

Overdruk uit het Landbouwkundig Tijdschrift  
74ste jaargang no. 14, augustus 1962

## Enkele beschouwingen betreffende de voorziening van de plant met stikstof en de opneming ervan

*Considerations regarding some soil-plant nitrogen uptake relationships*

L. K. WIERSUM,

*Instituut voor Bodemvruchtbaarheid, Groningen*

*Summary see page 611*

### INLEIDING

Indien we onze gedachten laten gaan over de opneming van de stikstof door de gewone hogere plant onder normale cultuuromstandigheden in land- of tuinbouw, dan komen twee belangrijke aspecten naar voren. Zo kan men zijn aandacht concentreren op de vruchtbaarheid van de grond, waarbij dan meestal centraal staat een onderzoek naar de voorraad stikstof in de bodem en een karakterisering uit welke bestanddelen deze voorraad is opgebouwd. Ook de omzettingen van de stikstofverbindingen moeten dan in beschouwing genomen worden. Gaat men deze gegevens correleren met gewasopbrengsten, dan is men tenslotte in staat de behoefte aan stikstofbemesting aan te geven. (Fitts e.a., 1953.)

Dat men hier op talloze moeilijkheden stuit en dat een algemeen geldige correlatie voor alle bodemtypen niet bestaat, is duidelijk. Dit komt omdat men als regel in veel mindere mate het volgende aspect in beschouwing neemt. Per slot van rekening is de voorraad aan opneembare stikstof pas dan van waarde als ze de plant ter beschikking komt. Dan dient men dus de mobiliteit van de voedingsstoffen in beschouwing te nemen en in nog sterkere mate de ontsluiting van een bepaald bodemvolume door een meer of minder dicht wortelstelsel. In het kader van het laatstgenoemde punt moeten we behalve de door de gewasoort bepaalde aard van het wortelstelsel, rekening houden met de invloed van diverse fysische bodemfactoren en van een invloed van de voedingsstoffen zelf op de worteldichtheid in het algemeen of in locale gebieden.

Natuurlijk spelen voor diverse planten ook verschillen in de fysiologie van het absorptieproces een rol. Doch hier staat tegenover, dat de aangeboden stikstof zeer snel kan worden opgenomen, zodat dit proces zelden beperkend zal worden.

Het is dan ook de bedoeling het zwaartepunt van deze beschouwing te leggen op een bespreking van een aantal feiten en overwegingen die betrekking hebben op de benutting van de in de bodem aanwezige stikstofvoorraad.

### DE STIKSTOFVOORRAAD IN DE GROND, ZIJN MOBILITEIT EN OPNEEMBAARHEID

De totale hoeveelheid aan stikstof in onze grond is in vergelijking tot de onttrekking bij de cultuur van gewassen niet groot, vooral als men er rekening mee houdt, dat verreweg het grootste deel ervan in een niet opneem-

Tabel 1 Stikstofvoorraad en onttrekking per ha in kg

voorraad		onttrekking	
organische N	1400—7400	granen	50— 80
ammonium	10— 90	handelsgewassen	50— 75
nitraat N	35— 550	aardappelen	78— 88
totaal N	± 1500—7500	bieten	150—225

Table 1 Amount of nitrogen present in soil per hectare and amount absorbed by different crops

bare vorm voorkomt. In tabel 1 wordt een overzicht gegeven van de variatiebreedte aan stikstofgehalten van niet extreme gronden en de wisselende onttrekking eraan door gewassen. De cijfers zijn wat de gehalten betreft ontleend aan Giesecke (1931) en berekend per ha in de bouwvoor, terwijl de onttrekkingsgetallen ontleend zijn aan het Handboekje voor de Landbouwvoorlichter (1959). De cijfers van Pritchett e.a. (1959) geven aan dat in de bouwvoor veelal 1500—4000 kg/ha aanwezig is (tabel 2).

Tabel 2 Gehalte aan organische stikstof in verschillende gronden

	% org. N	gemidd.
maagdelijke grond	0,011—0,439	0,066
weiden	0,036—0,186	0,079
nieuwe cultuurgrond	0,012—0,442	0,128
oude cultuurgrond	0,013—0,151	0,057

Table 2 Content of organic nitrogen in different soils

Als men er rekening mee houdt, dat vele gronden niet meer dan ongeveer 3000 kg/ha aan stikstof bevatten (Emsinger, 1950) dan is het duidelijk, dat deze voorraad — mits ze geheel beschikbaar zou zijn — in een dertigtal jaren totaal zou zijn verbruikt. De hoeveelheid direct opneembare stikstof in de vorm van nitraat en ammoniak is soms nauwelijks toereikend voor één enkele oogst. Dit alles maakt ons wel duidelijk, dat een geregelde bemesting een essentiële voorwaarde is om misoogsten te voorkomen.

We dienen nu de afzonderlijke vormen waarin de stikstof in de grond voorkomt nader in beschouwing te nemen. Er kunnen drie belangrijke fracties onderscheiden worden: organische stikstof, ammonium stikstof en nitraatstikstof.

### Organische stikstof

Zoals reeds uit tabel 1 bleek is stikstof overwegend in organische vorm in de grond aanwezig. Deze stikstof is voor een zeer belangrijk deel ingebouwd in de humus en komt verder voor in verse of verterende planten- en dierenresten, de levende bodemflora en -fauna en in afbraak- en omzettingsproducten. Zolang de stikstof in grootmoleculaire verbindingen voorkomt is ze als voedingsstof van geen waarde. In principe moet men er echter rekening mee houden, dat vrijwel alle laagmoleculaire, oplosbare stikstofverbindingen

opneembaar kunnen zijn. Het grootste organische molecuul, dat opneembaar door de plant is gebleken, had een moleculairgewicht van ong. 1470 (Winter e.a., 1959).

Deze kleinmoleculaire organische stikstofverbindingen komen inderdaad in vele soorten in de grond voor (Putman e.a., 1959), echter in uiterst kleine hoeveelheden, daar ze sterk onderhevig zijn aan bacteriële omzettingen. De vele gevonden aminozuren, aminosuikers enz. (Simonart e.a., 1954, Burris, 1959) kunnen echter opgenomen worden en principieel tot de voeding van de plant bijdragen (Ghosh e.a., 1950, Barnes e.a., 1959).

De mobiliteit van de organische stikstof is zeer gering. Een groot deel is onoplosbaar en slechts de zeer kleine fractie van kleinere afbraakprodukten kan in de bodemoplossing diffunderen. Er treedt echter vaak nog adsorptieve binding op aan andere bodemcolloïden, daar deze stoffen bijna alle polaire groepen bezitten. Hoewel dus de organische stof een zeer belangrijke voorraad aan dit element bevat, kan de meeste erin bevatte stikstof pas na mineralisatie bijdragen in de voeding van de plant.

Tabel 3 Beknopte lijst van op de groei van de wortel invloed hebbende org. N-verbindingen en hun voorkomen in de grond

invloed op de wortel aangerood voor	mogelijkheid om aanwezig te zijn in de grond
alanine .....	+
glycine .....	+
arginine .....	+
adenine .....	+
amino-boterzuur .....	-
asparaginezuur .....	+
glutaminezuur .....	+
guanine .....	+
ornithine .....	-
tryptofaan .....	+
citrulline .....	-
ureum .....	+

Table 3 Short list of some nitrogenous substances influencing root growth and of their occurrence in soil

In tabel 3 geven we een summier overzicht van reeds in de grond aange-  
toonde organische stikstofverbindingen, die rechtstreeks voor de plant van  
betekenis zouden kunnen zijn.

#### *Ammoniumstikstof*

De als regel kleinste van de drie fracties vormt de in de bodem aanwezige  
ammoniumstikstof. Toch is het lage gehalte ervan vaak maar aan geringe  
schommelingen onderhevig (Cooke e.a., 1957), wat mede verband kan hou-  
den met een geregelde vorming uit de organische stikstof en de verdere  
omzetting tot nitraat in vele gevallen.

De ammoniumionen kunnen de plantewortel zeer gemakkelijk binnendringen.  
Hun betekenis voor de voeding van de plant is als regel wel even groot

als die van de nitraat (Street e.a., 1958). Wel is gebleken, dat een uitsluitende voeding met ammonium niet in de stikstofbehoefte van sommige planten kan voorzien (Blanc, 1958). Daarnaast is er een al naar de plantesoort wisselende voorkeur voor nitraat of ammonium, terwijl sommige planten, bijv. granen in hun jeugd stadium wel graag ammoniak opnemen, maar later kennelijk nitraat prefereren.

Dat het totale gehalte aan ammonium in de bodem groter is, dan als regel wordt opgegeven, bleek uit recent onderzoek (Stevenson e.a., 1959). Het betreft hier de in de kleideeltjes interlamellair gefixeerde en niet of zeer moeilijk uitwisselbare ammonium. Deze fractie, die variëren kan van 0,15–1,0 m.aeq./100 g grond is voor de plant zonder meer van geen enkele waarde.

De mobiliteit van de ammoniumionen in de grond is betrekkelijk gering. Dit komt, omdat slechts een zeer gering deel ervan in oplossing voorkomt en het grootste deel als kation geadsorbeerd zit aan het oppervlak van de negatief geladen bodemcolloïden. Dit zal tot gevolg hebben, dat nalevering door diffusie naar het punt van verbruik slechts gering zal zijn.

#### *Nitraatstikstof*

Een voor de voeding van de plant zeer belangrijke fractie vormt de nitraatstikstof. De op een bepaald moment in de grond aanwezige voorraad is aan zeer sterke schommelingen onderhevig. In een periode van intensieve gewasgroei zal men als regel zeer weinig nitraat in de bodem aantreffen, daar alles vrijwel is verbruikt (Cooke e.a., 1957). Alleen na een bemesting of een periode van intensieve mineralisatie en geringe onttrekking kan men hoge waarden aantreffen (Harmsen, 1959, Baumann e.a., 1957).

De opneembaarheid is zeer goed, zodat de plant in staat is soms vrijwel alle nitraat in de grond te verbruiken.

De mobiliteit van het nitraation is groot. Als anion is het maar in zeer geringe mate aan adsorptie onderhevig en komt daardoor dus grotendeels opgelost in de bodemoplossing voor. Zowel nalevering door diffusie als een passief meeslepen door beweging van de bodemoplossing gaan gemakkelijk.

Een goed voorbeeld van het verschil in mobiliteit tussen ammonium en nitraat vinden we in een onderzoek van Tepe (1958). In met water verzadigde grond werden 'Ionenaustaucher-einheiten' ingebracht en de hieraan opgetreden absorptie werd gemeten. Het al of niet voorkomen van klei of turf molm in zand heeft weinig invloed op de nitraatabsorptie. Een toenemend

Tabel 4 Afstanden waarover in een leembodem ionen aan de grond onttrokken worden door ionenwisselaars

H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> <sup>-</sup>	ca	2	mm
K <sup>+</sup>		7,5	mm
Ca <sup>++</sup>		7,5	mm
Mn <sup>++</sup>		4,0	mm
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>		7,5	mm
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>		20,0	mm

Table 4 Distances over which ion-exchange units can extract different ions from a loam soil

gehalte aan klei of turfmoelm remt daarentegen de ammoniumabsorptie sterk, tenzij door toevoeging van calciumcarbonaat de ammoniumadsorptie aan deze colloïden beperkt wordt. Door Tepe en Leidenfrost (1958) werd bevestigd, dat nitraat over grotere afstand naar een absorberende eenheid diffundeert dan ammonium (tabel 4).

Tenslotte kan er nog op gewezen worden, dat het voorkomen van zuurstof in het nitraation ook van betekenis kan zijn. Deze zuurstof komt bij de nitraat-assimilatie vrij en kan een aanvullende zuurstofbron zijn voor de ademhaling van de wortel. Zodoende zal onder condities van beperkte aëratie nitraat nog goed kunnen worden opgenomen (Street e.a., 1958).

Tabel 5 geeft nog een samenvatting van de tot nu toe besproken gegevens om de verschillen duidelijk naar voren te brengen.

Tabel 5 De N-voorraad in de grond in verband met zijn betekenis voor de voeding van de plant

N-vorm	grootte	mobiliteit	opneembaarheid
organ. N	0, 054—0, 118%	zeer gering	grotendeels niet, alleen na afbraak tot klein moleculaire eenheden.
NH <sub>4</sub>	0,0005—0,0013%	gering	als regel goed, doch wisselend naar aard van de plant.
NO <sub>3</sub>	0,0011—0, 135%	groot	zeer goed.

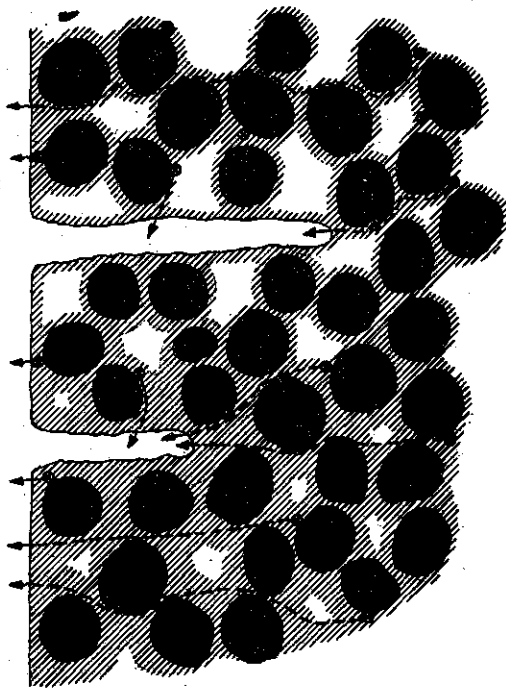
Table 5 The soil nitrogen fractions in relation to their importance as plant nutrient

#### DE ONTSLUITING VAN DE GROND EN DE BENUTTING VAN OPNEEMBARE STIKSTOF

Consumptie van stikstof door de plant is alleen mogelijk als de aanwezige stikstofvoedingsstoffen in aanraking komen met het oppervlak van de wortel, en wel speciaal van zijn jonge delen. Daar het duidelijk zal zijn, dat slechts een zeer klein deel van de gronddeeltjes tegen het wortelweefsel aanligt, zal er een toestromen van stikstof naar de wortels moeten plaatsvinden of een ontsluiting van verse grond door de groei der wortels. Een aantal facetten van de hierbij optredende relaties verdienen nadere aandacht.

Onder gegeven omstandigheden zal op een zeker moment, de absorptie van stikstof bepaald worden door de concentratie van de opneembare vormen aan het oppervlak der jonge wortel. De concentratie van de opneembare stikstof in de bodemoplossing en aan het absorptiecomplex is dus uiteraard van veel belang. De snelheid van opnemning vertoont nu eenmaal een correlatie met de concentratie in het milieu. Niet alleen, dat bij hogere concentraties de absorptie sneller kan verlopen, ook de direct beschikbare voorraad om de wortel is dan groter. Doch een hoge concentratie van opneembare stikstof in de grond zal ook tot gevolg hebben het optreden van een groot diffusieerval tussen een aan de wortel grenzend, zeer dun grondlaagje en de verder verwijderde grond, zodra de directe voorraad is geconsumeerd. Na levering van voorraad op iets grotere afstand zal des te sneller gaan, naarmate het concentratieerval groter is, daar de diffusie dan wordt versneld.

Een factor, die de mobiliteit van de ionen in de bodem in zeer sterke mate beïnvloedt, is het watergehalte. Immers naarmate de poriën meer met water zijn gevuld, zal de breedte van de diffusiebaan aanzienlijk toenemen, zodat per tijdseenheid meer ionen nageleverd kunnen worden uit de niet aan de wortel grenzende bodemdeeltjes en de ertussen bevatte bodemoplossing. Behalve de breedte van de diffusiebaan kan ook een verkorting van het traject optreden, doordat de baan minder kronkelig hoeft te zijn (fig. 1). In modelproeven met glaskorrels is dit effect bestudeerd door Klute en Letey (1958) met behulp van  $Rb^{86}$ . In eigen onderzoek, waarbij afgesneden stukjes wortel in vochtig zand of in grond gebracht werden, kon dit voor stikstof aangetoond worden (Wiersum, 1958 b).



● ion  
--- diffusie baan

Fig. 1

Een zeer belangrijke factor in de stikstofabsorptie door de plant, vormt de grootte van het absorberend oppervlak, dat via de wortels ter beschikking staat. In het algemeen mogen we stellen, dat dit in hoofdzaak bestaat uit de jonge delen van de haarwortels tot op zekere afstand van de top. Immers de oudere worteldelen zijn door kurkafzetting in meer of mindere mate van het milieu geïsoleerd. Wel is o.a. door Kramer (1957) aangetoond, dat deze laag niet volkomen afsluit. Men moet aannemen, dat met een weinig water

ook wat ionen opgenomen kunnen worden over de gehele lengte van het wortelstelsel, maar t.o.v. de absorptie door de jonge absorptiezones, is dit kwantitatief te verwaarlozen.

De consequentie van dit zoëven gereleveerde feit is, dat de totale lengte van de absorptieve zones van zeer veel belang is. Daar de lengte van deze zones niet groot kan zijn, is dus vooral hun aantal van zeer groot belang. Dit betekent, dat de plant als regel gebaat is met het bezit van een sterk vertakt wortelstelsel. Er komt echter nog een tweede factor bij, en dat is, dat het gewenst is dat deze jonge worteldelen zodanig door de grond verspreid zijn, dat ze elkaar niet beconcurreren, maar wel de bodem zo goed mogelijk ontsluiten. De constante verplaatsing van deze absorptiezones als gevolg van de groei, maakt het mogelijk steeds verse grond te benutten.

Dat dit laatste van veel belang is kan uit de volgende beschouwing blijken. Er is reeds op gewezen, dat de ammoniumstikstof, evenals de andere geadsorbeerde kationen, weinig mobiel is. Dit zal tot gevolg hebben, dat alleen uit de onmiddellijke omgeving – een dunne mantel grond om de jonge wortel – onttrekking mogelijk is. Voor nitraatstikstof ligt, evenals voor de anionen sulfaat en chloride, de zaak gunstiger, daar dit ion veel mobieler is.

Men kan zich naar aanleiding van het bovenstaande afvragen welk deel van de grond meedoet aan de stikstofvoorziening van de plant. Als extreem voorbeeld kunnen door Pavlychenko (1942) gepubliceerde cijfers als uitgangspunt voor een berekening dienen. Deze analyseerde de wortelmasse van verschillende planten in de laag van 0–10 cm over een  $\frac{1}{2}$  m<sup>2</sup> oppervlakte. Voor wintertarwe werd in juni een totaallengte van 26 410 meter aan wortels in deze 50 liter grond gevonden. De dikte van de zijwortels van de eerste orde wordt als 0,09 mm opgegeven, die van de hoofdwortels als 0,32 mm. De wortelhaarlengte kan op grond van eigen waarnemingen op ongeveer 1–2 mm gesteld worden; deze waarde nemen we ook aan voor de mantel grond, waarmee de wortel in innig contact is geweest. Het totaal volume van deze mantel wordt dan  $\{3,14 \times (1,5 \text{ mm})^2 - 3,14 (0,05 \text{ mm})^2\} \times 26 410 = \text{ca. } 185 \text{ l.}$  (De mantels overlappen elkaar dus). Aangezien een groot deel van het worteloppervlak reeds verkurkt is, zal slechts een zeer klein percentage van dit volume op een bepaald moment aan de voeding kunnen bijdragen, maar tijdens de groei is in dit geval een deel van de bouwvoor wel volledig benut.

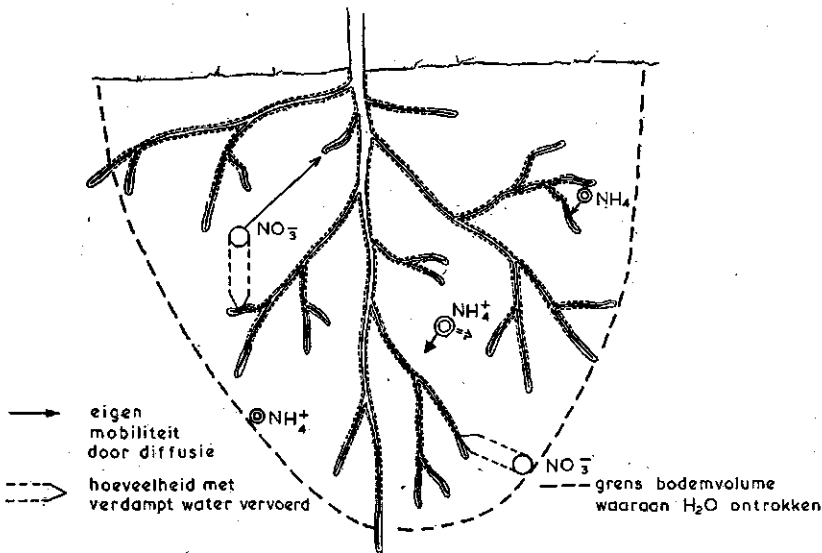
Een ander – meer reëel – voorbeeld ontlenen we aan onderzoek van Weaver en medewerkers (1924). Een 2 maand oude wintertarweplant had een worteloppervlak van ca. 310 cm<sup>2</sup>. De laag grond, die in nauw contact met de wortel staat, wordt gerekend even dik te zijn als de wortelharen maximaal lang, d.w.z. ca. 2 mm. Deze direct in de voedsellevering betrokken zeer dunne mantels grond om de wortels hebben tezamen een volume van slechts 0,062 l. De planten zullen zeker meer dan 1 liter grond doorworteld hebben, hetgeen dus inhoudt dat nog maar 6 % van de bodem intensief benut is.

Recent onderzoek van Kullman (1957) geeft voor kropaar een worteloppervlak van 3300 cm<sup>2</sup> in 15 l grond uit de zodelaag van 0–10 cm diepte aan.

Bij een wortelhaarlengte van ca. 1,5 mm zou dus in totaal tijdens het verloop van de groei ca. 0,5 l grond in intensief contact met de wortels zijn geweest, dus slechts  $\frac{1}{30}$  van het bruto volume.

Al met al moeten we dus wel tot conclusie komen, dat van het bruto door de wortelmasa doorgroeide wortelvolumen als regel slechts een klein deel – meestal hoogstens 5 % – in intensief contact met het wortelstelsel is geweest. Het percentage grond van het bewortelde volume, dat op een bepaald moment in de directe omgeving van de absorptie-zones ligt is nog vele malen geringer en zal zelden 1 % van het totaal overschrijden.

Fig 2



Wat zich bij de benutting van de bodem als resultante van beworteling en mobiliteit van de ionen voltrekt, kunnen we ons schematisch als volgt voorstellen (fig. 2). Het schema heeft betrekking op het geval van een diffuse en vrij gelijkmatige doorworteling in een diep, homogeen profiel. De op een bepaald moment actieve absorptiezones van het wortelstelsel komen egaal verspreid in de grond voor aan de toppen van de wortels. Langs het oudere deel van de wortels is de omliggende mantel grond in een voorafgaande periode successievelijk 'afgegraasd'. Uit de dunne mantel grond kunnen de daarin voorkomende ionen voor een zeer belangrijk deel – soms geheel – benut worden. Eventueel verbruik van ammoniak uit de bodemoplossing zal in de omgeving nalevering door desorptie teweegbrengen, terwijl nitraat door diffusie nageleverd wordt.

Nu is er voornamelijk een zeer belangrijke factor buiten beschouwing gelaten en dat is de beweging van de bodemoplossing naar de wortels toe ter aanvulling van het door transpiratie van de plant verloren water. Deze waterstroming naar de wortel toe zal over veel grotere afstanden dan de directe



mantel grond om de wortel heen kunnen dienen als modus voor een massa transport van opgeloste ionen. Het gebied, waaraan water wordt onttrokken, kunnen we ongeveer gelijkstellen aan het bruto doorworteld volume. Dit proces van massatransport per aangezogen water naar de wortel toe over grotere afstand, heeft niet dezelfde betekenis voor nitraat als voor ammoniak. Nitraat komt vrijwel geheel opgelost in de bodemoplossing voor en wordt dus ook vrijwel kwantitatief naar het worteloppervlak toegezogen. Ammonium komt echter in de bodemoplossing zelf maar in geringe concentratie voor en is grotendeels adsorptief gebonden. De opgeloste ammonium zal meestromen, doch de geadsorbeerde ammonium zal buiten de dunne mantel grond om de wortel ter plaatse blijven. De passerende vochtstroom is immers een evenwichtoplossing, die geen desorptie zal teweegbrengen.

Het eindresultaat zal dus zijn, dat in principe het gehele bruto doorworteld volume meedoet aan de nitraatvoorziening en slechts een gering percentage ervan — de mantel grond direct om de wortels heen — aan de ammoniumvoorziening. Het onderscheid in twee verschillende bodemvolumes, die al naar de mobiliteit van de ionen, in de bodem t.o.v. de voedselvoorziening bestaan, werd al door Bray (1954) naar voren gebracht. Een verband met gegevens over doorworteling werd toen nog niet gelegd.

Deze beschouwing vindt een zeer fraaie bevestiging in proeven van Wallace (1954). Er werd gewerkt met Citrus-stekken, die een grof wortelstelsel zonder wortelharen hebben. De opneming van ammonium en nitraat werd nagegaan door gebruik van  $N^{15}$  in de  $NH_4$ . Zowel uit voedingsoplossing als uit zand gedrenkt met voedingsoplossing werden beide stikstofvormen vrijwel even snel geabsorbeerd. Uit grond echter werd het nitraat 2--5 maal zo snel opgenomen als de ammonium. Na afloop van de proef was van de toegevoerde ammoniumnitraat meer ammonium in de grond achtergebleven als nitraat.

De vaak geconstateerde voorkeur van de plant voor nitraatstikstof hoeft dus niet te berusten op een wezenlijke voorkeur voor dit ion, maar zal veelal gevolg zijn van het grotere gemak waarmee dit ion uit de bodem gehaald kan worden.

Een volgend punt van overweging is de gelijkmatigheid van de verdeling van de opneembare stikstof in de bodem, vooral ook met het oog op de toepassing van rijenbemesting. De vraag is dar of het wortelstelsel onder die condities wel voldoende effectief kan zijn. In dit opzicht reageert het wortelstelsel als regel zeer gunstig. Nitraat — en vrijwel zeker ammonium eveneens — zijn zeer effectieve ionen in het induceren van een sterke vertakking van het wortelstelsel (Wiersum, 1958 a). Dit zal tot gevolg hebben, dat op de plaatsen waar de voedingsstoffen zijn opgehoopt een dicht en sterk vertakt, fijn wortelstelsel gevormd wordt, dat deze rijke voedingsbron zeer intensief kan benutten (Goedewaagen, 1942, Sokolow, 1956). Bijzonder gunstig is in dit verband ook nog het feit, dat humus evenzeer aanleiding kan zijn tot de inductie van wortelvertakking (Wiersum, 1958 a). Aangezien om-

zettingen in de organische stof en afbraak ervan resulteren in opneembare stikstofvormen, is ook hier een voorwaarde geschapen om tot een sterke benutting te komen.

Aangezien het bodemprofiel aan sterke wisselingen onderhevig is en nogal eens de wortelgroei belemmerende lagen kan bevatten, dienen we er ons rekenschap van te geven in hoeverre het bewortelde volume aan grond van belang is. Dit geldt al evenzeer bij een hoge grondwaterstand, als gebrek aan aëratie een diepe beworteling belet. Op grond van de reeds geschetste feiten, moet geconcludeerd worden dat het bewortelde volume grond een verschillende importantie heeft al naar de mobiliteit van het ion en zijn concentratie in de bodemoplossing.

Beperking van het voor de wortels beschikbare volume hoeft t.a.v. de weinig mobiele, overwegend geadsorbeerd voorkomende ionen, zoals ammonium, geen bezwaar te zijn. Als regel kan immers de mate van bodembenutting nog zeer aanzienlijk worden opgevoerd. In relatie tot mobiele, overwegend in het bodemvocht voorkomende ionen, zoals nitraat, is het wel een direct bezwaar. Beperking van het voor beworteling beschikbare volume moet dan gecompenseerd worden door hogere bemesting en vooral extra stikstof-toediening (van Hoorn, 1955; Shalhevet and Zwerman, 1958). In de praktijk zien we dit toegepast in de tuinbouw in de teelt in bloempotten en in ondiepe tabletten.

Ook de bodemstructuur kan nog de opneming van stikstof op diverse manieren beïnvloeden. Zo zal een goede bodemstructuur een betere aëratie tot gevolg hebben, hetgeen kan resulteren in een snellere mineralisatie van de organisch gebonden stikstof. De structuur zal ook de beworteling in sterke mate kunnen beïnvloeden. Zeer dichte lagen zullen niet of zeer slecht doorworteld zijn. Verder zullen in een grond met dichte, prismatische elementen de wortels in hoofdzaak beperkt zijn tot de spleten langs deze structuureenheden. Het gevolg van dit alles zal zijn, dat de ontsluiting van de bodem gering is. Voor de niet mobiele ionen, zoals ammonium, zal dan een vrij groot deel van de bodem uitgeschakeld zijn in de levering van geadsorbeerde voedingsstoffen. Voor zover geen andere factoren, bijv. gebrekkige aëratie, een rol spelen zou deze ongunstige invloed gecompenseerd kunnen worden door hogere meststofgiften dan de normale.

#### INTREDE VAN STIKSTOF IN DE WORTEL

In het algemeen zullen de ionen vanuit de bodemoplossing, waarin ze vrij voorkomen, in het wortelweefsel binnendringen. Alleen voor de kationen, bijv. ammonium, moet men met de mogelijkheid rekening houden van een directe ionenoverdracht — door uitwisseling — van bodemcolloïd naar negatieve-punten in het worteloppervlak. Van veel betekenis is deze door Jenny en Overstreet (1938, 1939 a en b) geponeerde contact-uitwisseling niet te achten.

Welke verschijnselen treden nu op bij het naar binnen gaan van nitraat- en ammoniumionen? Voor hierop nader wordt ingegaan, dient gereleveerd

te worden dat de celwanden van de jonge wortelschors in de absorptie-zone weinig weerstand bieden aan penetratie door diffusie. De vraag in hoeverre het cytoplasma der schorscellen en het verdere wortelweefsel vrij toegankelijk is voor ionen is nog niet definitief opgelost. Men is het er wel over eens, dat de grenslaag cytoplasma-vacuole, de tonoplast, een barrière vormt (Sutcliffe, 1959). Hoe dit alles ook precies zij, het is duidelijk dat althans in de celwanden en misschien in een deel van het cytoplasma de ionen in zekere zin vrij naar binnen kunnen diffunderen.

Deze in het wortelweefsel vrij toegankelijke ruimte is echter gekenmerkt door de aanwezigheid van vele zure groepen, bijv. in de pectine, die een uitwisselbaar H-ion dragen. Deze grootmoleculaire anionen zijn niet beweeglijk, zodat zich hier de voorwaarden voor het optreden van een Donnan-evenwicht voordoen. Men noemt deze vrij toegankelijke ruimte van het wortelweefsel dan ook wel de 'Donnan Free Space' ervan.

Nemen we eerst de nitraationen in beschouwing. Deze zullen als gevolg van de gegeven constellatie dus vrij naar binnen kunnen gaan, tot zelfs even in het cytoplasma. De concentratie in de Donnan Free Space zal echter lager blijven dan die in de bodemoplossing.

Voor de ammoniumionen ligt de zaak anders. Een klein deel van de binnengedrongen ionen zal ook in het direct toegankelijke deel van het wortelweefsel vrij in oplossing blijven. Het grootste deel van deze positief geladen ionen zal echter geadsorbeerd worden aan de negatief geladen punten, onder uitwisseling tegen H of een ander reeds tevoren aanwezig kation. Het gevolg van dit adsorptieproces kan reeds een aanzienlijke concentrering van deze ionen tot gevolg hebben.

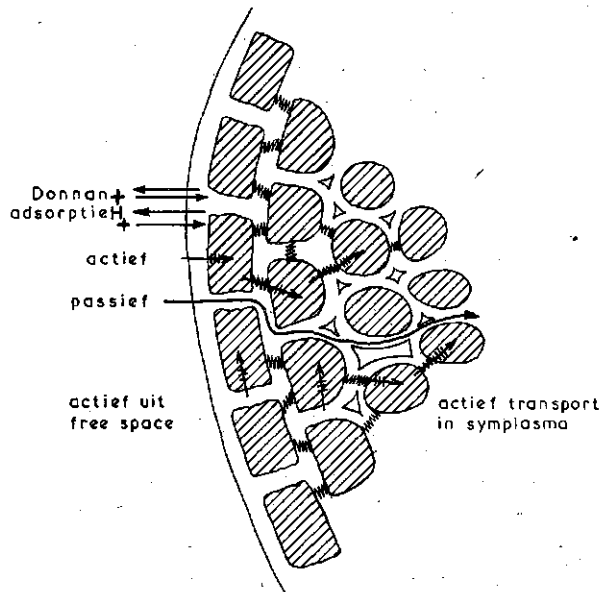


Fig 3

In fig. 3 is een geschematiseerde tekening gegeven van een stukje wortelweefsel met een aanduiding van het verloop van de processen, die bij de opneming een rol spelen.

Men kan zich nu nog afvragen of bij deze eerste fase van passief binnendringen in de wortel nog interacties met andere ionen kunnen optreden. Voor de anionen, bijv. nitraat, zullen deze niet groot kunnen zijn, daar dit ion evenredig met het percentage dat het in het totaal der opgeloste ionen in de bodemoplossing inneemt, zal binnendringen. Voor het ammoniumion, als kation, is de situatie anders. Al naar mate van de dichtheid van negatief geladen punten in de Donnan Free Space (kationen uitwisselingscapaciteit of T-waarde van de wortel) zal er een geringere of grotere preferentie zijn om tweewaardige ionen aan te trekken. Ook de mogelijkheid, dat een deel der negatieve punten specifieke affiniteit voor bepaalde kationen bezit is niet uitgesloten. Interacties met andere kationen, vooral de tweewaardige mag men dus verwachten (Street and Sheat, 1958).

#### HET VERVOER NAAR BINNEN

Na het binnendringen van de stikstofverbindingen in de 'Free Space' van de wortel, zijn ze nog maar nauwelijks in het levende cytoplasma gekomen. Pas in de levende cel kunnen de stikstofverbindingen verwerkt worden en daarnaast is het nodig ze door te geven naar de bovengrondse delen van de plant.

Daar er in de wortel nergens een gesloten impermeabele laag voor ammonium- of nitraationen voorkomt (Wiersum, 1947) bestaat de mogelijkheid dat ionen met het uit de bodem aangezogen water passief mee naar binnen vervoerd worden, grotendeels via de celwanden. Het is vooral Hylmö (1955), die aan dit passief meeslepen grote waarde hecht.

Over het algemeen moet men echter aannemen, dat het naar binnen brengen van de stikstof in de cel gepaard gaat met energieverbruik. Remming van de wortelademhaling remt immers ook de opneming. Het is dit actieve proces, dat tevens kan resulteren in een fysisch niet zonder meer te verklaren ophoping van ionen in cytoplasma of vacuole. Hoe dit actieve proces van opneming gebeurt is nog steeds niet bekend. Heden ten dage is men over het algemeen geneigd het bestaan van stoffen aan te nemen, die tijdelijke verbindingen met de ionen aangaan, waarna ze in deze gebonden vorm naar binnen verplaatst worden. Aan deze z.g. 'carriers' wordt tevens als regel een grote specificiteit voor de binding van speciale ionen toegekend (Van den Honert en Hooymans, 1955).

De voorraad ionen, waarop dit actieve proces aangrijpt is het totaal van wat in de Free Space aanwezig is. Sterke verschillen in de directe voorraad, als gevolg van fysisch-chemische verschillen der wortels, zullen dus ook hun weerslag kunnen hebben op het actieve opname-proces.

Daar de cellen alle onderling door plasmodesmen verbonden zijn, kunnen de ionen met behulp van dit actieve proces doorgevoerd worden tot aan de houtvaten, of zich van cel tot cel verspreiden (Arisz, 1956). Na een afgifte

aan de houtvaten vindt het snelle transport naar de bovengrondse delen plaats met behulp van de hierin voorkomende waterstroming.

#### DE STIKSTOF VERWERKING IN DE WORTEL

Tot nu toe is stilzwijgend verondersteld, dat de stikstofbindingen zoals die in opneembare vorm in de grond voorkomen onveranderd worden doorgegeven naar de bovengrondse delen, om daar verwerkt te worden. Hoewel dit in grote lijnen wel juist is, dient men er toch wel rekening mee te houden, dat de jonge wortel een orgaan is met een zeer intensieve stofwisseling en tevens met een groot synthetiserend vermogen. Als gevolg hiervan, worden aan de bovengrondse delen al verschillende organische stikstofverbindingen toegevoegd, zoals o.m. uit onderzoeken van v. Die (1959) over bloedingsap kan blijken (Kursanov en Kulaeva, 1958, Turchin e.a., 1959). Daar ook deze stofwisselingsprocessen energie vereisen (Yemm en Willis, 1956), is alleen bij een goede aëratie van de bodem een goede voorziening van de spruit met stikstof in anorganische en organische vorm mogelijk (Khotyanovich, 1958).

#### SUMMARY

Of the average amount of about 3000 kg nitrogen per ha only a small amount is in plant available form. Nitrate and ammonium are easily absorbed ions, but also the nitrogen containing organic substances of low molecular weight may enter the plant.

The stock of available nitrogen in the soil can only be exploited if it comes within reach of the absorbing roots. In this regard both mobility of the different nitrogen forms and intensity of rooting are of importance. Nitrate has the largest mobility in the soil, mainly because of its chief occurrence in the soil solution. It also will be almost quantitatively transported to the root surface along with the flow of water in the soil to replenish the absorbed and transpired water. Ammonium is much less mobile, mainly because it is largely in adsorbed state. Desorption of ammonium will only occur in a thin mantle of soil — about as thick as root-hair length-covering the absorption zone. The flow of water towards the root will not transport any appreciable amount of ammonium to the root surface.

Calculations based on data in literature allow the conclusion to be made that the nett soil exploitation by the roots of arable crops may as a rule be regarded as about 5 %. Only in a sod can a 100 percent exploitation be attained. On account of its mobility and transport by flow the nitrate will be extracted from the soil from out of about the total volume of soil occupied by the roots. As regards ammonium only the nett contact zone with the roots will be exploited. Published results in literature demonstrate these principles.

Deleterious soil structures which affect rooting density will affect soil exploitation. Uptake of less mobile ions is hereby much more severely restricted than that of the mobile ones.

The proces of nitrogen uptake is discussed in relation to the sequence of events — entrance in Donnan Free Space, active accumulation, transport and upward translocation. Attention is drawn to recent research which demonstrates that a large part of the absorbed nitrogen is already metabolized in the root and is forwarded to the above ground parts in organic compounds.

## LITERATUUR

- ARISZ, W. H. (1956): Significance of the symplasm theory for transport across the root. *Protoplasma* 46, 5—62.
- BARNES, R. L. and A. W. NAYLOR (1959): Effect of various nitrogen sources on growth of isolated roots of *Pinus serotina*. *Physiol. Plant.* 12, 82—89.
- BAUMANN, H. und G. MAASS (1959): Nitrate content in cultivated soils under different crops. *Z. Pflanzenern. Düng. Bodenk.* 79, (1957) 155—167. ref. *Chem. Abstr.* 53, 7483.
- BLANC, D. (1958): Contribution a l'étude de la nutrition azotée en culture sur sable. *Ann. Agron. Physiol. vég. Suppl. I*, 49—69.
- BRAY, R. H. (1954): A nutrient mobility concept of soil-plant relationships. *Soil Sci.* 78, 9—22.
- BURRIS, R. H. (1959): Nitrogen nutrition. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 10, 301—329.
- COOKE, G. W. and R. K. CUNNINGHAM (1957): Inorganic nitrogen in soils. *Rept. Rothamsted Expt. Sta.* 1956, 53—54.
- DIE, J. VAN (1959): Diurnal rhythm in the amino-acid content of xylem exudate from tomato plants bleeding under constant environmental conditions. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. Series C*, 62, 50—58.
- EMSINGER, L. E. and R. W. PEARSON (1950): Soil nitrogen. *Adv. in Agron.* 2, 81—114.
- FITTS, J. W., W. V. BARTHOLOMEW and H. HEIDEL (1953): Correlation between nitrifiable nitrogen and yield response of corn to nitrogen fertilization on Iowa soils. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 17, 119—122.
- GHOSH, B. P. and R. H. BURRIS (1950): Utilization of nitrogenous compounds by plants. *Soil Sci.* 70, 187—203.
- GIESECKE, F. (1931): Das Stickstoffkapital des Bodens und seine Bestimmung; in Blanck, E.: *Handbuch der Bodenlehre*, Bd. 8 (Berlin), 421—452.
- GOEDEWAAGEN, M. A. J. (1942): Het wortelstelsel der landbouwgewassen. *Handboekje voor de landbouwvoorlichter P.A.W.* (1959).
- HARMSSEN, G. W. (1959): Was kann uns die Bestimmung des Gehaltes löslichen Stickstoffs im Boden lehren? *Z. Pflanzenern. Düng. Bodenk.* 84, 98—102.
- HONERT, T. H. VAN DEN and J. J. M. HOOYMANS (1955): On the absorption of nitrate by maize in water culture. *Acta Bot. Neerl.* 4, 376—384.
- HOORN, J. W. VAN: Het grondwaterstandproefveld Pr. 657. Vijfjarig verslag (1951 t/m 1955) van de Ver. tot Exploitatie van proefboerderijen in de klei- en zavelstreken van de prov. Groningen.
- HYLMÖ, B. (1955): Passive components in the ion absorption in Brouwer's experiments. *Physiol. Plant.* 8, 433—449.
- JENNY, H. and R. OVERSTREET (1938): Contact effects between plant roots and soil colloids. *Proc. Nation. Acad. Sci. U.S.A.* 24, 384—392.
- , — (1939 a): Surface migration of ions and contact exchange. *Journ. Phys. Chem.* 43.
- , — (1939 b): Cation interchange between plantroots and soil colloids. *Soil Sci.* 47.
- KHOTYANOVICH, A. W. (1958): Some peculiarities of the metabolism of pine tree roots as a function of the degree of soil aeration. *Fiziol. Rastenii, Akad. Nauk. S.S.S.R.* 5 (1958), 455—457. *Chem. Abstr.* 53 (1959) 6355.
- KLUTE, A. and J. LETBY (1958): The dependence of ionic diffusion on the moisture content of nonadsorbing porous media. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 22, 213—216.
- KRAMER, P. J. (1957): Relative sums of mineral absorption through various regions of roots. *U.S. Atomic Energy Comm. TID*, 7512, (1956) 287—295. *Chem. Abstr.* 51 8211.
- KULLMAN, A. (1957): Zur Intensität der Bodendurchwurzelung. *Z. f. Acker und Pflanzenbau* 103, 189—197.
- KURSANOV, A. et O. KULAEVA (1958): Le métabolisme des racines et l'assimilation d'ammoniac par les plantes déficientes en phosphore. *Agrochimica* 3, 29—38.

VOORZIENING VAN DE PLANT MET STIKSTOF

- PAVLYCHENKO, T. (1942): Root systems of certain forage crops in relation to the management of agricultural soils. *Nat. Res. Council Canada* no. 1088.
- PRITCHETT, W. L., C. F. ENO and M. N. MALIK (1959): The nitrogen status of the mineral soils of Florida. *Soil. Sci. Soc. Amer. Proc.* 23, 127—130.
- PUTNAM, H. D. and E. L. SCHMIDT (1959): Studies on the free amino acid fraction of soils. *Soil Sci.* 87, 22—27.
- SHALHEVET, J. and P. J. ZWERMAN (1958): Nitrogen response of corn under variable conditions of drainage. *Soil Sci.* 85, 255—260.
- SIMONART, P. et F. PEETERS (1954): Acides amines libres dans l'humus. *Trans, 5th Int. Congr. Soil Sci.* III, 132—136.
- SOKOLOW, A. W. (1956): Die vertheilung der Nährstoffe in Boden und der Pflanzenertrag. Berlin.
- STEVENSON, F. J. and A. P. S. DHARIWAL (1959): Distribution of fixed ammonium in soils. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 23, 121—125.
- STREET, H. E. and D. E. G. SHEAT (1959): The absorption and availability of nitrate and ammonia; in Ruhland, W. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. 8, 150—166.
- SUTCLIFFE, F. J. (1959): Salt uptake in plants. *Biol. Rev.* 34, 159—220.
- TEPE, W. (1958): Die Abhängigkeit der Nährstoffleitung des Bodens von dem Kalk- und Kolloidgehalt. *Verh. d. zweiten u. vierten Kommission d. Intern. Bodenk. Gesellsch. Hamburg* 24-31/8/1958, vol. 2, 147—154.
- und E. LEIDENFROST (1958): Ein vergleich zwischen pflanzenphysiologischen, kinetischen und statischen Bodenuntersuchungswerten. *Landwirtsch. Forsch.* 11, 217—229.
- TURSCHIN, F. V. a.o. (1959): Investigation of nitrogen and metabolism in plants by using  $N^{15}$  isotope. *Landbouwdoc.* 15, 810.
- WALLACE, A. (1954): Ammonium and nitrate nitrogen absorption by citrus. *Soil Sci.* 78, 89—94.
- WEAVER, J. E., J. KRAMER and M. REED (1924): Development of root and shoot of winter wheat under field environment. *Ecology* 5, 26—50.
- WIERSUM, L. K. (1947): Transfer of solutes across the young root. *Rec. Trav. bot. neerl.* 41, 1—80.
- (1958 a): Density of root branching as effected by substrate and separate ions. *Acta Bot. Neerl.* 7, 174—190.
- (1958 b): Velocity of nutrient uptake by excised roots as governed by the soil solution. *Trans. 2nd and 4th Comm. Int. Soc. Soil. Sci. Hamburg* 24-31/8/58, vol. 2, 169—174.
- WINTER, A. G. und F. SCHÖNBECK (1959): Zum Wirkstoffkreislauf Pflanzen-, Tier-, Boden. *Z. Pflanzenern. Düng. Bodenk.* 84, 11—21.
- YEMM, E. W. and A. J. WILLIS (1956): The respiration of barley plants. IX. The metabolism of roots during the assimilation of nitrogen. *New Phytol.* 55, 229—253.