. O. Indië door KULESCHA waargenomen, dat suikerriet op vruchtbare gronden eveneens met zijn wortels dieper in den grond dringt. Hiermee ging een hoogere opbrengst en een stijging van het spruitwortel-quotient gepaard.

Door verschillende onderzoekers is waargenomen, dat vooral de fosforzure meststoffen den dieptegroei van het wortelstelsel bevorderen. Niet alleen neemt hierdoor de maximale diepte van het wortelstelsel toe doch er dringen ook meer wortels in de diepere lagen door dan in een fosfaatarmen grond het geval is. Duidelijk is dit te zien in fig. 45, waarin de wortels van haverplanten zijn afgebeeld, die door ons in houten bakken waren gekweekt. Deze bakken waren tot een diepte van 45 cm gevuld met grond,

die rustte op een laag fijn zand, die een vrij ongunstig milieu vormde voor den wortelgroei.

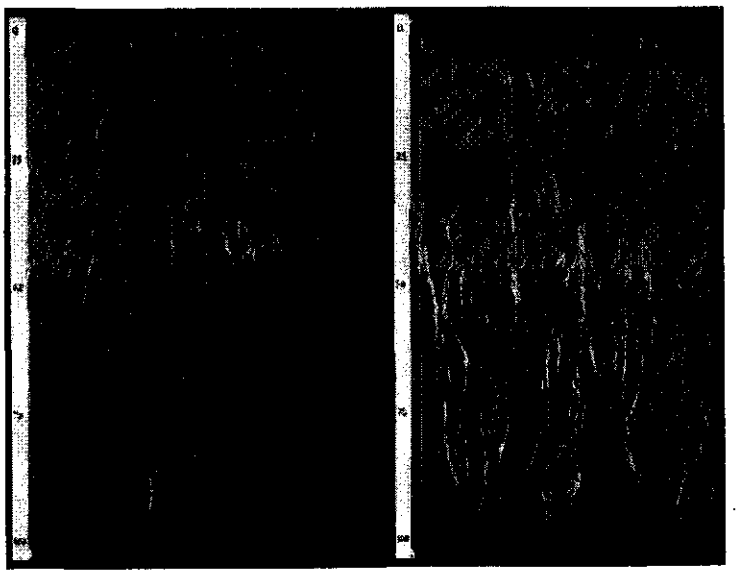

Fig. 45. *Invloed van de fosfaatbemesting op de diepte-groei van het wortelstelsel bij haverplanten*
Links bemest met *100*, rechts met 400 kg P_2O_5 per ha tot een diepte van 45 cm. Rechts zijn veel meer wortels in den fosfaatarmen ondergrond tot ontwikkeling gekomen.

Op de foto is links de grond tot een diepte van 45 cm onvoldoende met fosfaat (100 kg P_2O_5 per ha in den vorm van sec. Ca-fosfaat) bemest, terwijl op de rechtsche foto aan de laag van 0—45 cm een vier maal zoo groote hoeveelheid fosfaat was toegediend. De afgebeelde wortels maakten deel uit van een grootere serie met opklimmende fosfaatgiften. Parallel met de fosfaatgift nam de worteldichtheid in den ondergrond toe.

Door andere onderzoekers is zoowel bij een- als bij tweezaadlobbige planten eveneens een duidelijke invloed van het fosfaat op den worteldiepgang waargenomen (92, 100, 173). Zoo laat fig. 46 zien, hoe de dieptegroei van lucernewortels door bemesting met fosfaat wordt bevorderd. Het effect van fosfaat op den worteldiepgang is echter bij verschillende gewassen ongelijk. Bij planten, zooals tabak, banaan, e. a. die van nature meer in de breedte wortelen dan in de diepte, breidt het wortelstelsel zich dienovereenkomstig onder invloed van het fosfaat meer in horizontale richting uit dan in de diepte (155).

Ook onder invloed van stikstof kan er een grootere uitbreiding van het wortelstelsel in de diepere bodemlagen tot stand komen. Door TOLLENAAR

is dit vastgesteld bij tabak, die met zwavelzure ammoniak of met ammoniumfosfaat werd bemest. Niet alleen nam de worteldichtheid bij stikstofbemesting in alle, dus ook in de diepere bodemlagen toe, doch de wortels bereikten tevens een grootere diepte dan in den onbemesten grond. Hetzelfde verschijnsel werd

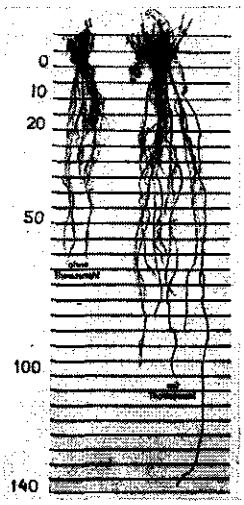

Fig. 46. *Invloed van de fosfaatbemesting op de diepte-groei van lucerne-wortels*
Naar WALTHER (173).

door VAN DORT en DEMANDT bij suikerriet waargenomen. Ook door FARRIS is vastgesteld, dat de wortels zich onder invloed van stikstof sterker uitbreiden. CRIST en WEAVER hebben echter waargenomen, dat stikstof ook belemmerend kan werken op den diepte-groei der wortels. Dit is bijv. het geval, wanneer de wortels in een stikstofrijke laag terecht komen. In zoo'n laag vertakken de wortels zich sterk en kunnen dan niet zoo gemakkelijk in een stikstofarme laag doordringen.

Over den invloed van kali op den dieptegroei der wortels hebben wij geen waarnemingen verricht. ROHDE (132) en GÖRBING (52) vermelden echter dat kali een krachtig en diepgaand wortelstelsel tot ontwikkeling brengt. Het schijnt dus, dat stikstof, fosfor en kalium alle den diepte-groei der wortels gunstig beïnvloeden, zoodat wel aangenomen mag worden, dat de grootere diepgang, die de wortels op vruchtbaar land vaak vertoonen, aan den gemeenschappelijken invloed van deze elementen moet worden toegeschreven, al komt hierbij vermoedelijk aan het fosfaat de grootste beteekenis toe.

Daar de wortels ook bij oppervlakkige toediening van de mest een

grootere diepte bereiken, is men geneigd, den diepte-groei der wortels in verband te brengen met het uitspoelen van de mest naar diepere bodemlagen. Bij nader onderzoek is echter gebleken, dat de wortels ook bij niet uitspoelen der mestzouten een groote diepte kunnen bereiken. Zoo is het opmerkelijk, dat juist de fosfaten, die van de drie hoofdmeststoffen het minst aan uitspoeling onderhevig zijn, de wortelontwikkeling in de diepere lagen het meest bevorderen. Door verschillende onderzoekers is waargenomen, dat de wortels vrij goed in voedselarme lagen tot ontwikkeling kunnen komen, wanneer deze in een goeden cultuurtoestand verkeeren en wanneer de mest zoodanig in den grond is verdeeld, dat een deel der wortels over voldoende voedingszouten kan beschikken.

Dit neemt niet weg, dat men bij verplaatsing van de mest naar de diepte niet zelden in den ondergrond een dichter wortelnet aantreft dan wanneer de mest oppervlakkig blijft liggen. De verplaatsing van de mest komt in het wortelbeeld vaak zeer fraai tot uiting, zooals men zoowel bij potproeven als op het vrije veld herhaaldelijk kan waarnemen. Wij verwijzen hiervoor naar fig. 47, waarin de wortels van haverplanten zijn afgebeeld, die in grond werden gekweekt, waarin slakkenmeel resp. superfosfaat in de laag van 9—10 cm was geconcentreerd. De mestgift kwam in beide gevallen overeen

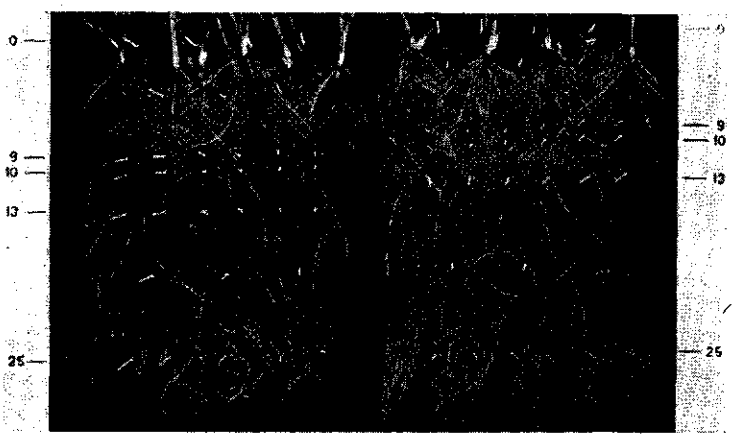

Fig. 47. *Invloed van de verplaatsing van fosforzuur in den grond op het wortelbeeld*
In beide gevallen is 300 kg P_2O_5 per ha toegediend en deze in de laag van 9—10 cm geconcentreerd. Links slakkenmeel, rechts superfosfaat. De slak heeft zich weinig of niet, de super daarentegen over een afstand van circa 3 cm naar de diepte verplaatst, hetgeen zoowel in de P-citroenzuurgetallen als in de wortelbeelden tot uiting kwam.

met een hoeveelheid van 300 kg P_2O_5 per ha. De wortelbeelden geven den indruk, dat de super over een afstand van 2 à 3 cm (d. i. tot een diepte van 12 à 13 cm) is doorgedrongen, terwijl dit bij de slak niet het geval is

geweest. De P-citroenzuurgetallen bleken bij de oogst der parallelkulturen onder de superlaag inderdaad hooger te zijn dan onder de slaklaag, en wel resp. 32 en 23½, terwijl dit getal in de onbemeste fosfaatarme laag circa 22 bedroeg. Hoe diep het fosfaat was ingedrongen, kon uit de P-citroenzuurgetallen in de opeenvolgende lagen niet tot op een cm nauwkeurig worden afgeleid. Met zekerheid kon echter uit de getallen worden opgemaakt, dat de super niet dieper is gegaan dan 3 cm (dus tot een diepte van 13 cm). Opmerkelijk is, dat de ondergrond beneden 13 cm, waar het fosfaat niet in doorgedrongen was, vrij goed doorworteld is, waaruit dus wel blijkt, dat de aanwezigheid van een fosfaatrijke laag de plant niet belet om hare wortels in dieper gelegen, fosfaatarme lagen uit te zenden. Beneden 13 cm is de worteldichtheid bij aanwending van super grooter dan bij gebruik van slak. De planten, die met slak waren bemest en niet genoeg fosfaat konden opnemen, vertoonden een grooten achterstand vergeleken bij de superplanten, waardoor ook de wortelontwikkeling, vooral in de diepere bodemlagen, is afgenomen.

Uit het bovenstaande volgt, dat men de zone der dichtste beworteling naar de diepte kan verplaatsen door de mest dieper in den grond te brengen. Dit kan voor het gewas het voordeel hebben, dat er meer water beschikbaar komt, wat vooral in droge zomers van beteekenis kan zijn.

Dit geldt niet alleen voor fosfaat doch ook voor stikstof en naar alle waarschijnlijkheid in meer of mindere mate voor alle voedingszouten. In de practijk heerscht echter nog veelal de meening, dat een stikstofbemesting op grasland den dieptegroei der wortels zou benadeelen en het grasdek gevoeliger zou maken voor droogte. Op grasland, dat met ongelijke hoeveelheden stikstof in den vorm van ammoniumnitraat was bemest, werd echter door ons bij de zwaardere bemestingen geen verdichting van het wortelnet in de zodelaag geconstateerd, terwijl de worteldichtheid in den ondergrond eerder toe- dan afgenomen bleek te zijn [1]). Of dit resultaat gegeneraliseerd mag worden, staat te bezien. Het is niet ondenkbaar, dat stikstof op een minder stikstofarmen grond den wortelgroei en den worteldiepgang remt, daar de wortelontwikkeling, zooals tabel 15 (pag. 127) ons doet zien, achteruitgaat, wanneer de stikstofvoorraad in den grond grooter wordt dan noodig is voor een maximale ontwikkeling van het wortelstelsel. Trouwens het gunstige effect, dat door stikstof en fosforzuur uitgeoefend wordt op den dieptegroei der wortels, is in hoofdzaak vastgesteld in gronden, waarin een groot tekort aan deze elementen heerschte. Of dit ook opgaat voor minder mestbehoeftige gronden, dient nog uitgemaakt te worden. In elk geval staat het vast, dat er onder gunstige omstandigheden op uitgesproken voedselarme gronden

[1]) De resultaten van dit onderzoek worden bij latere gelegenheid gepubliceerd.

door de bemesting een rijkere wortelontwikkeling in den ondergrond tot stand komt. Voor de practijk is dit resultaat van belang, omdat hieruit volgt, dat de *bemesting* op zulke gronden *niet alleen de voedselvoorziening, doch ook, dank zij de dichtere beworteling in den ondergrond, de watervoorziening van het gewas verbetert.* Hierin ligt tevens de verklaring van de bekende practijkervaring, dat de gewassen op vruchtbaar land beter tegen droogte bestand zijn dan op arme gronden.

Een diepe beworteling kan echter ook voor de voedselvoorziening van het gewas van beteekenis zijn. Het ligt nl. voor de hand, dat er in den ondergrond minerale bestanddeelen voorkomen, die de plant voor haar voeding noodig heeft, doch die in onvoldoende mate in de bouwvoor voorhanden zijn. Hierbij moet gedacht worden aan de voedingszouten en de zgn. micro-elementen (borium, molybdeen e. a.), die gewoonlijk niet als mest worden toegediend. Het is te verwachten, dat het gewas voor de opname van deze stoffen voor een groot deel op den ondergrond is aangewezen. Verder komen er in den ondergrond voedingszouten voor, die uit de bouwvoor omlaag gespoeld zijn. Van deze zouten kan een gedeelte door de wortels worden „opgevangen", wanneer de ondergrond voldoende doorworteld is.

Dat plantenwortels aanzienlijke hoeveelheden voedingszouten aan den ondergrond kunnen onttrekken, is ons gebleken bij een proef met mosterdplanten, waarvan de wortels in fig. 48, 49 en 50 zijn afgebeeld. De planten werden gekweekt in diepe houten bakken met grond, die tot den bodem toe van de benoodigde hoeveelheid kalk, stikstof en kali was voorzien, doch waarvan de bovengrond (0—25 cm) en de ondergrond (25—100 cm) afzonderlijk met fosfaat waren bemest, en wel op de volgende wijze:

De planten, waarvan de wortels in fig. 48 zijn afgebeeld, ontvingen zoowel in den boven- als in den ondergrond een fosfaatbemesting (P/P) van 0,1 g P_2O_5 per kg luchtdrogen grond. De hoofdwortels dezer planten zijn tot op groote diepte — bij één der planten zelfs tot op een diepte van bijna 70 cm — te volgen. De grond was in dezen bak tot den bodem toe doortrokken met een dicht wortelnet. Fig. 49 laat de beworteling zien in een bak, die slechts tot een diepte van 25 cm met fosfaat (0,1 g P_2O_5 per kg luchtdrogen grond) was bemest (P/O). De planten ontvingen dus in dit geval slechts ¼ gedeelte van het fosfaat, dat in totaal aan de planten van fig. 48 was verstrekt. Opmerkelijk is, dat de laag van 0—25 cm in fig. 49 zóó dicht met fijne wortels (zijwortels) is bezet, dat de hoofdwortels niet meer zichtbaar zijn, terwijl de beworteling in de laag van 25—100 cm merkbaar ijler is. Men zou hier kunnen spreken van een morphologische aanpassing der wortels in den fosfaatrijken bovengrond, waardoor het zoutopnemend vermogen der wortels in deze bodemlaag aanmerkelijk is vergroot. Ten slotte laat fig. 50

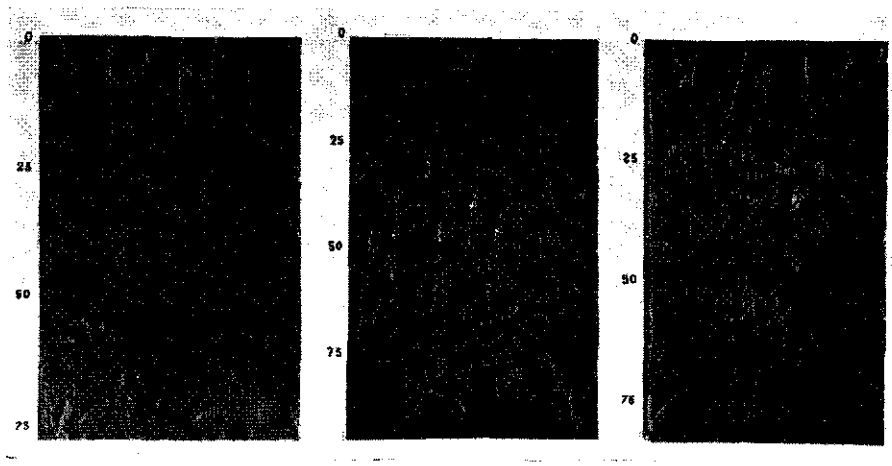

Fig. 48 Fig. 49 Fig. 50

Invloed van de verdeeling van het fosfaat in den grond op de wortelontwikkeling van mosterdplanten

Fig. 48. *P/P*. De grond werd tot een diepte van 1 m met fosfaat bemest (0,1 g P_2O_5 per kg drogen grond).

Fig. 49. *P/O*. De laag van 0—25 cm ontving 0,1 g P_2O_5 per kg grond, de laag van 25—100 cm echter geen fosfaat.

Fig. 50. *O/P*. Hier werd de bovengrond (0—25 cm) niet, de ondergrond (25—100 cm) wel met fosfaat bemest. Bij *P/O* zijn zooveel fijne wortels in den bovengrond (0—25 cm) gevormd, dat de hoofdwortels niet meer zichtbaar zijn. Bij *O/P* springen de hoofdwortels duidelijk in het oog.

de wortels zien der planten, die slechts in den ondergrond van fosfaat werden voorzien (O/P). In tegenstelling met de wortels in fig. 49 zijn hier de hoofdwortels in de laag van 0—25 cm duidelijk zichtbaar, doordat er in die laag veel minder zijwortels tot ontwikkeling zijn gekomen, terwijl het wortelnet beneden 25 cm in deze figuur veel dichter is dan in fig. 49. Bij de oogst werden de fijnere wortels, die dunner waren dan 1 mm, van de dikkere gescheiden en apart gewogen, daar verwacht kon worden, dat de fijne wortels meer in het bijzonder aan de fosfaatopname hebben deelgenomen. Hierbij werd gevonden, dat de hoeveelheid dunne wortels in de P-lagen inderdaad aanmerkelijk grooter was dan in de P-arme lagen (48).

Van de werkzaamheid der mosterdwortels kan men zich in de besproken gevallen een voorstelling maken aan de hand van fig. 51, waarin de planten zijn afgebeeld, die behoorden bij de wortelfoto's in fig. 48, 49 en 50. Tevens zijn in fig. 51 de planten der O/O-combinatie afgebeeld, die in het geheel geen fosfaat ontvingen en waarvan de wortelfoto ontbreekt. De geringe ontwikkeling der planten van het O/O-object laat zien, hoe arm de gebruikte grond (heidegrond) aan fosforzuur is geweest. In vergelijking met deze planten zijn die der O/P-combinatie krachtig tot ontwikkeling gekomen, hetgeen bewijst, dat er bij dit object een aanzienlijke hoeveelheid fosfaat aan den ondergrond is onttrokken. De beste planten zijn verkregen in den

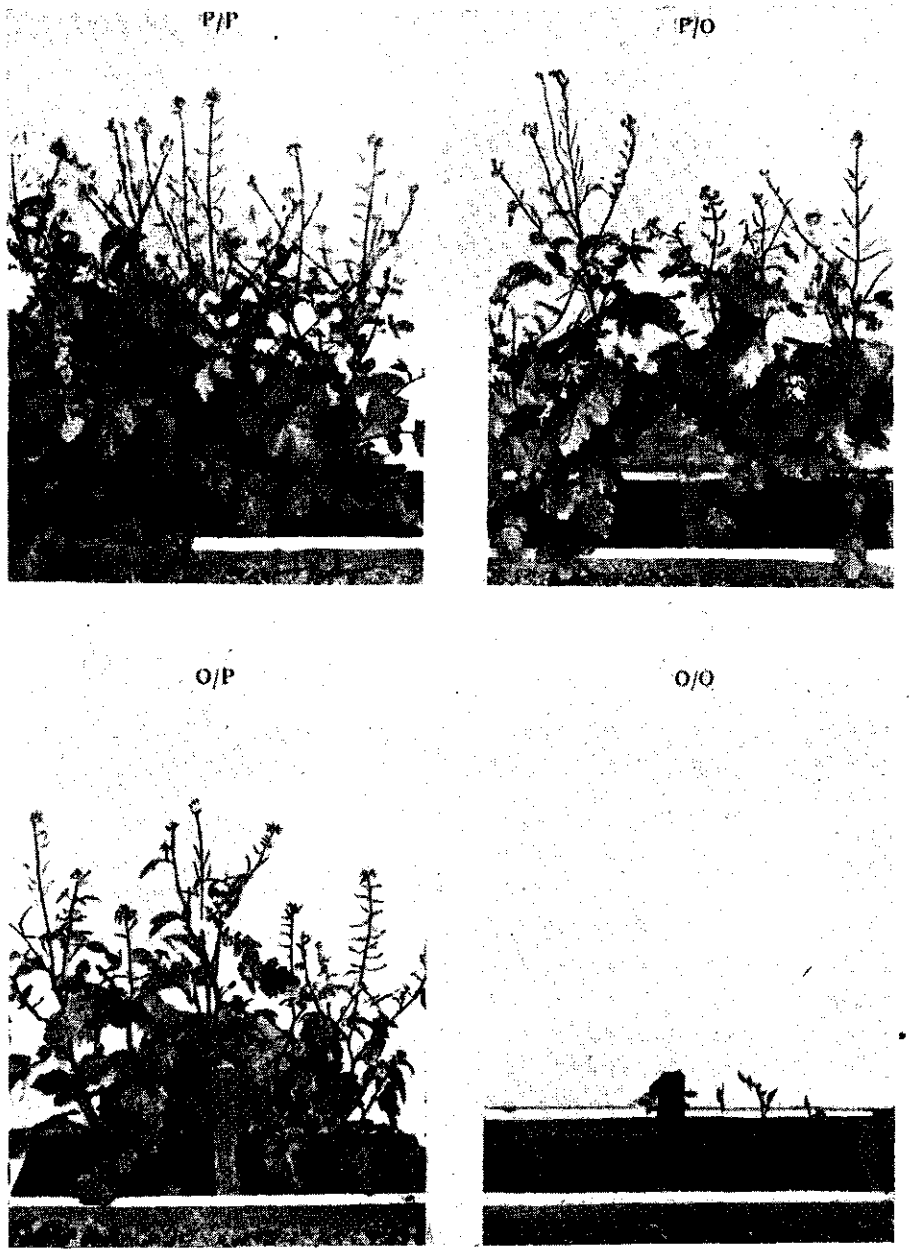

Fig. 51. *Ontwikkeling der mosterdplanten bij ongelijke verdeeling van het fosfaat in boven- en ondergrond* Zie voor de verklaring van P/P, P/O, en O/P de toelichting bij fig. 48 t/m 50. De planten van kist O/O ontvingen in het geheel geen fosfaat.

bak, waarvan de grond tot den bodem toe met fosfaat is bemest (P/P). Dat deze planten beter tot ontwikkeling zijn gekomen dan de planten der P/O-combinatie, bewijst, dat ook de P/P-planten van het fosfaat in den ondergrond hebben geprofiteerd. De Amerikaansche onderzoekers CRIST en WEAVER hebben soortgelijke resultaten behalve met fosfaat ook met stikstof verkregen, zoodat wel gezegd kan worden, dat de wortels in den ondergrond een belangrijk aandeel kunnen hebben aan de opname der voedingszouten, indien deze in voldoende mate in de diepere bodemlagen voorhanden zijn.

De mosterdplanten van het object O/P vertoonen in fig. 51 een achterstand, vergeleken bij die van de combinatie P/O, niettegenstaande er in het eerste geval 3 maal zooveel fosforzuur voor de planten beschikbaar was. Deze achterstand is, zooals mij bij andere proeven gebleken is, een gevolg van de omstandigheid, dat de wortels der O/P-planten eenigen tijd noodig hebben gehad om den fosfaatrijken ondergrond te bereiken. Toen echter de planten 3½ week later werden geoogst, bleken de O/P-planten den achterstand te hebben ingehaald. Het gewicht van de spruiten werd bij het O/P-object zelfs iets grooter gevonden dan bij de planten der P/O-combinatie, zooals te zien is in tabel 16, waarin de gemiddelde gewichten der spruiten zijn opgegeven.

TABEL 16

Invloed van de verdeeling van het fosfaat in bovengrond (0-25 cm) en ondergrond (25-100 cm) op den groei van mosterdplanten

P = 0,1 g P_2O_5 per kg drogen grond. O = geen fosfaat.
De getallen geven het drooggewicht der geoogste spruiten in g aan.

P/P	P/O	O/P	O/O
17,5	14,5	16,7	0,7

Wanneer men de spruitgewichten van P/O met die van O/O en vervolgens de gewichten van P/P met die van O/P vergelijkt, dan blijkt, dat het effect van de fosfaatbemesting in den bovengrond sterk afhankelijk is van den fosfaatrijkdom in den ondergrond. Bij afwezigheid van fosfaat in den ondergrond is de spruitopbrengst door de P-bemesting in den bovengrond aanzienlijk toegenomen (vgl. P/O met O/O), terwijl in de bakken met een fosfaatrijken ondergrond van een gewichtstoename nauwelijks sprake is (vgl. P/P en O/P).

Dit doet de vraag rijzen, of het niet noodig is bij de beoordeeling van de mestbehoefte van den grond meer rekening te houden met den ondergrond dan bij laboratorium- en vegetatieproeven gebruikelijk is. Immers wanneer de ondergrond goed doorworteld is en nogal wat voedingszouten bevat, dan bestaat de mogelijkheid, dat bij het opvolgen van een bemestingsadvies, dat louter op een onderzoek van de bouwvoor is gebaseerd, meer mest wordt toegediend dan voor een maximale opbrengst van het gewas noodzakelijk is. Analoog aan de mosterdplanten van het O/P-object kan men zich het geval denken, dat een bouwvoor arm is aan plantenvoedsel, terwijl het gewas toch een redelijke opbrengst geeft, doordat het voedseltekort voor een deel uit den ondergrond wordt aangevuld. Wordt in een dergelijk geval de bovengrond optimaal bemest, dan zal dit tot luxe-consumptie en misschien zelfs tot een opbrengstdepressie aanleiding geven. Aan den anderen kant mag de beteekenis van den ondergrond voor de voedselvoorziening van het gewas niet worden overschat. Het is nl. gebleken, dat de ondergrond in den regel armer aan voedingszouten is dan de bovengrond en dat hij meestal ook in een minder goeden structuurtoestand verkeert, waardoor er in den ondergrond minder wortels tot ontwikkeling komen dan in de bouwvoor. Bij de zooeven beschreven mosterdproef verkeerde de ondergrond in een goeden cultuurtoestand. De kweekbakken werden nl. met grond gevuld, zoodat ook de ondergrond een losse structuur bezat, die een gunstigen invloed heeft uitgeoefend op de ontwikkeling en de activiteit van het wortelstelsel in de diepere bodemlagen.

De hoeveelheid voedingszouten, die door het gewas aan den ondergrond wordt onttrokken, is, wanneer de water- en zuurstofvoorziening toereikend is, eenerzijds van den voedselrijkdom, anderzijds van de worteldichtheid in den ondergrond afhankelijk. Over de beschikbare hoeveelheid plantenvoedsel in den ondergrond zijn tal van onderzoekingen verricht. Door Honcamp en Steinfatt, alsmede door Engels, werd in den ondergrond in de meeste gevallen veel minder opneembaar fosforzuur resp. kali aangetroffen, dan in de bouwvoor. Ook Franck (39) en Roemer vermelden, dat de ondergrond in den regel arm is aan fosforzuur. Fosfaten hoopen zich gewoonlijk in den bovengrond op, doordat zij in geringe mate aan uitspoeling onderhevig zijn. Door O. de Vries en C. W. G. Hetterschij (169) is echter gevonden, dat de uitspoeling van fosfaat in sommige gronden (nieuwe dalgrond) niet onaanzienlijk is, doch deze gevallen behooren tot de uitzonderingen. In heidezandgrond werd door dezelfde schrijvers een sterke vastlegging van fosfaat geconstateerd, wat niet wegnam, dat ook in dezen grond een zekere verplaatsing van fosfaat naar de diepte werd waargenomen (170, 171). Schütze, die bij een drietal profielen Neubauer-analyses op den boven- en ondergrond toepaste, vond een groote afname aan opneembare kali en fosforzuur in de laag van

25 tot 50, resp. 30 tot 60 cm. In de diepere lagen nam het gehalte aan kali en fosforzuur meestal weer toe. WILD constateerde, dat het fosfaat in den grond zoowel in horizontale als in verticale richting onregelmatig verdeeld is. In de meeste gevallen nam het fosfaatgehalte naar de diepte af, doch het kwam ook voor, dat dit gehalte gelijk bleef. De verhouding van de hoeveelheden fosfaat in boven- en ondergrond was zeer variabel, zoodat bij de beoordeeling van de fosfaatbehoefte, zelfs op grasland, met den ondergrond rekening gehouden moet worden. De meeste onderzoekers zijn het er over eens, dat bij de beoordeeling van de vruchtbaarheid van den grond de ondergrond niet mag worden verwaarloosd (178, 93, 109, 90). In het bijzonder geldt dit ook voor de stikstof, daar deze zich gemakkelijk naar diepere lagen verplaatst. Andere zijn echter van meening, dat aan den ondergrond in den regel slechts een geringe beteekenis toekomt voor de voedselvoorziening van het gewas en dat hiermee bij de beoordeeling van de vruchtbaarheid van den grond nauwelijks rekening behoeft te worden gehouden (112).

Zooals reeds gezegd werd, hangt de zoutopname der planten uit den ondergrond voor een groot deel af van de hoeveelheid wortels, die het gewas in de diepere lagen tot ontwikkeling brengt. De wortelontwikkeling in den ondergrond is zeer ongelijk naar gelang van het gewas, de bodemgesteldheid, den grondwaterstand en andere factoren. Zoo werden door ons bij rogge op verschillende grondsoorten groote verschillen in de beworteling van den ondergrond waargenomen. Door op verschillende diepte grondmonsters te nemen en de wortels daaruit vrij te spoelen, werd bij rogge op een eschgrond 30 %, op een zavelgrond (met een hoog grondwaterpeil) 71 % en op een dalgrond 95 % der totale wortelmassa in de bouwvoor aangetroffen. Bij aardappelen troffen wij op een eschgrond 39 % der wortels in de bouwvoor aan, terwijl bij vlas op een zavelperceel 48 % der wortels in de bouwvoor was opgehoopt. Behalve op den dalgrond en den met rogge bebouwden zavelgrond bleken de wortels diep in den ondergrond te zijn doorgedrongen, waaruit volgt, dat de worteldichtheid in den ondergrond, vergeleken bij die der bouwvoor, in het algemeen gering is. Beneden een diepte van 50 à 75 cm onder het maaiveld neemt de worteldichtheid in den regel dermate af, dat de wortels hier nog slechts een gering aandeel hebben aan de opname der voedingszouten. Het grootst is de dichtheidsafname der wortels op blijvend grasland, waar zoowel op klei- als op zandgrond 70 tot 85 % der totale wortelmassa in de zodelaag (0—5 cm) is opgehoopt.

Daar zoowel de worteldichtheid als de hoeveelheid opneembare voedingszouten in de bouwvoor het hoogst is en beide naar de diepte afnemen, is de ondergrond voor de voedselvoorziening van het gewas in den regel slechts van ondergeschikt belang. Waar echter een vrij hoog gehalte aan voedings-

zouten in den ondergrond gepaard gaat met een tamelijk dichte beworteling, mag de invloed van den ondergrond niet worden onderschat. Men beziet echter de zaak te eenzijdig, wanneer men zich er toe zou bepalen, de vruchtbaarheid van den ondergrond uitsluitend door een chemisch onderzoek vast te stellen, daar een hoog gehalte aan voedingszouten voor het gewas van geen beteekenis is, wanneer er niet genoeg wortels voorhanden zijn om deze zouten te benutten of wanneer de wortels door een slechte structuur in hun taak worden belemmerd. Om zich een oordeel te kunnen vormen omtrent de beteekenis van den ondergrond als voedselbron voor het gewas, zal het chemisch onderzoek van den grond met een wortel- en structuuronderzoek verbonden moeten worden.

De mosterdproef, die het uitgangspunt vormde voor deze beschouwingen, opent nog andere gezichtspunten, die een nadere overweging waard zijn. Wanneer men in tabel 16 op blz. 138 de spruitgewichten van de mosterdplanten der P/P- en P/O-objecten vergelijkt, dan valt het op, dat het gewicht der P/P-planten bij de oogst slechts weinig grooter was dan dat der P/O-planten, niettegenstaande de P/P-planten over vier maal zooveel fosfaat konden beschikken. Blijkbaar is er in den bovengrond (0—25 cm) der beide objecten reeds zooveel fosforzuur voor de planten beschikbaar, dat de extra-bemesting van den ondergrond (25—100 cm) bij het P/P-object weinig gewicht in de schaal legt. De onderstelling ligt voor de hand, dat de bemeste ondergrond bij de P/P-combinatie in het geheel geen invloed op den groei der planten zou hebben gehad, indien de bovengrond iets zwaarder bemest was. Wij herinneren in dit verband aan het resultaat van de bietenproef op blz. 100 (fig. 35), waar de extra-bemesting in den ondergrond evenmin een opbrengstvermeerdering heeft teweeggebracht. Hieruit volgt, dat het voor de voeding van het gewas niet noodzakelijk is, dat de mest met alle wortels in aanraking wordt gebracht. Het blijkt reeds voldoende te zijn, wanneer een gedeelte der wortels over de vereischte hoeveelheid voedingszouten kan beschikken.

Over het verband tusschen de zoutopname en het aantal wortels, dat over de voedingszouten kan beschikken, zijn in Amerika door GILE en CARRERO watercultuurproeven genomen met maïs en rijst. De wortels der planten werden door hen over verschillende cultuurcylinders verdeeld en wel zoodanig, dat een stijgend aantal wortels met een volledige voedingsoplossing in aanraking werd gebracht, terwijl de overige wortels zich bevonden in een oplossing, waarin één der voor den groei noodzakelijke elementen ontbrak. Op deze wijze werd b.v. bepaald, hoeveel stikstof er door de planten wordt opgenomen, wanneer alle wortels over dit element kunnen beschikken en wanneer slechts een deel der wortels aan de stikstofopname kan deelnemen. Een dergelijke proef werd ook genomen met fosforzuur, kali en ijzer. Het bleek nu, dat de stikstofopname toenam met het aantal wortels, dat daarover

beschikken kon, maar dat er tusschen het aantal wortels en de N-opname geen rechtlijnig verband bestond. Hoe minder wortels er met de volledige voedingsoplossing in aanraking waren, des te meer stikstof werd er per wortel resp. per gram wortels uit de volledige oplossing opgenomen. Er komt dus een zekere compensatie in de stikstofopname tot stand, wanneer slechts een deel der wortels aan de stikstofopname kan deelnemen. Deze compensatie bleek niet voldoende te zijn om geheel in de behoefte aan stikstof te voorzien. Wanneer de wortels slechts voor 50 % over stikstof konden beschikken, was de stikstofopname circa 25 % lager dan wanneer alle wortels aan de N-opname deelnamen; de stikstofopname werd tot circa 40 % gereduceerd, wanneer slechts 20 % der wortels met de stikstof in aanraking waren (fig. 52).

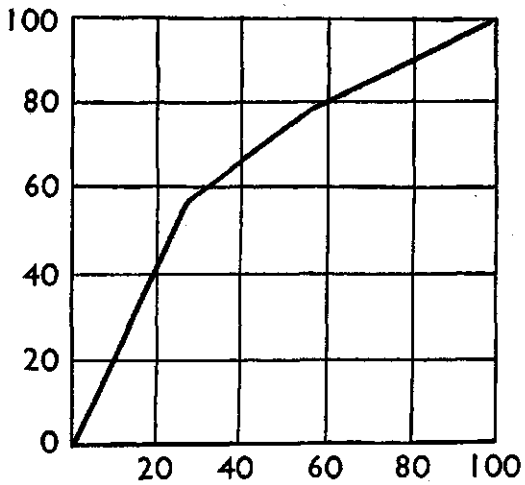

Fig. 52. *Verband tusschen de stikstofopname der planten en het aantal wortels, dat over de stikstof beschikken kan*

Abscis: Aantal wortels, dat over de stikstof kan beschikken, uitgedrukt in procenten van het totale aantal wortels.

Ordinaat: Hoeveelheid opgenomen stikstof in procenten van de maximale hoeveelheid stikstof, die opgenomen wordt, wanneer alle wortels over dit element kunnen beschikken.

Naar GILE en CARRERO (43)

Een soortgelijk resultaat werd ook met de andere voedingszouten verkregen. Bij alle proeven werd de compensatie onvoldoende gevonden, wanneer de wortels slechts voor een gedeelte bij de zoutopname betrokken waren, en bleek de zoutopname toe te nemen, hoe meer wortels daaraan konden deelnemen.

Aan het Rijkslandbouwproefstation te Groningen werd hetzelfde resultaat ook bij grondculturen verkregen. Haverplanten werden gekweekt in houten bakjes, die 20 cm diep waren en die gevuld werden met fosfaatarmen grond, die met stijgende hoeveelheden fosforzuur was bemest. Behalve de hoeveelheid fosfaat werd bij deze proef ook de verdeeling van deze meststof in den grond

gevarieerd, en wel zoodanig, dat in 50 % der kistjes de grond in zijn geheel van fosfaat werd voorzien, terwijl in de overige kistjes de grond slechts voor de helft met fosfaat werd bemest. Hiertoe werd een metalen plaat vóór het vullen vertikaal in de kistjes geplaatst, waardoor de ruimte werd gehalveerd. De ééne helft werd met fosfaatarmen grond gevuld, de andere helft met grond, die gelijkmatig met fosfaat was bemest. De overige mestzouten alsmede de kalk werden aan de beide helften in dezelfde hoeveelheid toegediend, De kistjes, die geheel met fosfaat werden bemest, werden aan beide zijden van de plaat voorzien van grond, waaraan naast de andere mestzouten fosfaat was toegediend. Nadat de plaat uit den grond getrokken was, werden op de scheiding tusschen de beide lagen twee korrels gepoot. zoodat de planten hare wortels naar beide zijden konden uitbreiden. Het fosfaat werd gegeven in den vorm van secundair calciumfosfaat in hoeveelheden van 0,1, 0,2, 0,4 en 0,8 g P_2O_5 per kg drogen grond, hetgeen ongeveer overeenkomt met bemestingen, die opklimmen van 200 tot 1600 kg P_2O_5 per ha. In het geheel werden 9 objecten aangezet, die naar de hoeveelheid fosfaat en de verdeeling daarvan in den grond als volgt onderscheiden kunnen worden: 0/0, 0/0,1, 0,1/0,1, 0/0,2, 0,2/0,2, 0/0,4, 0,4/0,4, 0/0,8 en 0,8/0,8.

Bij de oogst werden de wortels vrij gespoeld, waarna de spruiten en de beide wortelhelften afzonderlijk werden gedroogd en gewogen. Vervolgens werd het fosfaatgehalte der gedroogde plantendeelen bepaald, zoodat de fosfaatonttrekking kon worden berekend. Het bleek toen, dat er door de planten van het 0/0-object uiterst weinig fosfaat uit den grond was opgenomen, waaruit volgt, dat de gebruikte grond, een heidegrond, buitengewoon arm was aan fosfaat. Wij mogen dus wel aannemen, dat de planten in de eenzijdig met fosfaat bemeste kistjes deze meststof in hoofdzaak onttrokken hebben aan de laag, die met fosfaat was bemest. Er werd berekend, hoeveel fosforzuur er per gram wortels uit de P-helften was opgenomen. Dit geschiedde, door de totale hoeveelheid opgenomen fosfaat bij de O/P-planten te deelen door het gewicht der wortels in de P-helft, terwijl bij de P/P-planten de geabsorbeerde hoeveelheid fosfaat door het totale wortelgewicht werd gedeeld. De voornaamste resultaten van dit onderzoek zijn samengevat in tabel 17.

Beschouwt men in tabel 17 allereerst de getallen der 4de kolom, waarin de hoeveelheid opgenomen fosfaat is opgegeven, dan ziet men, dat de fosfaatonttrekking geleidelijk toeneemt, naarmate de planten over meer fosfaat konden beschikken. Wanneer men nu in dezelfde kolom de fosfaatopname van object 0,1/0,1 met die van 0/0,1, 0,2/0,2 met die van 0/0,2, 0,4/0,4 met die van 0/0,4 en van 0,8/0,8 met die van 0/0,8 vergelijkt, dan blijkt, dat er over de geheele linie aan de P/P-bakjes meer fosfaat is onttrokken dan aan de daarmee overeenkomende O/P-bakjes. Daar bij de P/P-planten blijkens

TABEL 17

Invloed van de hoeveelheid fosfaat en van de verdeeling van het fosfaat in den grond op de wortel- en spruitontwikkeling van haverplanten en op de fosfaatopname van dit gewas

P_2O_5-bemesting links en rechts in g per kg drogen grond	Drooggewicht der spruiten in g (10 planten)	Drooggewicht der wortels in g (10 planten)	Hoeveelheid opgenomen P_2O_5 in mg (10 planten)	mg P_2O_5 opgenomen per g wortels uit de met P bemeste lagen
1	2	3	4	5
0/0	3,5	0,87	10	—
0/0,1	44,8	1,13 + 2,69	155	58
0,1/0,1	67,7	5,85	216	37
0/0,2	77,8	3,18 + 4,07	261	64
0,2/0,2	84,7	7,43	315	42
0/0,4	90,9	3,51 + 4,12	395	96
0,4/0,4	82,1	7,65	568	74
0/0,8	94,3	4,64 + 3,56	630	177
0,8/0,8	74,0	9,78	1035	106

de getallen van kolom 3 meer wortels aan de fosfaatopname hebben deelgenomen dan bij de overeenkomstige O/P-planten, volgt hieruit, dat de planten er voordeel van hebben gehad, dat in de P/P-kistjes meer wortels met het fosfaat in aanraking zijn geweest, hetgeen in overeenstemming is met het resultaat, dat door GILE en CARRERO met de boven beschreven watercultuurproef werd verkregen (blz. 142). De 5de kolom, waarin de P_2O_5-onttrekking is opgegeven per gram wortels, voor zoover de wortels in P-lagen tot ontwikkeling zijn gekomen, doet ons zien, dat er door de O/P-planten, waarvan slechts een deel der wortels over het fosfaat kon beschikken, per gram wortels meer P_2O_5 is opgenomen dan door de planten der overeenkomstige P/P-combinaties (vgl. daartoe in kolom 5 de getallen van 0/0,1 met die van 0,1/0,1, die van 0/0,2 met de getallen van 0,2/0,2, enz.). Er is dus in de eenzijdig bemeste kistjes (O/P) een zekere compensatie in de P-opname tot stand gekomen. Deze compensatie is echter niet volledig, zooals blijkt, wanneer men in kolom 4 de onttrekkingscijfers van 0,1/0,1 met die van 0/0,1, die van 0,2/0,2 met die van 0/0,2, enz. vergelijkt. Ook dit resultaat stemt met dat van GILE en CARRERO overeen. Vergelijkt men ten slotte in kolom 2 de spruitgewichten van de O/P-objecten met die der overeenkomstige P/P-objecten (dus 0/0,1 met 0,1/0,1, 0/0,2 met 0,2/0,2, enz.), dan ziet men, dat het spruitgewicht van 0,1/0,1 veel grooter is dan dat van 0/0,1, maar dat het gewichtsverschil tusschen 0,2/0,2 en 0/0,2 geringer is. Bij de

zwaardere bemestingen (0,4 en 0,8 g per kg grond) hebben de P/P-objecten zelfs lagere opbrengsten gegeven dan de overeenkomstige O/P-objecten. Wordt dus aan alle wortels fosfaat verstrekt, dan komt er steeds een grootere fosfaatopname tot stand dan wanneer slechts een deel der wortels over het fosfaat kan beschikken. Hiermee gaat bij de lagere mestgiften een duidelijke opbrengststijging gepaard, die afneemt, hoe dichter men met de bemesting bij het optimum komt. In het onderhavige geval neemt de opbrengst der P/P-objecten zelfs af, wanneer de fosfaatgift boven een bedrag van ongeveer 0,3 g stijgt. De planten der objecten 0,4/0,4 en 0,8/0,8 bleven niet alleen in groei achter vergeleken bij 0/0,4 en 0/0,8, doch ze vertoonden ook een bleeke kleur, die aan stikstofgebrek deed denken. Bij herhaling van de proef bleek inderdaad, dat de 0,4/0,4- en de 0,8/0,8-planten in vergelijking met de buitengewoon groote fosfaatopname onvoldoende stikstof hadden opgenomen. Het hooge fosfaatgehalte in den grond had bij deze objecten de stikstofopname geremd. Deze storing in het fosfaat-stikstof-evenwicht bleef bij de planten der 0/0,4- en 0/0,8-objecten achterwege, doordat de wortels voldoende stikstof uit de fosfaatarme 0-helft konden opnemen. In den vollen grond is de fosfaatmest in hoofdzaak in de bovenste grondlaag opgehoopt, terwijl een niet gering aantal wortels in den fosfaatarmen ondergrond doordringt, waar zij in de stikstofopname niet worden belemmerd. In de practijk komt de situatie dus meer overeen met die der O/P-combinatie in tabel 17, zoodat ernstige storingen in de stikstof-fosforzuur-balans daar niet zoo spoedig te verwachten zijn. Uit het bovenstaande volgt tevens, dat men bij bemestingsproeven in potten tot verschillende uitkomsten kan komen naar gelang van de verdeeling van de mest in den grond (46, 47). Denkt men zich de spruitgewichten der P/P-objecten (tabel 17) graphisch uitgezet tegen de mestgift, dan verkrijgt men een kromme, die een top vertoont bij een bemesting van ongeveer 0,3 g P_2O_5 per kg grond. Doet men hetzelfde voor de opbrengsten der O/P-objecten, dan krijgt men een normale groeikromme, die geen depressie bij de zwaardere bemestingen vertoont.

Het voornaamste resultaat van tabel 17 is, dat de fosfaatopname toeneemt, wanneer in den grond meer wortels met deze meststof in aanraking worden gebracht. Daar dit door Gile en Carrero in waterculturen behalve voor fosforzuur, ook voor stikstof, kali en ijzer is vastgesteld, mag aangenomen worden, dat dit ook in grondculturen voor alle voedingszouten opgaat.

Het zou echter onjuist zijn, wanneer men hieruit concludeerde, dat het aanbeveling verdient, de mest zoo diep en gelijkmatig mogelijk in den grond te verdeelen, ten einde meer wortels daarvan te laten profiteeren. Door deze bewerking wordt nl. de mest in den grond „verdund", hetgeen een geringere zoutopname kan veroorzaken. Men kan dit zien in tabel 17

wanneer men in de 4de kolom de zoutonttrekking van object 0/0,2 met die van 0,1/0,1, die van 0/0,4 met die van 0,2/0,2 en die van 0/0,8 met die van 0,4/0,4 vergelijkt. Men ziet dan, dat de zoutopname en de opbrengst (kolom 2) bij de O/P-objecten over de geheele linie grooter is dan bij de daarmee correspondeerende ½ P/½ P-combinaties, niettegenstaande bij de planten der O/P-objecten minder wortels aan de fosfaatopname hebben deelgenomen. Blijkbaar is de fosfaatconcentratie van het bodemvocht in de P-lagen der O/P-objecten grooter geweest dan bij de ½ P/½ P-objecten en is er in het eerste geval per eenheid van het absorptie-oppervlak der wortels meer fosfaat aan de P-lagen onttrokken dan in het laatste geval.

Daar komt nog bij, dat bij plaatselijke toediening van de mest het wortelnet in de bemeste laag vaak een verdichting ondergaat, doordat er een grooter aantal zijwortels tot ontwikkeling komt. Hierdoor neemt het absorptie-oppervlak van het wortelstelsel in de bemeste laag toe, met het gevolg, dat er meer voedingszouten opgenomen kunnen worden. Dit verschijnsel, dat reeds in 1862 door NOBBE (116) werd vastgesteld en sindsdien herhaaldelijk is waargenomen, ziet men voor haverwortels afgebeeld in fig. 53.

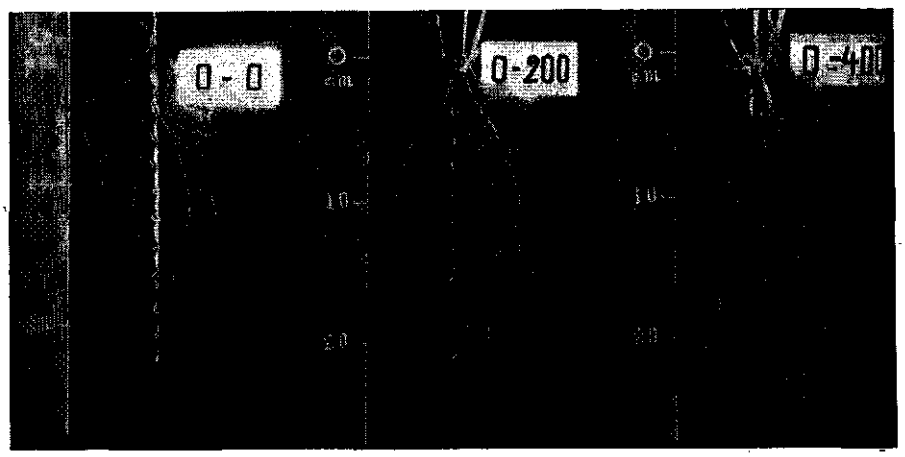

Fig. 53. *Invloed van de verdeeling van het fosfaat op de wortelontwikkeling van haverplanten*
Links = geen fosfaat.
Midden = linkerhelft geen fosfaat, rechts 200 kg P_2O_5 per ha.
Rechts = linkerhelft geen fosfaat, rechts 400 kg P_2O_5 per ha.

De wortels in fig. 53 behooren bij de haverplanten van de proef, die hierboven aan de hand van tabel 17 werd besproken. Bij de planten in den fosfaatarmen grond (O/O) is het wortelstelsel zeer ijl in vergelijking met de planten der objecten 0/0,1 en 0/0,2, die in fig. 53, na omrekening van de bemesting per ha, met de cijfers 0/200 en 0/400 zijn aangeduid. Het fosfaat

heeft dus op de worteldichtheid in haar geheel een gunstigen invloed uitgeoefend. Tusschen de 0-helft en de 0,1(200)-helft der 0/0,1(= 0/200)-combinatie bestaat een groot verschil in worteldichtheid, doordat er in de 0,1-helft (200-helft) meer wortels tot ontwikkeling zijn gekomen. Dit blijkt ook uit het groote gewichtsverschil der wortels in de 0-laag en de 0,1-laag van object 0/0,1 in tabel 17. Het is echter opmerkelijk, dat het wortelnet aan de 0-kant van het 0/0,1-object aanmerkelijk dichter is dan bij de onbemeste cultuur (0/0). Bij 0/400 (= 0/0,2) zijn er in de 0-helft meer wortels aanwezig dan in de 0-laag van 0/200 (= 0/0,1), terwijl het verschil in worteldichtheid tusschen de 0-laag en de 400-laag van het 0/400-object veel geringer is, al kan men duidelijk zien, dat de plant aan de 400-kant meer fijne wortels heeft voortgebracht dan in de 0-laag. Onwillekeurig is men geneigd te denken, dat het fosfaat bij het 0/400-object en in mindere mate bij het 0/200-object zich in horizontale richting naar de 0-helft heeft verplaatst, doch dit bleek bij chemisch onderzoek van den grond niet het geval te zijn. Hieruit volgt dus, dat er ook in de onbemeste laag een intensieve wortelgroei kan plaats vinden, mits er in den grond bemeste lagen voorhanden zijn, waaruit de wortels de benoodigde voedingszouten kunnen opnemen.

Görbing (53) kwam bij een soortgelijke proef tot hetzelfde resultaat. Ook door hem werd bij een plaatselijke bemesting met fosfaat een verschil in beworteling tusschen de bemeste en de onbemeste laag waargenomen. De onbemeste laag was echter, evenals in onze proef, vrij goed doorworteld en wel des te beter, hoe meer fosfaat in de bemeste laag voorhanden was. Vermelding verdient in dit verband een onderzoek van Sokolow, die planten kweekte in potten, waarin de grond in sectoren was verdeeld, die afwisselend met stikstof en fosforzuur waren bemest. Tusschen de sectoren werden geen tusschenschotten aangebracht, zoodat de planten, die in het midden der sectoren stonden, hun wortels naar alle kanten konden uitzenden. Het bleek hem, dat de planten in de P-sectoren een grootere opbrengst gaven dan in de N-sectoren, hetgeen een gevolg bleek te zijn van de omstandigheid, dat de planten in de P-sectoren verscheidene wortels in de N-sectoren hadden uitgezonden, terwijl de planten in de N-lagen met hare wortels minder goed in de P-lagen waren doorgedrongen. Hieruit volgt dus, wat boven (blz. 132) naar aanleiding van een onderzoek van Crist en Weaver reeds werd opgemerkt, dat wortels, die in een stikstofrijke laag tot ontwikkeling komen, niet gemakkelijk in een stikstofarme laag doordringen, terwijl daarentegen planten, die uit een fosfaatrijke laag voldoende P kunnen opnemen, een rijk wortelstelsel in een P-arme laag tot ontwikkeling kunnen brengen. Sokolow komt tot de conclusie, dat het fosfaat zoodanig in den grond moet worden verdeeld, dat de wortels daar spoedig mee in aanraking komen.

In dat geval kunnen de wortels ook in P-arme lagen snel en krachtig tot ontwikkeling komen, waardoor andere voedselbronnen gemakkelijker bereikt kunnen worden.

Niet alleen bij een plaatselijke bemesting met fosfaat doch ook bij een plaatselijke stikstofbemesting, treedt er in de bemeste lagen een rijke wortelvertakking op. Men kan dit zien in fig. 54, waar haverplanten op verschillende

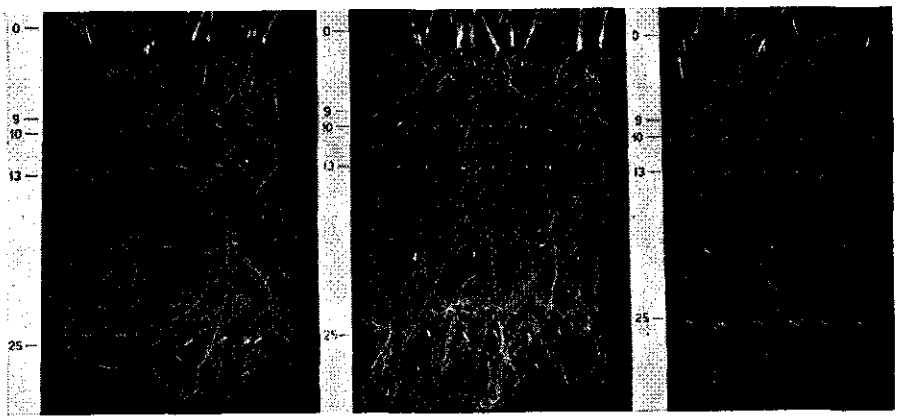

Fig. 54. *Invloed van een plaatselijke stikstofbemesting op het wortelbeeld bij haverplanten*

Links = Stikstof en fosforzuur werden gegeven als diammoniumfosfaat in de laag van 9—10 cm.
Midden = Het fosfaat werd in de laag van 9—10 cm toegediend als dicalciumfosfaat doch de stikstof werd in den vorm van zwavelzure ammoniak over de laag van 0—9 cm verdeeld. In deze laag zijn veel meer zijwortels tot ontwikkeling gekomen dan in de overeenkomstige stikstofarme laag van de linksche figuur.
Rechts werd geen bemesting gegeven.

wijze werden bemest. De planten rechts, die in het geheel geen bemesting ontvingen, geven een mager wortelstelsel te zien. De verdichting van het wortelnet onder de oppervlakte is onder deze omstandigheden een normaal verschijnsel. Bij de planten, die geheel links zijn afgebeeld, werd de stikstof en het fosforzuur in de laag van 9—10 cm geconcentreerd in de vorm van diammoniumfosfaat, terwijl de kali in de laag van 0—9 cm werd toegediend. De middelste planten ontvingen het fosfaat als dicalciumfosfaat in de laag van 9—10 cm. Daarentegen werden de stikstof en de kali over de laag van 0—9 cm verdeeld. Deze planten hebben — in tegenstelling met de links afgebeelde planten — tengevolge van de oppervlakkige stikstofbemesting een groot aantal zijwortels in de laag van 0—9 cm tot ontwikkeling gebracht.

De plaatselijke verdichting van het wortelnet bij locale toediening der mest kan een verklaring geven van de gedeeltelijke compensatie, die de fosfaatopname in de P-lagen der O/P-kistjes volgens tabel 17 (blz. 144)

vertoont. Daar de dichtheidstoename van het wortelstelsel in de P-laag berust op een vermeerdering der zijwortels en deze laatste slechts een klein gewicht vertegenwoordigen, is het begrijpelijk, dat de fosfaatopname per gram wortels zal toenemen. Dit kan echter niet de eenige verklaring zijn van de compensatie, daar deze laatste ook is opgetreden in het gebied der zwaardere bemestingen, waar van een verschil in worteldichtheid tusschen de O-laag en de P-laag nauwelijks sprake was. Het is niet ondenkbaar, dat er ook een „physiologische compensatie" tot stand is gekomen, in dier voege, dat er door de wortels in de P-lagen der O/P-objecten per eenheid van het absorptie-oppervlak meer fosfaat is opgenomen dan door de planten, die in P/P-kistjes werden gekweekt en dus met al hare wortels over fosfaat konden beschikken.

Inderdaad is dit verschijnsel door SABININ aangetoond bij waterculturen van maïs, wanneer slechts enkele wortels met het fosfaat in aanraking werden gebracht. Hetzelfde werd door hem waargenomen bij maïs in den vollen grond, wanneer het fosforzuur plaatselijk werd toegediend. Aan een „morphologische compensatie" kon hierbij niet worden gedacht, daar in de onderzochte gevallen geen verdichting van het wortelnet rondom de mesthaarden werd waargenomen. Het is verder heel goed mogelijk, dat de zoutopname in de bemeste laag nog wordt bevorderd, doordat onder deze omstandigheden een grooter gedeelte van het worteloppervlak aan de absorptie gaat deelnemen. SIERP en BREWIG toonden aan, dat de absorptiezone bij den hoofdwortel van een boon (*Vicia faba*) zich naar de basis toe verlengt, wanneer deze wortel van zijn zijwortels wordt beroofd, zoodat er aan de hoofdwortels hoogere eischen worden gesteld.

Wanneer de mest in horizontale lagen is geconcentreerd, vertoonen de wortels hetzelfde gedrag als boven voor de haverwortels bij localisatie van de mest in verticale lagen werd beschreven. Dit wordt gedemonstreerd in fig. 55, waarin de resultaten zijn weergegeven van een proef met boonen, waarbij secundair calciumfosfaat op verschillende wijzen in den bovengrond werd verdeeld. De planten werden gekweekt in diepe, houten bakken, die voor een deel met grond, anderdeels met zand werden gevuld. De bovengrond (0—20 cm) werd bekalkt tot een pH van 6,7 en van stijgende hoeveelheden fosfaat voorzien, die overeenkwamen met giften van 250, 500 en 1000 kg P_2O_5 per ha. Verder werd aan dezen grond een hoeveelheid stikstof ($NaNo_3$) en kali (patentkali) toegediend, die voor een normale ontwikkeling ruimschoots voldoende was. Terwijl de kali en de stikstof tot een diepte van 20 cm gelijkmatig door den grond werden verdeeld, werd het fosfaat op verschillende wijzen in den grond verdeeld. De ondergrond (beneden 20 cm) bestond uit zand, die weinig voedingszouten, doch voldoende kalk bevatte,

om een dieper indringen der wortels mogelijk te maken. De ondergrond werd aangebracht, om de omstandigheden in de practijk zooveel mogelijk te benaderen. Aan één der objecten werd in het geheel geen fosfaat toegediend. Daar de grond zeer arm was aan fosfaat, ontstond er bij de planten in deze kist een groote achterstand in groei, terwijl duidelijke symptomen van fosfaatgebrek werden waargenomen. De kleinste fosfaatgift (250 kg per ha) werd in één der kisten in de laag van 0—5 cm, in een tweede kist in een laag van 0—10 cm geconcentreerd, terwijl in een derde geval dezelfde hoeveelheid fosfaat tot een diepte van 20 cm gelijkmatig in den grond werd verdeeld. Zooals in fig. 55 te zien is, bedroeg de bemesting resp. 0,4 g P_2O_5 per kg drogen grond in de laag van 0—5 cm, 0,2 g P_2O_5 per kg grond in de laag van 0—10 cm en 0,1 g P_2O_5 per kg grond in de laag van 0—20 cm. Bij bemesting met 500 kg P_2O_5 per ha werd de verdeeling van het fosfaat op dezelfde wijze gevarieerd. Ten slotte werd nog een object toegevoegd met een bemesting van 1000 kg P_2O_5 per ha, die over de laag van 0—20 cm gelijkmatig werd verdeeld.

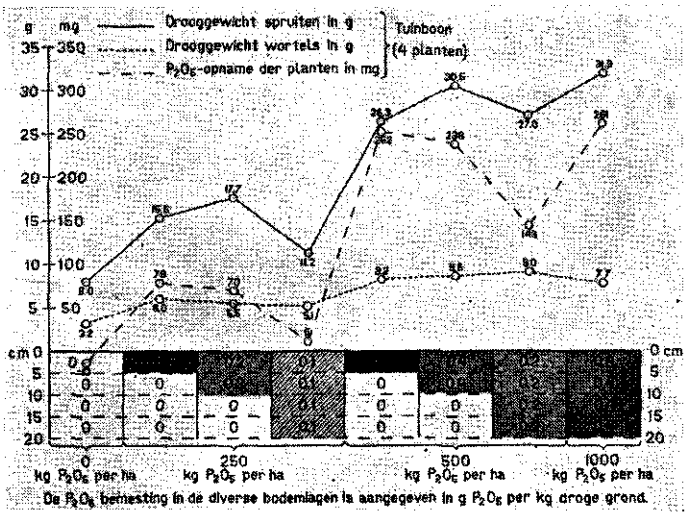

Fig. 55. *Invloed van de verdeeling van het fosfaat in den grond op de spruit- en wortelontwikkeling en de fosfaatopname van Vicia faba*

Bij de oogst, die in het bloeistadium der planten plaats vond, werden de wortels gespoeld en gewogen. De wortels gaven in principe hetzelfde beeld te zien als de haverplanten bij ongelijke verdeeling van het fosfaat in verticale lagen te zien gaven. De boonen, die geen fosfaat ontvingen, hadden slechts weinig wortels gevormd. Waar 0,4 g P_2O_5 per kg grond in de laag van

0—5 cm was opgehoopt, werden veel wortels in deze laag aangetroffen. De laag van 5—20 cm was bij dit object minder dicht doorworteld, doch veel dichter dan bij het onbemeste object. Tamelijk ijl was de beworteling in den bak, die 0,1 g P_2O_5 per kg grond tot een diepte van 20 cm ontving. Soortgelijke verschillen werden ook bij de zwaardere bemestingen waargenomen, doch over het geheel genomen, waren hier meer wortels tot ontwikkeling gekomen.

De grof gestippelde kromme in fig. 55 geeft een beeld van de fosfaatonttrekking. In de planten van het 0-object, die in het geheel geen fosfaat hadden ontvangen, werd minder fosfaat teruggevonden dan er oorspronkelijk in de zaden voorhanden was, zoodat hier een afgifte van fosfaat heeft plaats gevonden. Bij bemesting met 250 kg P_2O_5 per ha is de fosfaatonttrekking het grootst, waar de mest in de laag van 0—5 cm is geconcentreerd. Bij „verdunning" van de mest over een dikkere grondlaag neemt de fosfaatopname af. Zeer gering is de fosfaatonttrekking, waar de mest over het geheele grondvolume (0—20 cm) gelijkmatig is verdeeld, niettegenstaande bij dit object meer wortels over het fosfaat konden beschikken dan bij de objecten, waar dit zout in de laag van 0—5 resp. 0—10 cm was geconcentreerd. Blijkbaar heeft het gehalte aan opneembaar fosforzuur bij dit object tengevolge van de „verdunning" en de vastlegging van het fosfaat een groote daling ondergaan. Veel meer fosfaat is er aan den grond onttrokken, waar de dubbele hoeveelheid fosfaat (500 kg P_2O_5 per ha) werd toegediend, doch ook hier neemt de fosfaatopname af, wanneer de mest over een dikkere laag wordt verdeeld. De grootste fosfaatopname treft men aan bij het object, dat de zwaarste fosfaatgift (1000 kg P_2O_5 per ha) heeft ontvangen.

Ook de spruitgewichten geven in fig. 55 groote verschillen te zien naar gelang van de hoeveelheid en de verdeeling van het fosfaat in den grond. Bepalen wij ons eerst tot de objecten, die met 250 kg P_2O_5 per ha werden bemest, dan treft men het grootste spruitgewicht aan, waar het fosfaat over een laag van 10 cm is verdeeld. Het spruitgewicht is bij concentreering van het fosfaat in de laag 0—5 cm lager, niettegenstaande hier meer fosfaat door de planten is opgenomen. Voor dit verschijnsel, dat zich bij de zwaardere bemesting (500 kg P_2O_5 per ha) herhaalt, heb ik geen verklaring kunnen vinden. De daling van het spruitgewicht bij het object 0,1 (0—20) is echter geheel in overeenstemming met hetgeen de haverplanten in tabel 17 bij „verdunning" van het fosfaat te zien hebben gegeven. Ook bij de zwaardere bemesting (500 kg per ha) vertoont het spruitgewicht een inzinking bij verdeeling van het fosfaat over een bodemlaag van 20 cm, doch deze daling is, in verhouding tot de groote vermindering der fosfaatopname, betrekkelijk gering. Het vermoeden ligt voor de hand, dat bij een nog zwaardere bemesting

de opbrengstdaling bij verdeeling van de mest over een 20 cm dikke laag geheel achterwege zou zijn gebleven.

Tot dusver vergeleken wij de objecten, waarbij dezelfde hoeveelheid fosfaat op verschillende wijzen in den grond is verdeeld. Gaan wij nu in fig. 55 de fosfaatonttrekking na van de planten der objecten 0,4 (0—5), 0,4 (0—10) en 0,4 (0—20), die ongelijke hoeveelheden fosfaat ontvingen, doch waarbij het fosfaatgehalte in de betreffende lagen gelijk was, dan blijkt de onttrekking resp. 79, 252 en 261 mg P_2O_5 te bedragen. Het aantal wortels, dat bij deze objecten met het fosfaat in aanraking was, bleek met de dikte der P-laag gestegen te zijn. Hieruit volgt dus — wat reeds bij de bovenbeschreven haverproef voor fosfaat, alsmede door GILE en CARRERO bij rijst en maïs voor verschillende voedingszouten werd vastgesteld —, dat de fosfaatopname der planten stijgt met het aantal wortels, dat over dit zout kan beschikken. Deze stijging is echter niet evenredig met de toename van de dikte der P-laag en van het aantal wortels, want het verschil in fosfaatonttrekking bedraagt tusschen de objecten 0,4 (0—5) en 0,4 (0—10) niet minder dan 159 mg, terwijl dit verschil tusschen de objecten 0,4 (0—10) en 0,4 (0—20) slechts 23 mg bedraagt. Parallel hiermee neemt het spruitgewicht in het eerste geval veel sterker toe dan in het tweede geval. Hadden wij aan de proef een object toegevoegd met een bemesting van 0,4 g P_2O_5 per kg grond tot een diepte van b.v. 30 of 40 cm, dan is het zeer de vraag of de fosfaatonttrekking, bij 0,4 (0—20) vergeleken, nog wel gestegen zou zijn. Het kan echter ook gebeuren, dat een overmaat aan voedingszouten een grootere zoutopname teweegbrengt dan de planten voor hare ontwikkeling noodig hebben. Zoo bleek mij uit de tabellen in de reeds genoemde publicatie van GILE en CARRERO, dat de stijging, die de zoutopname ondergaat, wanneer meer wortels over de voedingszouten kunnen beschikken, niet altijd met een toename van het gewicht der planten gepaard gaat. Voor den groei der planten maakte het b.v. geen verschil, of alle wortels dan wel het halve aantal wortels over fosforzuur konden beschikken, hoewel de fosfaatopname in het eerste geval aanmerkelijk grooter was. Een ander voorbeeld is het volgende. Kweekt men planten in voedingsoplossingen met stijgende concentratie, dan neemt zoowel de opbrengst als de zoutopname eerst snel, daarna langzamer, met de concentratie toe, tot ten slotte het maximum wordt bereikt. De maximale opbrengst wordt echter in den regel eerder (d. i. bij een lagere concentratie) bereikt dan het maximum der zoutopname, m. a. w. de zoutopname blijft nog toenemen, wanneer de concentratie is overschreden, die voor een maximale opbrengst noodzakelijk is (125, 68). Ook in grond, die overmatig bemest is, vertoonen de planten vaak een grootere zoutopname dan voor den plantengroei feitelijk noodzakelijk is.

In de landbouwliteratuur spreekt men in dat geval van luxe-consumptie. Deze naam is m. i. minder gelukkig gekozen, daar de reserve later door de planten kan worden verbruikt, wanneer zij onder minder gunstige voedingsomstandigheden komen te verkeeren.

Ten slotte vestigen wij nog de aandacht op de kromme der wortelgewichten in fig. 55 (blz. 150). Het totaal-gewicht der wortels neemt met de fosfaatgift toe, doch in veel geringere mate dan het spruitgewicht. Hieruit volgt, dat het spruit-wortel-quotiënt bij stijgende fosfaatbemesting een groote stijging ondergaat. Bij de zwaarste fosfaatgift (1000 kg P_2O_5 per ha) neemt het wortelgewicht echter af, terwijl het spruitgewicht een toename vertoont. Dit verschijnsel herinnert aan de stikstofproef, die in den aanvang van dit hoofdstuk werd besproken en waarbij de zwaarste stikstofgift eveneens een daling van het wortelgewicht en een stijging van het spruitgewicht heeft veroorzaakt (tabel 15, blz. 127).

Vraagt men naar de beteekenis van de bovenvermelde resultaten voor de practijk, dan dient voorop gesteld te worden, dat de mest in den regel over het land wordt uitgestrooid en, voor zoover het bouwland betreft, met eg of cultivator oppervlakkig in den grond wordt gewerkt. TINNEFELD, die de verdeeling van den kunstmest in den grond op bouwland heeft nagegaan, stelde vast, dat bij gebruik van een lichte eg slechts 15 % en bij gebruik van een zware eg niet meer dan 35 % der mestpartikels dieper komt te liggen dan 4 cm. Niet alle meststoffen lossen even gemakkelijk op, terwijl andere, na in oplossing te zijn gegaan, door den grond min of meer worden vastgelegd. Zoo kan het, vooral in een droge periode, vrij lang duren vóór de mest tot de diepere lagen van de bouwvoor doordringt, terwijl de wortels in den regel reeds spoedig een groote diepte weten te bereiken. Dit beteekent, dat slechts een beperkt aantal wortels intensief deelneemt aan opname der voedingszouten.

Wanneer de mest op de gebruikelijke manier wordt uitgestrooid en ingeëgd en zoodoende in de laag van 0—4 cm wordt geconcentreerd, dan kan het gebeuren, dat de planten aan deze laag meer voedingszouten onttrekken dan wanneer de mest gelijkmatig over de geheele bouwvoor is verdeeld. Op grasland is de mest, in het bijzonder kalk en fosforzuur, nog oppervlakkiger gelegen en nog meer geconcentreerd dan op bouwland, waar door de geregelde grondbewerking een deel van de mest min of meer gelijkmatig over de geheele bouwvoor wordt verdeeld. Bekend is, dat bij scheuren van grasland op vroegere heide-ontginningen een groote daling in het P-getal kan optreden, die een gevolg is van de „verdunning" en de vastlegging van het fosfaat. Hoewel tengevolge van deze bewerking de uit te zaaien akkerbouwgewassen met meer wortels aan de fosfaatopname kunnen deelnemen, kan toch niet voldoende in de fosforzuurbehoefte der gewassen worden voorzien, zoodat de praktijk in

zoo'n geval adviseert, den grond met fosforzuur te bemesten. CLEVERINGA (23), die dit geval in een verhandeling over het scheuren van grasland bespreekt, wijst erop, dat de situatie gunstiger is, wanneer het grasland vroeger bouwland is geweest, omdat de grond dan tot op de ploegdiepte een vrij groote hoeveelheid opneembaar fosforzuur kan bevatten. Wordt een dergelijk grasland gescheurd, dan behoeft het P-getal niet te dalen beneden de waarde, die noodig is voor een goede ontwikkeling van het gewas.

Verdeelt men de mest over een grooter volume grond, dan zal men uiteraard slechts dan een opbrengstdaling kunnen verwachten, wanneer de concentratie van het bodemvocht zoo ver daalt, dat er ondanks de grootere, voor de zoutopname beschikbare wortelmassa onvoldoende zouten kunnen worden opgenomen voor een maximale opbrengst van het gewas. Blijft de concentratie van het bodemvocht na verdeeling van de mest over een dikkere bodemlaag boven het vereischte minimum, dan treedt er uiteraard geen opbrengstdaling op. Het maakt dan voor de opbrengst van het gewas weinig verschil, of de mest gelijkmatig door de geheele bouwvoor is verdeeld dan wel of hij meer plaatselijk is opgehoopt. Alleen bestaat er in dat geval bij plaatselijke concentreering van de mest kans op „luxe-consumptie", die in het algemeen minder gewenscht wordt geacht, omdat deze een te geil gewas of een kwaliteitsvermindering van het oogstproduct kan veroorzaken. Luxe-opname kan worden vermeden, door minder mest te geven of door de mest over een grooter volume grond te verdeelen. Is de grond echter arm aan voedingszouten en wordt de mestgift niet te ruim genomen, dan zal men met een concentreering van de mest een grootere opbrengst kunnen verkrijgen dan wanneer de mest diep en regelmatig in den grond wordt gewerkt.

In de landbouwbladen zijn tal van gevallen beschreven, die met de resultaten van het wortelonderzoek in overeenstemming zijn en uit het gedrag der wortels kunnen worden verklaard. Zoo is in de laatste 10 jaren in Amerika een stroom van publicatie's verschenen over den buitengewonen invloed, die de kunstmest op de opbrengst der gewassen uitoefent, wanneer deze mest in strooken of hoopjes aan weerskanten van de zaairijen ongeveer op zaaidiepte of eenige centimeters dieper wordt geconcentreerd. Door talrijke proeven, die in de praktijk met speciaal daarvoor geconstrueerde zaaimachines werden genomen, werd aangetoond, dat op deze wijze bij tal van gewassen, ook bij aardappelen, aanmerkelijk hoogere opbrengsten kunnen worden verkregen dan wanneer de mest op de gewone manier breedwerpig wordt uitgestrooid en ingeëgd. Wij verwijzen hiervoor naar het overzicht, dat door het „Bureau of Soil Science" te Rothamsted (74) en door ROHDE (131) in „Die Ernährung der Pflanze" is gegeven. Om een idee te geven van het effect der rijenbemesting vermelden wij, dat bij mais met een plaatselijke NPK-bemesting een opbrengst-

vermeerdering van 102 % werd verkregen tegen een opbrengststijging van slechts 22 %, wanneer de mest breedwerpig werd uitgestrooid. Het resultaat is echter zeer ongelijk naar gelang van het gewas, de bodemgesteldheid, de ligging van de mest ten opzichte van het zaad en andere factoren. De rijenbemesting levert niet alleen succes op bij mestzouten, die zich moeilijk in den grond verplaatsen of sterk door den grond worden vastgelegd, doch ook bij meststoffen, die gemakkelijker aan uitspoeling onderhevig zijn, daar de uitspoeling wordt tegengegaan, wanneer de mest plaatselijk in hoopjes wordt toegediend. Vermelding verdient nog, dat het gunstige effect der plaatselijke bemesting in vergelijking met een gelijkmatige verdeeling van de mest het grootst bleek te zijn, wanneer de grond een geringe vruchtbaarheid bezat en wanneer niet al te ruim werd bemest. Ook dit resultaat is in overeenstemming met de ervaring, die wij bij het wortelonderzoek hebben opgedaan. Bij toepassing der Amerikaansche methode is een juiste localisatie van de mest ten opzichte van het zaad van zeer groot belang. Kiembeschadiging door een te hooge zoutconcentratie van het bodemvocht in de directe omgeving der zaden moet worden vermeden. De laatste jaren heeft deze methode ook in andere landen, o.a. in Rusland, toepassing gevonden.

In dit verband dienen ook de onderzoekingen van TORSTENSSON en ERIKSSON (156, 157) te worden vermeld, die in Zweden in de z.g. gyttjagronden, die gekenmerkt zijn door een zeer hoog fosfaatvastleggend vermogen, het fosfaat ongelijk verdeelden en den invloed daarvan nagingen op de opbrengst van het gewas (haver). Zij kwamen tot het resultaat, dat bij concentreering van de mest in een 5 cm dikke bodemlaag bij alle mestgiften een aanmerkelijk hoogere opbrengst werd verkregen dan wanneer de super over de geheele bouwvoor (0—20 cm) gelijkmatig werd verdeeld. Verder werd de werking van super in korrelvorm met die in poedervorm vergeleken, waarbij bleek, dat de gekorrelde super hoogere opbrengsten gaf dan wanneer deze mest in poedervorm werd aangewend. Het gunstige effect der superkorrels berust op de hooge fosfaatconcentratie, die in de omgeving der korrels tot stand komt, zoodat hiermede in principe hetzelfde effect wordt verkregen, als wanneer de mest in een dunne bodemlaag werd geconcentreerd. Fijne korrels hadden meer effect dan grove, hetgeen begrijpelijk is, daar er bij gebruik van fijne korrels en bij gelijke bemesting een grootere kans bestaat, dat de wortels in de werkingssfeer der mestkorrels terecht komen. Een rijke wortelvertakking werd door de schrijvers in de fosfaatrijke bodemlagen alsmede in de omgeving der korrels waargenomen. Tot hetzelfde resultaat kwam FRANCK (40) bij proeven met haver en gerst, zoowel in potten als in den vollen grond. RAUTERBERG nam een potproef met haver, om den invloed van de verdeeling van kali en fosforzuur op de opbrengst afzonderlijk na te gaan.

De beide meststoffen werden òf zoo gelijkmatig mogelijk met den grond vermengd òf minder zorgvuldig (min of meer „nesterartig") in den grond verdeeld. De grovere verdeeling veroorzaakte hoogere opbrengsten, hetgeen door den schrijver werd toegeschreven aan de concentratie-stijging en de wortelvertakking in de omgeving der mestpartikels. Daar de beide meststoffen dit verschijnsel vertoonden, kan hieruit worden geconcludeerd, dat de uitkomsten, die door ons bij de wortelproeven met fosforzuur werden verkregen, ook op kali van toepassing zijn. Dit is begrijpelijk, wanneer men bedenkt, dat kalium-ionen door het bodemcomplex worden geadsorbeerd en dat de adsorptie toeneemt, naarmate dit ion in geringere concentratie voorhanden is. Worden kalizouten over een grooter bodemvolume verdeeld, zooals in de proeven van RAUTERBERG bij de gelijkmatige verdeeling van den mest het geval was, dan is er voor de wortels dus minder kalium beschikbaar. In hoeverre nitraten, die niet in den grond worden vastgelegd en dientengevolge gemakkelijker verplaatstbaar zijn, bij plaatselijke concentreering een opbrengstverhooging kunnen teweegbrengen, moet in het midden worden gelaten, daar mij hierover geen speciale onderzoekingen bekend zijn. Daar echter nitraten in den grond, althans in horizontale richting, minder bewegelijk zijn dan veelal gedacht wordt, is te verwachten, dat een plaatselijke nitraatbemesting de stikstofopname en den groei der planten eveneens gunstig zal beinvloeden, zij 't dan vermoedelijk in geringere mate dan bij een plaatselijke bemesting met kali en fosforzuur het geval is.

De voornaamste conclusie, die uit de geciteerde literatuur en uit de resultaten der wortelproeven getrokken kan worden, is deze, dat het voor de gewassen niet alleen niet noodzakelijk maar zelfs niet gewenscht is, dat de mest zoodanig in den grond wordt verdeeld, dat alle wortels daarover kunnen beschikken. De mest zou daardoor dermate worden „verdund", dat de wortels niet over voldoende voedingszouten kunnen beschikken. Bij normale mestgiften kan er reeds een achterstand in groei ontstaan, wanneer de mest gelijkmatig door de geheele bouwvoor wordt verdeeld, niet alleen doordat de zoutconcentratie van het bodemvocht hierdoor daalt, maar ook, doordat de meeste mestzouten dan in meerdere of mindere mate door den grond worden vastgelegd en daardoor minder opneembaar worden voor de plantenwortels. Om bij een gelijkmatige verdeeling van den mest door de geheele bouwvoor een maximaal effect te bereiken, zou de mestgift verhoogd moeten worden. Men kan hetzelfde effect echter op een goedkoopere manier bereiken, door de mest meer plaatselijk in den grond te concentreeren, hetzij door deze op korten afstand der plantrijen in kuiltjes toe te dienen dan wel door de mest in een dunne horizontale bodemlaag gelijkmatig te verdeelen.

Bij de in de praktijk gebruikelijke bemestingsmethode wordt aan deze

voorwaarde min of meer voldaan. De mest wordt op het land uitgestrooid en oppervlakkig in den grond gewerkt, terwijl het indringen van de mest op grasland aan den regen wordt overgelaten, hetgeen tengevolge heeft, dat de mest op grasland en in mindere mate ook op bouwland in hoofdzaak in de laag van 0 tot circa 5 cm wordt geconcentreerd. Hoewel op deze wijze, dank zij de hoogere concentratie der voedingszouten, bevredigende opbrengsten kunnen worden verkregen, is aan deze wijze van bemesten het bezwaar verbonden, dat de zoutopname in tijden van droogte door gebrek aan water kan worden geremd. Het gewas behoeft dan echter nog niet aan watergebrek te gaan lijden, daar het watertekort door de dieper gaande wortels uit den ondergrond min of meer kan worden aangevuld, waarmee de zoutopname evenwel niet gebaat is. Op oud grasland, waar de wortels overwegend in de zodelaag (0—5 cm) zijn geconcentreerd, zal het gewas bij uitdroging van deze laag zoowel met water- als met voedselgebrek te kampen hebben. Het gevaar voor uitdroging van de bovenste bodemlaag is uiteraard het grootst in streken met geringen regenval en wel vooral op lichte, humusarme gronden. Onder deze omstandigheden is het op bouwland gewenscht, den mest dieper in den grond te brengen en het humusgehalte door organische bemesting te verhoogen. Doch ook in ons klimaat met zijn sterk wisselenden en onregelmatigen regenval verdient deze bewerking nadere overweging. VAN DER PAAUW heeft in den drogen voorzomer van 1938 op een heide-ontginning, die nooit tevoren bemest was, een eenvoudige proef met haver genomen, om het effect van het dieper inwerken van de mest op den groei en de opbrengst der planten na te gaan. Bij dit onderzoek, dat nog niet is gepubliceerd, werd het effect van super en slak vergeleken, wanneer deze meststoffen oppervlakkig in den grond werden geharkt en wanneer zij met de schop in den grond werden gewerkt. Wij volstaan hier slechts met te vermelden, dat met het dieper onderbrengen van de mest aanmerkelijk hoogere opbrengsten aan korrel en stroo werden verkregen. Bij onderzoek van het wortelstelsel bleek, dat de laag van 0—4 cm bij inharken van den mest dichter doorworteld was dan bij inspitten. In het laatste geval waren de wortels meer naar de diepte verplaatst, waardoor de zoutopname werd begunstigd.

Ook door andere onderzoekers is dit probleem ter hand genomen. HOPPER vond, dat bij onderbrengen van de mest (NPK) met de eg bij gerst een opbrengstvermeerdering van slechts 2 % werd verkregen tegen een opbrengststijging van 35 %, wanneer de mest werd ingeploegd. FRANCK (40), die super op verschillende fosfaatbehoeftige gronden oppervlakkig en dieper inegde, verkreeg in beide gevallen een duidelijke opbrengstvermeerdering doch deze was bij diep ineggen gemiddeld 75 % grooter dan wanneer het fosfaat oppervlakkig werd ingeëgd.

Een ander nadeel van een al te oppervlakkige ligging van de mest is, dat er heel vaak in de bovenste 2 à 3 cm van den grond zoo goed als geen wortels tot ontwikkeling komen. Dit houdt verband met de diepteligging van het zaad maar kan ook veroorzaakt zijn door de uitdroging, waaraan de bovenlaag van den grond is blootgesteld. Daar zich juist in deze laag de meeste mest bevindt, blijft een groot gedeelte daarvan ongebruikt liggen. Ook om dezen reden verdient het aanbeveling den mest dieper in den grond te brengen dan veelal gebruikelijk is.

Een te diep onderbrengen van de mest kan echter schadelijk zijn. Boven werd reeds de opmerking gemaakt, dat de planten spoedig een achterstand in groei vertoonen, wanneer het fosfaat dieper dan 20 cm is gelegen. Deze achterstand kan niet worden ingehaald, tenzij er in den ondergrond veel fosfaat voor de planten beschikbaar is, hetgeen onder praktijkomstandigheden slechts zelden het geval is. TORSTENSSON en ERIKSSON (156), die dezelfde ervaring hebben opgedaan, schrijven dit verschijnsel hieraan toe, dat het fosforzuur, wanneer het te diep in den grond is gelocaliseerd, reeds grootendeels door den grond is vastgelegd, wanneer het door de wortels wordt bereikt. In elk geval staat het vast, dat het gewas er nadeel van ondervindt, wanneer de wortels het fosfaat niet snel genoeg kunnen bereiken. Dit geldt evenzeer voor de andere mestzouten, zij 't dan misschien in mindere mate. Ook met deze omstandigheid dient bij de bemesting rekening te worden gehouden.

In den grond is de mest in den regel ook in horizontale richting ongelijk verdeeld en zoo kan het gebeuren, dat de wortels der zaailingen niet snel genoeg over de benoodigde voedingszouten kunnen beschikken. Ten onrechte wordt wel de meening uitgesproken, dat de verdeeling van den mest in den grond een zaak van ondergeschikt belang is, omdat de wortels toch wel in staat zouden zijn, den mest op te zoeken. In de landbouwliteratuur wordt aan de wortels somtijds een soort van instinct toegeschreven, dat hen in staat zou stellen ook de moeilijk oplosbare meststoffen op het spoor te komen, wanneer deze wat ver van de planten verwijderd zijn.

Wanneer een wortel zich richt naar een plaats, waar bepaalde mestzouten zijn opgehoopt of wanneer hij zich — wat ook kan voorkomen — van deze plaats afwendt, dan hebben wij hier in werkelijkheid met een reactie op chemische prikkels te maken, die optreedt, wanneer de concentratie van het bodemvocht aan weerszijden van den worteltop ongelijk is. Ten gevolge daarvan groeit de wortel aan de eene kant van de strekkingszone sterker dan aan de andere kant, waardoor een kromming tot stand komt, die positief of negatief kan zijn al naar gelang de wortel naar de mest toegroeit of zich daarvan afwendt. Dergelijke chemotropische krommingen kunnen b.v. optreden, wanneer een wortel terecht komt in het diffusieveld van een hoopje mest,

dat bezig is in oplossing te gaan. Is de mest weinig oplosbaar en verplaatst hij zich slechts langzaam door den grond, dan zullen er geen chemotropische krommingen van beteekenis bij de wortels optreden. Inderdaad bewegen de mestzouten, zelfs de gemakkelijk oplosbare nitraten, zich in horizontale richting veel langzamer door den grond dan wel eens gedacht wordt. Van chemotropie is dan ook in den regel nauwelijks sprake, zoodat er een groote kans bestaat, dat de mest onvoldoende door de plant zal worden benut, wanneer hij ongelijkmatig in den grond is verdeeld.

Naast de kalk zijn het vooral de fosforzure meststoffen, die zich in den grond zeer langzaam verplaatsen, hetgeen door een chemisch onderzoek van den grond kan worden vastgesteld doch ook afgeleid kan worden uit het gedrag der wortels, wanneer de mest op een zekeren afstand van de planten plaatselijk in den grond is opgehoopt. Dit wordt verduidelijkt door fig. 56, waarin de wortels van bijna volwassen haverplanten zijn afgebeeld, die in houten bakken van 1 m diepte zijn gekweekt (46). In de bakken A t/m E zijn twee vertikale, aan elkaar grenzende grondlagen aanwezig, die niet door een tusschenschot van elkaar zijn gescheiden, t.w. een betrekkelijk smalle laag, die vooraf tot den bodem toe met secundair calciumfosfaat (0,2 g P_2O_5 per kg drogen grond) is bemest, en een breede laag, die geen fosfaat heeft ontvangen en waarin nagenoeg geen fosfaat voor de planten beschikbaar is. In bak F is de situatie eenigszins anders, doordat hier een vertikale fosfaatarme middenlaag aan weerskanten door een smalle fosfaatrijke laag wordt begrensd. De andere mestzouten alsmede de kalk werden in alle kisten aan beide lagen in voldoende hoeveelheid toegediend. In bak A zijn de planten midden in de fosforzuurrijke laag en in bak B op de grens van de fosfaatrijke en de fosfaatarme laag tot ontwikkeling gekomen, terwijl de planten in de bakken C, D, E en F resp. 10, 20, 30 en wederom 20 cm van de fosfaatlaag zijn verwijderd.

De wortelbeelden laten de volgende bijzonderheden zien. In de bakken A, B en C is de P-laag veel dichter doorworteld dan de P-arme laag. Dit is een algemeen verschijnsel, dat reeds eerder werd besproken. In bak D, waar het fosfaat 20 cm van het hart der plant is verwijderd, zijn slechts twee wortels erin geslaagd het fosfaat te bereiken, doordat het meerendeel der wortels in den grond min of meer naar rechts is afgeweken. Een dergelijke afwijking in de groeirichting der wortels ziet men ook in bak E, waar de planten 30 cm van het fosfaat waren verwijderd en waar geen enkele wortel met het fosfaat in aanraking is geweest. Het regenwater was voor een groot deel langs de wanden der bakken omlaag gezakt, waardoor de grond aan weerskanten van het profiel veelal vochtiger was dan in het midden. In hoofdstuk II werd reeds betoogd, dat het afbuigen van de wortels naar rechts in de bakken D en E

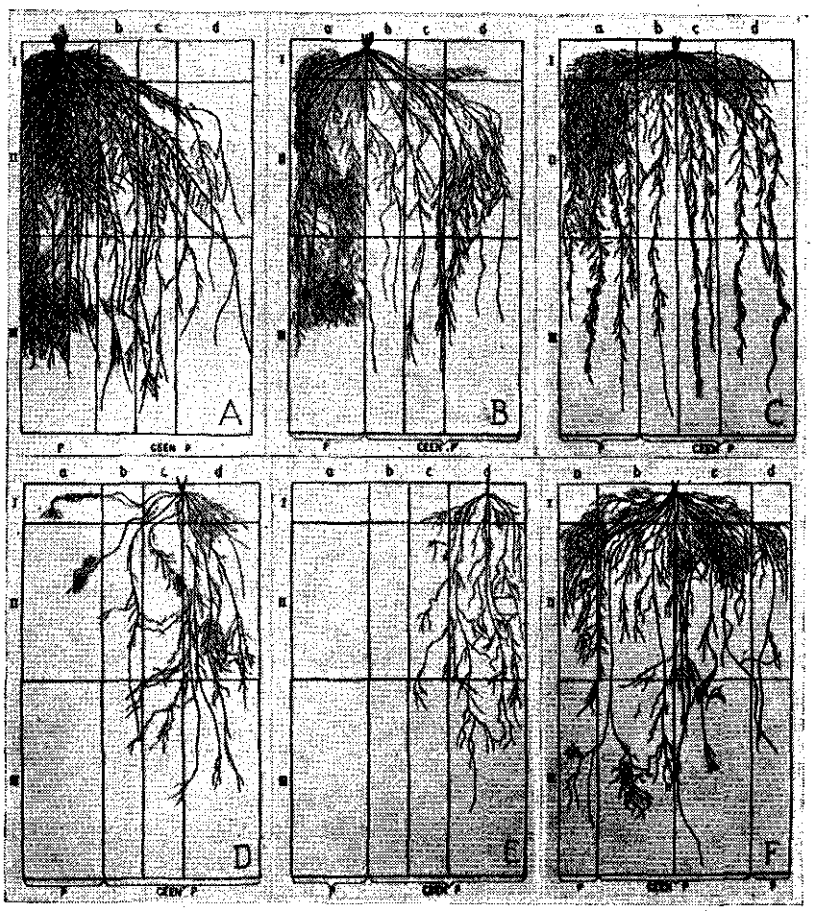

Fig. 56. *Invloed van een locale toediening van fosfaat op de wortelontwikkeling van haverplanten*

Het fosfaat werd in vertikale lagen gegeven tot een diepte van 1 m. Ten opzichte van de fosfaatlagen nemen de planten een verschillende plaats in. Bij A staat de plant in de fosfaatlaag, bij B op de grens van de fosfaatrijke en de fosfaatarme laag, bij C t/m F in de fosfaatarme laag doch op verschillende afstanden van de fosfaatlaag. Zie verder de tekst.

naar alle waarschijnlijkheid aan de ongelijke vochtverdeeling toegeschreven zal moeten worden. Hiervoor pleit, dat het wortelstelsel van de plant in bak F een symmetrisch beeld vertoont. De wortels hebben in deze bak het fosfaat eerder bereikt dan in bak D, alhoewel de planten in beide bakken even ver van het fosfaat waren verwijderd.

Bij nadere beschouwing van de wortelstelsels in fig. 56 valt het op, dat chemotropische krommingen onder invloed van het plaatselijk toegediende fosfaat nergens zijn opgetreden. De groeirichting der wortels wordt hier

uitsluitend door de zwaartekracht, de vochtverdeeling en wellicht ook door de verdeeling van de zuurstof in den grond bepaald. Zoo ziet men in bak D een wortel, die op een afstand van circa 6 cm van de fosfaatrijke laag omlaag is gegroeid zonder naar deze laag te zijn afgeweken. Wijst dit reeds op een geringe verplaatsing van het fostaat in horizontale richting, nog duidelijker wordt dit bewezen door het feit, dat de twee wortels, die in bak D de fosfaatrijke laag hebben bereikt, zich in deze laag op de grens af zijn gaan vertakken.

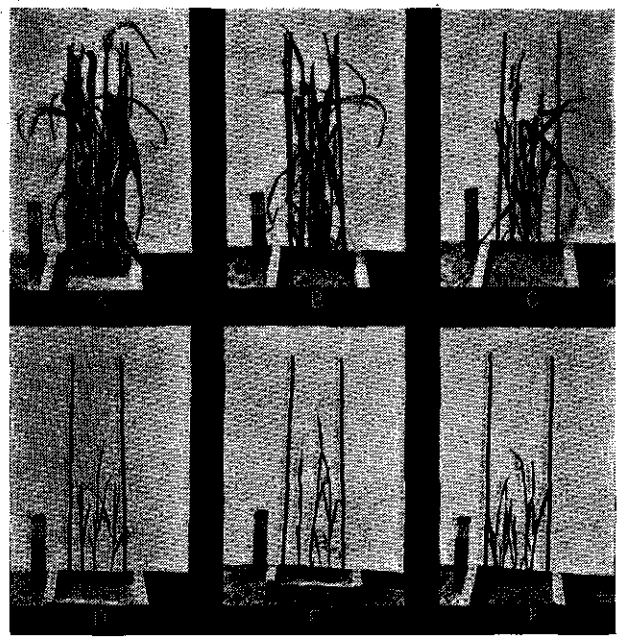

Fig. 57. *Haverplanten, die op ongelijke afstanden stonden van de fosfaatrijke laag*

De planten behooren bij de wortels in fig. 56. Bij A staan de planten in de fosfaatlaag, bij B op de grens van deze laag; bij C, D, E en F zijn de planten resp. 10, 20, 30 en 20 cm van het fosfaat verwijderd.

Daar het voor een goede ontwikkeling van het gewas noodzakelijk is, dat de wortels reeds in het eerste ontwikkelingsstadium der planten over de diverse voedingszouten kunnen beschikken, is een goede localisatie van den mest in den grond van het grootste belang. Dat dit in het bijzonder voor de moeilijk verplaatsbare fosforzure meststoffen geldt, blijkt heel duidelijk uit de groote groeiverschillen der haverplanten in fig. 57, die behooren bij de wortels in fig. 56. Tengevolge van fosforzuurgebrek is in de bakken C, D en F een achterstand in groei ontstaan, die niet werd ingehaald, nadat de wortels het fosfaat hadden bereikt. De planten in de bakken D en F zijn pas met het

fosfaat in aanraking gekomen, toen de planten reeds bezig waren door te schieten. In dit ver gevorderde ontwikkelingsstadium trad er bij de planten van F en eenige weken later ook bij die van D een zijstoel op met opvallend breede bladen, terwijl er bij E, waar geen enkele wortel het fosfaat heeft bereikt, in het geheel geen uitstoeling is opgetreden. Dat de planten van A grooter zijn dan van B en C, vindt zijn oorzaak in het feit, dat bij de laatstgenoemde planten niet genoeg wortels aan de fosfaatopname konden deelnemen. Dit werd boven reeds uitvoerig besproken (zie pag. 141 e.v.).

Soortgelijke proeven werden met andere gewassen genomen, waarbij in de localisatie van het fosfaat allerlei variaties werden aangebracht. In principe leidden al deze proeven tot hetzelfde resultaat. Zoo werd b.v. bij mosterd reeds een achterstand in groei waargenomen, wanneer de planten 6 cm van het fosfaat waren verwijderd. De uitkomsten van deze proef, die in fig. 58 schematisch zijn voorgesteld, vereischen eenige toelichting.

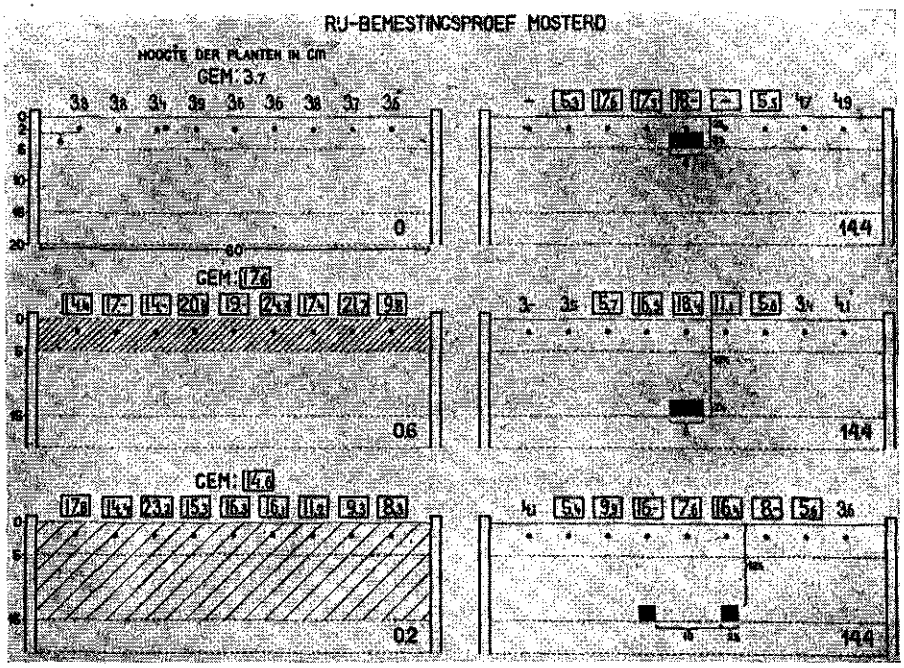

Fig. 58. *Het belang van een goede localisatie van de mest voor de ontwikkeling der gewassen (mosterd).* Zie de betreffende tekst.

De mosterdzaden, die in een 6-tal vakken op een diepte van 2 cm op onderlinge afstanden van 6 cm zijn gepoot, zijn in de figuur door stippen aangegeven. De bodemlagen, die van fosfaat (sec. Ca-fosfaat) werden voorzien,

zijn gearceerd aangegeven en wel zoodanig, dat de hoeveelheid fosfaat per volume-eenheid grond uit den graad der arceering kan worden afgelezen. Bovendien is de hoeveelheid fosfaat in g P_2O_5 per kg droge grond in de betreffende vakken rechts onder opgegeven. Het vak links boven ontving geen fosfaat doch overigens werd aan alle vakken in totaal dezelfde hoeveelheid fosfaat toegediend, die overeenkomt met een bemesting van 400 kg per ha. In de drie vakken rechts is het fosfaat in kleine blokjes grond geconcentreerd (14,4 g P_2O_5 per kg grond). Boven elk vak is de lengte der planten in centimeters opgegeven, toen deze ongeveer $^1/_3$ van de maximale ontwikkeling hadden bereikt. De planten, die geen fosforzuur tot hare beschikking hebben gehad, vertoonden een zeer grooten achterstand in groei, terwijl de bladen een violette, min of meer bronsachtige verkleuring vertoonden, die bij dit gewas karakteristiek is voor fosforzuurgebrek. Dit was bij alle planten het geval, die in het vak tot ontwikkeling waren gekomen, dat niet met fosfaat was bemest (links boven). Ook in de drie rechts afgebeelde vakken kwamen enkele planten voor, die zich door hun geringe groei en den bronskleur der bladen van de overige onderscheidden. Bij de planten, die in meer of mindere mate wel van het fosfaat hadden geprofiteerd, is het getal, dat de lengte der planten weergeeft, omlijst, zoodat onmiddellijk te zien is, welke planten niet en welke wel met het fosfaat in aanraking zijn geweest. De andere mestzouten werden in voldoende hoeveelheid gegeven en tot een diepte van 15 cm gelijkmatig in den grond verdeeld.

In het vak, waar het fosfaat in de laag van 0—5 cm is geconcentreerd, is de gemiddelde lengte der planten (17,6 cm) grooter dan in het links onder afgebeelde vak, waar dezelfde hoeveelheid fosfaat over een drie maal zoo dikke laag werd verdeeld (gem. lengte 14,6 cm). In het laatste geval heeft de verdunning en de daarmee gepaard gaande vastlegging van het fosfaat een ongunstigen invloed op de ontwikkeling der planten uitgeoefend; een verschijnsel, dat boven reeds uitvoerig werd besproken. Wanneer men nu de lengten der planten in de drie rechter vakken vergelijkt, dan valt het op, dat de planten des te korter zijn, hoe verder ze van het fosfaat waren verwijderd. Reeds op een afstand van 6 cm is een zekere achterstand merkbaar, terwijl de planten, die 18 à 24 cm van het fosfaat waren verwijderd, het fosfaat niet hadden bereikt.

Bij het wortelonderzoek bleek, dat vooral die planten van het fosfaat hadden geprofiteerd, wier hoofdwortels rechtstreeks met het fosfaat in aanraking kwamen of langs het fosfaatblokje omlaag waren gegroeid. In de werkingssfeer van het fosfaatblokje was een groot aantal zijwortels tot ontwikkeling gekomen, die zich 3- tot 4-voudig hadden vertakt en een kluwen van fijne wortels in de smalle diffusiezone van het fosfaat hadden doen ontstaan.

Bij deze planten was ook in de fosfaatarme bodemlagen een rijkere wortelontwikkeling tot stand gekomen dan bij de planten, die verder van het fosfaat waren verwijderd. De hoofdwortels, die bij hun groei op een fosfaatblokje waren gestuit, waren er dwars doorheen gegroeid doch ook wel negatief chemotropisch afgebogen om daarna langs het fosfaathoopje hun weg te vervolgen. Bij de planten, die 6 cm of meer van het fosfaat verwijderd waren, werd geen enkel geval van chemotropie noch bij de hoofdwortels noch bij de zijwortels waargenomen. Alleen in het diffusiegebied der fosfaathoopjes werden bij de fijnere wortels eenige gevallen van positieve chemotropie genoteerd. De planten, die het fosfaat niet hadden bereikt, bezaten slechts dunne wortels, die met betrekkelijk korte zijwortels waren bezet. Doordat deze planten niet tijdig met den mest in aanraking konden komen, waren de zijwortels in groei achtergebleven en kon het fosfaat ook in een latere periode niet worden bereikt.

Mosterd en de meeste andere tweezaadlobbige gewassen komen met onze gewone graangewassen hierin overeen, dat zij hun wortels den eersten tijd grootendeels vertikaal omlaag zenden. De horizontale uitbreiding der wortelstelsels, die bij de graangewassen op de vorming der kroonwortels en bij de tweezaadlobbige planten op de ontwikkeling der zijwortels berust, hangt voor een groot deel af van de hoeveelheid voedsel, waarover de kiemwortels resp. de hoofdwortel en hun zijwortels in de eerste ontwikkelingsperiode kunnen beschikken.

Mais en aardappelen breiden, zooals in Hoofdstuk I werd meegedeeld, hun wortelstelsels aanvankelijk meer in horizontale richting uit, terwijl de wortels pas later een grootere diepte bereiken. Het is te verwachten, dat deze gewassen minder gevoelig zijn voor een ongunstige verdeeling van den mest in de bouwvoor dan de meeste andere gewassen, die hun wortels den eersten tijd meer in de diepte uitzenden. Om dit na te gaan, werd een vergelijkende proef genomen met gerst en aardappelen, waarbij het fosfaat op een afstand van 10 cm tot de planten op een diepte van 7 cm werd gelocaliseerd, door met een pootstok een kuiltje te maken, den mest hierin te brengen en het pootgat daarna met grond te vullen. Ter vergelijking werd de mest bij andere planten gelijkmatig door den grond verdeeld. Bij deze proef bleek, dat de aardappelen bij locale toediening van den mest zich minstens even goed ontwikkelden als bij de gelijkmatige verdeeling van den mest, terwijl de gerstplanten reeds spoedig een grooten achterstand vertoonden, die naderhand niet meer werd ingehaald. Bij het wortelonderzoek werd waargenomen dat zoowel bij aardappelen als bij gerst een beperkt aantal wortels en zijwortels met de mest in aanraking was gekomen, doch dit was bij gerst te laat geschied. De aardappelen daarentegen hadden het fosfaat met de eerstgevormde wortels

spoedig bereikt, waardoor een zelfde effect werd verkregen als bij gelijkmatig inbrengen van den mest in den grond. Ook het succes van de in Amerika beproefde bemesting in de zaairijen wordt voor een deel hieraan toegeschreven, dat de wortels reeds in de eerste ontwikkelingsperiode der planten over het plantenvoedsel kunnen beschikken (74).

Daar de wortelproeven door ons meerendeels in bakken en proefbakken werden genomen, rijst de vraag, in hoeverre de resultaten van het onderzoek over de verdeeling der meststoffen in de bouwvoor op de praktijkomstandigheden van toepassing zijn. Hierover zijn proeven genomen door VAN DER PAAUW met aardappelen en haver op zandgrond. De ontwikkeling en de opbrengst dezer gewassen werd nagegaan, wanneer de mest (ASF-korrels 12 × 10 × 18) gelijkmatig werd uitgestrooid en wanneer deze zeer ongelijkmatig werd verdeeld. Bovendien werd nog een veldje aangelegd, waarbij de stikstof, kali en fosforzuur afzonderlijk en zeer ongelijkmatig werden uitgestrooid. Bij haver werd op de onregelmatig bemeste veldjes een achterstand in groei waargenomen vergeleken bij de veldjes waarop de mest gelijkmatig was uitgestrooid. Het duurde vrij lang, vóór er bij dit gewas kentèekenen waren, dat een afstand van circa 8 cm door de wortels was overbrugd. VAN DER PAAUW kwam tot de conclusie, dat een „horizontale afstand van 25 cm vermoedelijk te groot was om zelfs tegen het einde van de ontwikkeling overbrugd te worden", hetgeen in overeenstemming is met onze ervaring, dat haver, die op de gebruikelijke wijze in rijen wordt uitgezaaid, haar wortelstelsel hoogstens 25 à 30 cm in horizontale richting uitbreidt. Ten slotte werd dan ook bij haver op de ongelijkmatig bemeste veldjes een lagere opbrengst verkregen, terwijl de stand van het gewas zeer onregelmatig was in vergelijking met de veldjes, waarop de mest regelmatig was uitgestrooid. Van de aardappelen wordt vermeld, dat zij in den aanvang hinder van een onregelmatige mestverdeeling ondervonden maar dat de achterstand naderhand geheel werd ingehaald. De planten ondervonden er zelfs geen nadeel van, wanneer de mest 50 cm van de plant was verwijderd. Ook dit resultaat kan uit de in Hoofdstuk I beschreven wortelontwikkeling der aardappelplanten geheel worden verklaard.

Op het proefveld, waar deze proef werd genomen, bleek de grond slechts een geringe behoefte aan kali en fosforzuur te bezitten doch sterk op een stikstofbemesting te reageeren. Dit beteekent, dat de door VAN DER PAAUW bij haver waargenomen groeiverschillen in hoofdzaak op het verschil in de verdeeling der stikstof berusten. De stikstof was in de gebruikte ASF-korrels in den vorm van ammoniumsulfaat, mono- en di-ammoniumfosfaat voorhanden. Men vraagt zich onwillekeurig af, of het zelfde resultaat verkregen zou zijn, wanneer inplaats van ammoniumzouten nitraten waren aangewend, daar het te verwachten is, dat deze zich gemakkelijker in den grond ver-

plaatsen. Een wortelproef met gerst in zandgrond, waarin chilisalpeter op een afstand van 8 cm tot de plant plaatselijk werd toegediend, gaf me echter de overtuiging, dat nitraatstikstof zich in horizontale richting slechts langzaam door den grond beweegt. Het wortelbeeld maakte in groote trekken een normalen indruk. Alleen de jongere kroonwortels, die tegen het begin van het schieten, circa twee maanden na het begin van de proef, gevormd werden, richten zich naar de plaats, waar het nitraat was opgehoopt. Op grond van deze chemotropische kromming kon worden vermoed, dat het nitraat pas tegen het doorschieten van de gerst tot het hart der planten (d.i. over een afstand van 8 cm) was doorgedrongen. Ook in de literatuur vindt men opgaven, die wijzen op een geringe diffusie van nitraatstikstof in horizontale richting, o.a. bij JAMISON, die bij een vergelijkend onderzoek over het effect van verschillende bemestingsmethoden bij diverse soorten van groente vond, dat het nitraat zich bij een plaatselijke toediening van deze meststof, gedurende de vegetatieperiode minder dan 5 cm in zijdelingsche richting had verplaatst. In vertikale richting was de verplaatsing veel grooter en in hooge mate afhankelijk van den regenval. Trouwens het feit, dat op proefvelden met nitraatbemesting de groeiverschillen van het gewas tusschen de stikstofrijke en stikstofarme veldjes langen tijd gehandhaafd blijven, wijst reeds op een geringe diffusie van het nitraat in horizontale richting. Het is dus wel toelaatbaar, te veronderstellen, dat de resultaten, die door ons bij wortelproeven over de verdeeling van het fosfaat in den grond werden verkregen, in groote trekken ook op stikstof en stellig ook op kali van toepassing zijn.

De resultaten zijn dus in het kort de volgende. Het is gewenscht, dat de mest zoodanig in den grond wordt verdeeld, dat de planten er met hare wortels reeds in de eerste ontwikkelingsperiode over kunnen beschikken. Bij aardappelen, die hun wortels in den aanvang hoofdzakelijk in laterale richting uitzenden, is de verdeeling van de mest van minder belang, omdat deze in het algemeen snel genoeg door de wortels zal worden bereikt. Bij de meeste andere gewassen is de verdeeling van de mest van grooter beteekenis, daar er in verband met de geringe verplaatsbaarheid der meststoffen in horizontale richting geen chemotropische wortelkrommingen van eenige beteekenis tot stand komen. Wil men de mest plaatselijk geven, b.v. in kuiltjes naast de plantrijen, dan zal de afstand tusschen de mest en het zaad gering moeten zijn doch niet zóó gering, dat de kieming der zaden door een te hooge zoutconcentratie van het bodemvocht wordt benadeeld. Strooit men de mest op de gebruikelijke manier breedwerpig over het land uit, dan zal dit zoo gelijkmatig mogelijk moeten gebeuren, opdat de wortels den mest spoedig kunnen bereiken. Bij winderig weer kan het uitstrooien niet altijd gelijkmatig genoeg plaats vinden. Ook kan het op een drogen akker gebeuren, dat de uitgestrooide

mest door den wind wordt verstoven en op lagere en vochtigere plekken wordt opgehoopt. In deze gevallen zal het gewas, vooral op voedselarme gronden, een onregelmatige stand of zelfs hier en daar gebrekverschijnselen kunnen vertoonen, doordat de plantenwortels op de armere plekken den mest niet of te laat hebben bereikt.

In het voorafgaande werd uitsluitend gesproken over den invloed van den kunstmest op de beworteling. Hoe de wortels op stalmest reageeren, heeft aan het Rijkslandbouwproefstation geen punt van onderzoek uitgemaakt. Wel werd bij profielwaarnemingen te velde herhaaldelijk waargenomen, dat stalmest in gedeeltelijk verganen toestand een zelfden gunstigen invloed op de vertakking der wortels uitoefent als kunstmest. In fig. 59 is een wortel

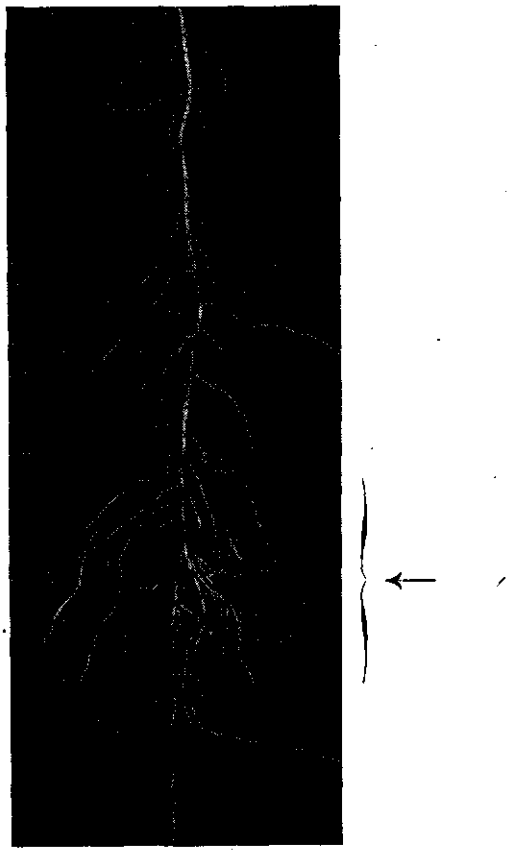

Fig. 59. *Een aardappelwortel is in den grond een hoopje gedeeltelijk vergane stalmest gepasseerd. Daar ter plaatse zijn verscheidene, lange zijwortels tot ontwikkeling gekomen. (De ligging van de mest is met een pijltje aangegeven).*

van een aardappelplant afgebeeld, die een groot aantal zijwortels gevormd heeft op de plaats, waar hij een hoopje half verteerde stalmest heeft gepasseerd.

BUSHNELL vond dat stalmest een gunstig effect heeft op de opbrengst van aardappelen, wanneer de ondergrond daarmee wordt bemest. Hij schrijft dit toe aan de betere wortelontwikkeling in den ondergrond, die door de stalmest werd veroorzaakt. Werd alleen een diepe grondbewerking toegepast zonder toevoeging van stalmest, dan namen de wortelontwikkeling in den ondergrond en de opbrengst slechts weinig toe. De schrijver spreekt het vermoeden uit, dat de werking van de stalmest op een betere voedselvoorziening van het gewas berust, daar een bemesting van den fosfaatarmen ondergrond met fosfaat en kalk eveneens een rijkere wortelontwikkeling en een opbrengststijging teweeg bracht. Zijn conclusie is, dat stalmest in den ondergrond een uitstekend milieu vormt voor de wortelontwikkeling.

Vraagt men naar de oorzaak der toenemende wortelvertakking bij bemesting met stalmest, dan denkt men onwillekeurig aan de werking der voedingszouten, die de stalmest bevat of die bij de mineralisatie van de stalmest vrij komen. Het is echter heel goed mogelijk, dat nog andere factoren, b.v. de toename van het waterbindend vermogen van den grond, hierbij een rol spelen. Bovendien zijn er de laatste tijd onderzoekingen verricht, die erop wijzen, dat er bij de ontleding der organische stof door bodembacteriën groeistofachtige stoffen ontstaan, die zoowel de ontwikkeling als de activiteit van het wortelstelsel gunstig beïnvloeden (72, 113, 114). Ook de invloed van de humus op de wortelontwikkeling komt hierdoor in een ander licht te staan. In hoofdstuk II werd reeds gewezen op de beteekenis van een humusrijken ondergrond voor de wortelontwikkeling en de opbrengst van het gewas. De opgaven in de literatuur over de werking van de organische stof in den grond op de wortelontwikkeling bieden echter nog te weinig houvast om ons hiervan thans reeds een goede voorstelling te kunnen vormen.

LITERATUUR

1. ADDENS, N. H. H. Iets over roggebouw IV. *N. Veldbode*, 29 Sept. 1939.
2. ALLISON, R. V. and J. W. SHIVE. *Amer. Journ. of Bot. 10*, 1923, 554.
3. ARISZ, W. H. *Vakblad voor Biologen*, Sept. 1939.
4. ——— en J. OUDMAN. *Proc. Kon. Akad. v. Wet. 41*, N°. 7, 1938.
5. AVERY, G. S. *Bot. Gaz. 89*, 1930, 1.
6. BAUMANN, H. *Mitt. f. d. Landw. 51*, 1936, 337.
7. BERGMAN, H. F. *Ann. of Bot. 34*, 1920, 13.
8. BEIJERINCK, H. W. *Natk. Verh. der Kon. Ak. v. Wet. 25.*
9. BISWELL, H. H. and J. E. WEAVER. *Ecology 4*, 1933, 368.
10. BLAAUW, A. H. *Verh. Kon. Ak. v. Wet. A'dam*, afd. Natk. 1938, 2e sectie, Dl. 37, n°. 1.
11. BÖHME, H. *Journal f. Landw. 73*, 1925, 81.
12. BOONSTRA, A. E. H. R. *Med. Landb.hoogeschool Wageningen*, Deel 35, Verh. 2, 1931.
13. ———. Physiologisch onderzoek ten dienste van de plantenveredeling. Diss. 1934.
14. ———. Rasverschillen bij bieten III en IV. *Meded. Instit. Suikerbietenteelt 9*, 1939, 161 en 10, 1940, 1.
15. BREAZEALE, J. F. Univ. of Ariz. *Agr. Exp. Stat. Techn. Bull.* n°. *29*, 1930, 137.
16. BRIGGS, L. J. and H. L. SHANTZ. *Bot. Gaz. 53*, 1912, 20.
17. BÜNNEMEIJER, H. A. B. *Landb. Tijdschrift 53*, 1941, 172.
18. BUSHNELL, J. *Amer. Potato Journal 14*, 1937, 78.
19. CANNON, W. A. *Science N. S. 61*, 1925, 118.
20. ——— and E. E. FREE. *Science N. S. 45*, 1917, 178.
21. CLEMENTS, F. E. Aeration and air content. Washington 1921.
22. CLEVERINGA, O. J. in het Rapport „Wateronttrekking aan de Veluwe", 1933.
23. ———. Het scheuren van grasland. 1933.
24. ———. De beteekenis van organischen mest voor het behoud en de vruchtbaarheid der cultuurgronden, 1941.
25. CONRAD, J. P. and F. J. VEIHMEIJER. *Hilgardia* 4, 1929, 113.
26. DA COSTA, J. V. BOTELHO. *Journ. Agric. Sci. 28*, 1938, 630.
27. COSTER, CH. *Korte Med. Boschb. proefstation* n°. 35 (Dept. Landb. Ned. Indië), 1933.
28. ———. *Korte Med. Boschb. proefstation* n°. 31 (Dept. Landb. Ned. Indië), 1932.
29. CRIST, J. W. and J. E. WEAVER. *Bot. Gaz. 77*, 1924, 121.
30. DEMANDT, E. *Arch. Suikerind., Med. proefstation Java-suikerind.* 1934, n°. 17, 627.
31. v. DORT, TH. K. L. *Arch. Suikerind. 42*, 1934, 440.
32. ENGELHARDT, J. H. Bijdrage tot de kennis van capillaire verschijnselen in den grond. Diss. 1928.
33. ENGELS, O. und KLING, M. *Die Ernährung d. Pflanze 21*, 1925, 141.
34. EVANS, H. *Ann. of Bot. N. S. 2*, 1938, 159.
35. FALKE, F. Die Dauerweiden, 3. Aufl. 1920.
36. FARRIS, N. F. *Soil Science 38*, 1934, 87.
37. FERRANT, N. A. and H. B. SPRAGUE. *Soil Science 50*, 1940, 141.
38. FRECKMANN, W. und H. BAUMANN. *Bodenk. u. Pflanzenern. 2* (47), 1936/37, 127.
39. FRANCK, O. *Medd. 456 Centralanstalten för försöksväsendet pa jordbruksomradet. Jordbruksavdelningen* Nr. 91. Stockholm 1935.
40. ———. *Medd. 483 Centralanstalten för försöksvasendet pa jordbruksomradet. Jordbruksavdelningen* Nr. 106. Stockholm 1937.
41. GERRETSEN, F. C. Bodembacteriologie in dienst van land- en tuinbouw. Uitg. Dept. Ec. Zaken, 1939.
42. ———. *Korte Meded. Rijkslandb. proefstat. Groningen* n°. 74, 1938.

43. GILE, P. L. and J. O. CARRERO. *Journ. of Agric. Res. 9*, 1917, 73.
44. GOEDEWAAGEN, M. A. J. *Korte Meded. Rijkslandb. proefstation Groningen* n°. 25, 1934.
45. ———. *Soil Science 44*, 1937, 185.
46. ———. *Versl. Landbk. Onderz.* (Dept. Ec. Zaken) 1933, N°. 39 A, 343.
47. ———. *Die Phosphorsäure 3*, 1933, 688.
48. ———. *Versl. Landbk. Onderz.* (Dept. Ec. Zaken) 1932, N°. 38 A, 179.
49. ——— en K. ZIJLSTRA. *Verslagen der Rijkslb. proefstations 30*, 1925, 45.
50. GÖRBING, J. *Die Landw. Presse 60*, 1933, 475.
51. ———. *Der Blumen- und Pflanzenbau 45*, 1930, 54.
52. ———. *Die Ernährung d. Pflanze 28*, 1932, 81.
53. ———. *Superphosphate 3*, 1930, 257.
54. ——— und Frh. v. HESSBERG. *D. Landw. Presse 56*, 1929, 93.
55. HANSON, W. R. and L. A. STODDART. *Journ. Amer. Soc. of Agron. 32*, 1940, 278.
56. HALL, A. D., W. E. BRENCHLEY and L. M. UNDERWOOD. *Jour. Agric. Sci. 6*, 1914, 278.
57. HARRISON, C. M. *Plant Physiology 6*, 1931, 669.
58. ——— and C. W. HODGSON. *Journ. Am. Soc. of Agron. 31*, 1939, 418.
59. HAVIS, L. *Journ. of agric. Res. 58*, 1939, 557.
60. HAYWARD, H. E. The structure of economic plants. New York 1938.
61. HEINISCH, O. *Zuckerrübenbau* 18, 1936, 88.
62. HELLRIEGEL, H. Wurzel- u. Bodenvolumen. Beiträge zu den naturw. Grundl. des Ackerbaus 119—280 (geciteerd door MILLER, 108).
63. HENDERSON, L. *Plant Physiology 9*, 1934, 283.
64. HENDRICKSON, A. H. and F. J. VEIHMEIJER. *Plant Physiology 6*, 1931, 567.
65. HESSELINK, E. *Meded. Rijksboschbouwproefst.* Deel 2, afl. 3, 1926.
66. HOAGLAND, D. R. and T. C. BROYER. *Plant Physiology 11*, 1936, 471.
67. HONCAMP, F. and F. STEINFATT. *Zschr. Pflanzenern., Düng. u. Bodenk.* B 6, 1927, 21.
68. v. D. HONERT, T. *Arch. Suikerind. Ned. Indië*, Deel III, 1933, n°. 23.
69. HOOKER, H. D. *Ann. of Bot. 29*, 1915, 265.
70. HOPPER, W. C., geciteerd door ROHDE (131).
71. HUBBARD, V. C. *Journ. Amer. Soc. of Agron. 30*, 1938, 60.
72. HUBERT, B., J. RAPPAPORT en A. BEKE. *Meded. der Landb.hoogeschool en der Opzoekingsstations van den Staat te Gent*, Deel 7, Nr. 1, 1939, 1.
73. HUTCHINS, L. M. *Plant Physiology 1*, 1926, 95.
74. *Imp. Bureau of Soil Science* II, 1939, Nr. 3: Soils and Fertilizers, p. 99.
75. JACOB, E. *Die Landw. Versuchs-Stationen 121*, 1934, 281.
76. s' JACOB, J. C. *De Bergcultures 12*, 1938, 1366.
77. JAMESON, F. S. Univ. Florida. *Ann. Report for the fiscal yearending* 1938 (June 30).
78. JENSEN. *Landw. Jahrb.* 1882, 661 (geciteerd door KLÄSENER, 83).
79. KAUTER, A. Beiträge zur Kenntnis des Wurzelwachstums der Gräser. Diss. Zürich 1933.
80. KERNER VON MARILAUN, A. Pflanzenleben 1913.
81. KIESSELBACH, T. A., J. C. RUSSELL and A. ANDERSON. *Jour. Am. Soc. Agron. 21*, 1929, 241.
82. KILBINGER, E. *Zuckerrübenbau 19*, 1937, 175.
83. KLÄSENER, O. *Journ. f. Landwirtschaft 72*, 1924, 65.
84. KLEMANN, FR. *Bodenk. u. Pflanzenern.* 20 (65), 1940, 123.
85. KÖNEKAMP, A. *Pflanzenbau 12*, 1935, 1.
86. ———. *Landw. Jahrb. 80*, 1934, 571.
87. ——— und F. KÖNIG. *Landw. Jahrb. 69*, 1929, 209.

88. KRAUS, C. *Fühlings landw. Ztg. 60*, 1911, 329 u. 377.
89. ———. *Wollny Forschungen a. d. Gebiete der Agrikulturphysik 17*, 1894, 55 und *19*, 1896, 80.
90. KRÜGEL, C., C. DREIJSPRING und W. HEINZ. *Zschr. Pflanzenern., Düng. u. Bodenk.* A 36, 1934, 224.
91. KULESCHA, M. *Arch. Suikerind. Ned. Indië. Med. proefst. Javasuikerind.* Dl. 3, 1931, 317.
92. LEES, R. D. *Agric. Gaz. New South Wales* 35, 1924, 609.
93. LEMMERMANN, O., H. WIESSMANN u. K. ECKL. *Zschr. Pflanzenern., Düng. u. Bodenk.* B IV, 1925, 233.
94. LINKOLA, K. und TIIRIKKA, A. Ueber Wurzelsysteme und Wurzelausbreitung der Wiesenpflanzen auf verschiedenen Wiesenstandorten. Helsinki 1936.
95. LIVINGSTON, B. E. and E. E. FREE. *The John Hopkins Univ. Circ. Geol. and Plant Phys. N. S.* 1917, n°. 3, 182.
96. LOEHWING, W. F. *Plant Physiology 9*, 1934, 567.
97. LUNDEGARDH, H. Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. Jena 1924.
98. ———. Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena 1925.
99. MASCHHAUPT, J. G. *Versl. v. landbk. onderz. der Rijkslandb. proefstations 16*, 1915, 76.
100. MC COOL, M. M. *Michigan Agr. Exp. Station Bull.* 284, 1919.
101. MEIER, K. *Landw. Jahrb. der Schweiz 54*, 1940, 864.
102. METSÄVAINIO, K. Unters. über das Wurzelsystem der Moorpflanzen. Helsinki 1931.
103. MEIJERS, P. G. *Versl. van landbk. onderzoekingen der Rijkslb. proefstations 42*, 1936, 155.
104. ——— en M. A. J. GOEDEWAAGEN. *Versl. van landbk. onderzoekingen der Rijkslandb. proefstations* 1936. N°. 42 (15) A, p. 649.
105. MIDGLEY, A. R. *Journ. of the Am. Soc. of Agron. 24*, 1932, 822.
106. MIÈGE, E. *Revue de botanique et d'agric. tropicale 18*, 1938, 233.
107. MILLER, E. C. *Journal of agric. Res. 6*, 1916, 311.
108. ———. *Plant Physiology.* 2nd edition 1938.
109. MITSCHERLICH, E. A. *Landw. Jahrb. 58*, 1923, 151.
110. MOORE, G. C. *Cornell Univ. Agr. Stat. Ithaca Bull.* 662 (Jan. 1937).
111. MÜNTER, F. *Zschr. Pflanzenern., Düng. u. Bodenk.* 10 B, 1931, 505.
112. NEUBAUER, H. Die Keimpflanzenmethode, Berlin 1939.
113. NIKLEWSKI, B. et J. WOJCHIECHOWSKI. *Acta Soc. Bot. Poloniae* 15, 1938, 61.
114. ———, ———. *Acta Soc. Bot. Poloniae* 15, 1938, 111.
115. VON NITZSCH, W. *R. K. T. L.-Schriften*, Heft 41, Berlin 1933.
116. NOBBE, F. *Landw. Versuchsstat.* 4, 1862, 212.
117. ———. *Landw. Versuchsstat* 11, 1869, 106.
118. OUDEMANS, C. A. J. A. Leerb. der Plantenkunde, 1e deel. 1866/67.
119. V. D. PAAUW, F. *Versl. v. landbk. onderz. Rijkslandb.proefst. Groningen* 46 (10) A, 1940.
120. PANDURANGA, V. R. *Torrey Bot. Club Bull.* 65 (6), 1938, 413.
121. PAVLYCHENKO, T. K. *Ecology 18*, 1937, 62.
122. PETRIE, A. H. K. *The Australian Journ. of Exp. Biol. and Med. Sci. 11*, 1933, 25.
123. PFEFFER, W. *Pflanzenphysiologie* 2. Aufl. II. Band. 1904.
124. POSTMA, W. P. *Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wet.*, Sect. of Sciences *42*, 1939, 181.
125. POUGET, I. et D. CHOUCHAK. *Comptes Rend. de l'Ac. d. Sci. 155*, 1912, 303.
126. RAO, V. P. *Bull. Torrey bot. Soc. 65*, 1938.
127. RAPPAPORT, J. *Med. der Landb.hoogeschool en der Opzoekingsstations, Gent 6*, 1938, 121.
128. RAUTERBERG, E. *Die Ernährung d. Pflanze 33*, 1937, 201.
129. ROBERTSON, J. H. *Plant Physiology 8*, 1933, 425.

BIBLIOTHEEK
INSTITUUT VOOR
BODEMVRUCHTBAARHEID
GRONINGEN

130. ROEMER, TH. *Das Superphosphat 6*, 1930, 14.
131. ROHDE, G. *Die Ernährung d. Pflanze 29*, 1933, 462.
132. ———. *Die Ernährung d. Pflanze 33*, 1937, 65.
133. ROODENBURG, J. W. M. Zuurstofgebrek in den grond in verband met wortelrot. Diss. 1927.
134. ROTMISTROFF, W. G. *Das Wesen der Dürre*, 1926.
135. RUSSELL, E. J. *Boden und Pflanze*, 2. Aufl. 1936.
136. SACHS, J. *Pflanzenphysiologie I.* 1882.
137. ———. *Landw. Versuchs-Stat. 1*, 1859, 203.
138. SAMMET, R. *Jahrb. wiss. Bot. 41*, 1905, 611.
139. v. d. SANDE BAKHUYZEN, H. L. *Landbk. Tijdschrift 49*, 1937, 885.
140. SCHNEIDER, G. *Landw. Jahrb. 42*, 1912, 767.
141. SCHOUTE, J. C. Die Bestockung des Getreides, 1910.
142. VAN SCHREVEN, D. A. *Meded. Instit. Suikerbietenteelt, Bergen op Zoom 7*, 1937, 237.
143. SCHÜTZE, K. H. Ein Beitrag zur Frage der Ausnutzung der Untergrundnährstoffe. Inaug. Diss. Berlin 1939.
144. SCHULZE, B. Wurzelatlas I u. II. Berlin 1911.
145. SHATNZ, H. L. *Ecology 8*, 1927, 145.
146. SIERP, H. und A. BREWIG. *Jahrb. wiss. Bot. 82*, 1935, 99.
147. SOKOLOW, A. W. *Die Phosphorsäure 4*, 1934, 600.
148. SOMMER, A. L. *Journ. Agric. Res. 52*, 1936, 133.
149. SPRAGUE, H. B. *Soil Science 36*, 1933, 189.
150. STEWARD, F. C. *Protoplasma 18*, 1933, 208.
151. STRECKER, W. Die Kultur der Wiesen, 1923.
152. SZYNAL, T. *Acta Soc. Botan. Poloniae 14*, 1937, 117.
153. THIEL. *Zschr. f. d. landw. Vereine in Hessen* 1870, n°. 37 en 38 (geciteerd door BÖHME, 11).
154. TINNEFELD, L. *Arch. f. Pflanzenbau 7*, 1931, 1.
155. TOLLENAAR, D. *Proefstat. voor Vorstenlandsche Tabak, Med.* 65, 1930.
156. TORSTENSSON, G. u. S. ERIKSSON. *Ann. d. Landw. Hochschule Schwedens 5*, 1938, 377.
157. ——— u. ———. *Ann. d. Landw. Hochschule Schwedens 6*, 1939, 89.
158. TUCKER, M. und C. VON SEELHORST. *Journ. f. Landw. 46*, 1898, 52.
159. TULNER, H. Het verband tusschen den sloot- en grondwaterstand en de productiviteit van den bodem. *L. E. B.-Fonds public. 5*, 1916/18.
160. TURNER, TH. W. *Amer. Journ. Bot. 9*, 1922, 415.
161. VEIHMEIJER, F. J. *Hilgardia 2*, 1926/27, 125.
162. ——— and A. H. HENDRICKSON. *Bull. Amer. Soil Survey Assoc.* 15, 1934.
163. *Verslag 1934 en '35 van de Commissie ter bevord. der suikerb.teelt te Groningen.*
164. VERSLUYS, J. De capillaire werkingen in den bodem, 1916.
165. VIRTANEN, A. I. (vertaling van Ir. F. J. H. SOESMAN). *Landbk. Tijdschrift 47*, 1935, 61.
166. VISSER, W. C. *Landbk. Tijdschrift 53*, 1941, 495.
167. DE VRIES, HUGO. *Bot. Zeitung 37*, 1879, 830.
168. ———. *Landw. Jahrb. 8*, 1879, 13.
169. DE VRIES, O. en C. W. G. HETTERSCHIJ. *Die Phosphorsäure* 5, 1935, 38.
170. ——— en ———. Der Phosphorsäure-Haushalt im Heidesandboden. *Rijkslandb. proefstation Groningen*, 1936.
171. ——— en ———. *Bodenk. u. Pflanzenern.* 2 (47), 1936/37, 178.
172. v. d. WAL, W. J. *Arch. Suikerind. in Ned. Indië 41*, 1933, 633.
173. WALTHER, G. *Die Phosphorsäure 7*, 1938, 391.

174. WEAVER, J. E. Root development of field crops. 1926.
175. ———. *Amer. Journ. of Bot. 12*, 1925, 502.
176. ———. *Ecolggy 11*, 1930, 543.
177. WEEVERS, TH. *Vakblad voor Biologen 20*, 1939, 161.
178. WILD, A. Unters. über den Gehalt des Bodens an aufnehmbarer Phosphorsäure in verschiedenen Tiefen. Inaug. Diss. Königsberg 1940.
179. WITTE, K. *Landw. Jahrb. 69*, 1929, 253.
180. WITTEVEEN, H. J. Moderne graslandcultuur. Uitg. Laverman, Drachten, 1940.
181. WOODFORD, H. K. and F. G. GREGORY. *Ann. of Bot. N. S. 3*, 1939, 147.
182. ZIJLSTRA, K. *Versl. v. Landbk. Onderz. der Rijkslb.proefstations 26*, 1922, 19.
183. ———. *Versl. v. Landbk. Onderz., Rijkslb. proefstat. Groningen* 45 (17) A, 1939, 439.