INVLOED VAN HET BODEMMILIEU OP ONTWIKKELING EN ACTIVITEIT VAN HET WORTELSTELSEL

WITH A SUMMARY

EFFECT OF SOIL CONDITIONS ON DEVELOPMENT AND ACTIVITY OF THE ROOT SYSTEM

J. W. VAN LIESHOUT

CENTRUM VOOR

LANDBOUWPUBLIKATIES EN  LANDBOUWDOCUMENTATIE

VERSL. LANDBOUWK. ONDERZ. Nr. 6618 — WAGENINGEN — 1960

206709

INHOUD

Inleiding 1
I. Methode van onderzoek 3
1. Principe 3
2. Isotopenkeuze 3
3. Uitvoering van het onderzoek 4
A. Toedieningswijze 4
B. Toegediend fosfaat 5
C. Activiteitsmeting 6
4. Nauwkeurigheid van de activiteitsmetingen 8
A. Methodefouten 8
B. Bewortelings- en bodemverschillen 8
5. Interpretatie van de activiteitsmetingen 10

II. Ontwikkeling en activiteit van het wortelstelsel in verschillende bodemprofielen 14
1. Inleiding 14
2. Proefgegevens 14
3. Resultaten 16
A. Diep humeuze zandgrond 16
B. Heide-ontginningsgrond 25
C. Humusarme zand- en rivierkleigrond 29
D. Bosontginningsgrond 30
4. Discussie 32

III. Ontwikkeling en activiteit van het wortelstelsel bij verschillende grondbewerking 38
1. Inleiding 38
2. Proefgegevens 38
3. Resultaten 39
A. Aardappel 39
B. Winterrogge 45
C. Haver 49
4. Discussie 51

IV. Ontwikkeling en activiteit van het wortelstelsel bij verschillend bodemvochtgehalte 57
1. Inleiding 57
2. Proefgegevens 58

3. Resultaten 61
A. Vochtige grond 61
B. Droge grond 63
4. Discussie 66

V. De landbouwkundige betekenis van het wortelonderzoek 72
1. Cultuurwaarde van de grond 72
2. Teeltmaatregelen 72
A. Grondbewerking 72
B. Bemesting 73
C. Vochtvoorziening 74
D. Gewassen- en rassenkeuze 74

Samenvatting 77

Summary 80

Literatuur 84

De auteur promoveerde op 11 januari 1961 aan de Landbouwhogeschool te Wageningen op een gelijkluidend proefschrift tot Doctor in de Landbouwkunde

De auteur was tijdens dit onderzoek verbonden aan de afdeling Landbouwplantenteelt van de Landbouwhogeschool te Wageningen

INLEIDING

De bovengrondse groei en produktie van de plant is voor een belangrijk deel afhankelijk van de ontwikkeling en activiteit van het wortelstelsel. Als medium tussen de assimilerende delen van de plant en de grond is de voornaamste functie van de plantenwortel: de opname en het transport van water en voedingsstoffen. Daarnaast is de wortel van betekenis voor de verankering van de plant, het eventueel opslaan van reservevoedsel en de organische stofvoorziening van de grond. Voor een doelmatige plantenteelt is het derhalve van belang een inzicht te hebben in de groei en werkzaamheid van het wortelstelsel van onze cultuurgewassen en dit mede onder de verschillende milieu-omstandigheden. Met name zijn belangrijk:

1. de habitus en de omvang van het wortelstelsel, waarbij de erfelijke eigenschappen, het genotype, het uitgangspunt vormen voor verder onderzoek
2. de wortelactiviteit: hoe verrichten de wortels hun taak als voedsel- en wateropnemende organen en hoe zijn deze functies over het wortelstelsel verdeeld: wortelactiviteitspatroon
3. de invloed van het bodemmilieu (fysische en chemische vruchtbaarheidstoestand, profielopbouw, waterhuishouding) op de ontwikkeling en activiteit van het wortelstelsel
4. op welke wijze en in welke mate de bewortelingseigenschappen door teeltmaatregelen zijn te verbeteren.

Hoewel blijkens uitgebreide wortelonderzoekingen van o.a. KING (1894), SCHULZE (1911) en ROTMISTROFF (1926) het belang van het wortelstelsel reeds lang erkend is, is het toch vooral WEAVER (1926) geweest, die met zijn omvangrijke wortelstudies heeft aangetoond, dat voor het begrijpen en verklaren van verschillende plantenteeltproblemen wortelonderzoek onmisbaar is. Uit zijn waarnemingen, dat de cultuurplanten in het algemeen diep wortelen en in voedselrijke bodemlagen meer wortels en wortelvertakkingen voorkomen dan in voedselarme, kwam hij tot de voor die tijd opzienbarende conclusie:
„De algemeen heersende opvatting, dat in hoofdzaak de oppervlakkige bodemlaag de plant van voedingsstoffen voorziet en de ondergrond het vochtreservoir voor de plant is, moet plaats maken voor het feit, dat de gehele doorwortelde bodemruimte de wortelactiviteit bepaalt". (WEAVER 1926, p. 58).
Onder invloed van de overtuigende resultaten van het onderzoek van WEAVER en zijn leerlingen werd het accent bij het wortelonderzoek geleidelijk meer gelegd op het onderzoek van de milieufactoren, die de ontwikkeling en werkzaamheid van het wortelstelsel beïnvloeden. Hierbij werd het wortelstelsel in zijn geheel, ook de diepere beworteling, betrokken. Het is echter landbouwkundig van groot belang niet alleen de werkzaamheid van het gehele wortelstelsel te kennen, doch

ook van de verschillende delen. Zulk een activiteitspatroon geeft namelijk aanwijzingen aangaande de meest efficiënte toepassing van teeltmaatregelen zoals bemesting, grondbewerking en eventuele vochtvoorziening.
Hier heeft de recente ontwikkeling van de atoomwetenschap en de toepassing hiervan bij het landbouwkundig onderzoek belangrijke perspectieven geopend. De toepassing van radioactieve isotopen als tracers of seinstoffen maakt het mogelijk het wortelstelsel als het ware af te tasten naar de werkzaamste delen, hetgeen met de conventionele onderzoekmethoden moeilijk, zo niet onmogelijk is. Hierbij moge niet onvermeld blijven, dat BOONSTRA reeds in 1942 gewezen heeft op de bruikbaarheid van radioactive isotopen als hulpmiddel bij het wortelonderzoek (BOONSTRA 1942).
In het hier te beschrijven onderzoek is, uitgaande van de tracermethode welke HALL e.a. (1953) ontwikkelden, met behulp van radioactief fosfor ^{32}P getracht de activiteit van het wortelstelsel tijdens verschillende groeistadia van de plant en onder gevarieerde milieu-omstandigheden vast te stellen. Daarbij is de nadruk gelegd op de activiteitsverdeling over boven- en ondergrond. Dit had tot doel een inzicht te krijgen in de betekenis van de ondergrond en de daarin ontwikkelde wortels voor de bovengrondse groei en produktie van de plant.
Voorafgaand echter aan een bespreking van de resultaten van dit vijfjarig onderzoek wordt in hoofdstuk I de methode van onderzoek uiteengezet. De isotopentechniek stelt bijzondere eisen aan de te gebruiken isotoop. De hoge gevoeligheid van de methode vereist bovendien een grote nauwkeurigheid van werken, wil men betrouwbare gegevens verkrijgen, terwijl ook de interactie tussen bodemfosfaat en toegediend fosfaat aandacht vraagt.
In hoofdstuk II worden de wortelontwikkeling en -activiteit in verschillende bodemprofielen besproken. Terwijl over de wortelontwikkeling, in het bijzonder over de worteldiepte en -dichtheid, van diverse cultuurgewassen onder gevarieerde bodemomstandigheden vrij veel gegevens in de literatuur te vinden zijn, staat ten aanzien van de wortelfuncties in de afzonderlijke lagen van onderling verschillende bodemprofielen nog weinig met zekerheid vast.
Hoofdstuk III geeft vervolgens resultaten over de invloed van verschillende grondbewerkingen op zandgrond op de ontwikkeling en de activiteit van het wortelstelsel in de bewerkte en onbewerkte bodemlagen. Bij het onderzoek naar de voor het gewas meest efficiënte grondbewerking speelt de reactie van de bewortéling een voorname rol.
Vanwege de grote betekenis van de factor vocht voor de plantengroei en -produktie, is onder geconditioneerde omstandigheden het verband tussen de wortelontwikkeling, de wortelactiviteit en het bodemvochtgehalte nagegaan (hoofdstuk IV).
Tenslotte wordt in hoofdstuk V de landbouwkundige waarde van het wortelonderzoek en in het bijzonder van de hier toegepaste isotopenmethode aangegeven. Hierbij wordt gewezen op de betekenis van de wortelactiviteit en de verdeling hiervan over het bodemprofiel voor de praktische plantenteelt.

I METHODE VAN ONDERZOEK

1 PRINCIPE

De isotopenmethode bij het wortelonderzoek is gebaseerd op de toepassing van radioactieve isotopen als tracer of seinstof, waarbij de uitgezonden straling aanwijzingen geeft over opname, transport en lokalisatie van het betreffende element. Hierbij wordt gebruik gemaakt van het feit, dat de chemische eigenschappen van de radioactieve en stabiele vorm van een element vanwege dezelfde electronenconfiguratie wel, doch de fysische vanwege de verschillende massa niet gelijk zijn. Dientengevolge onderscheidt de plant deze verschillende vormen niet en neemt van beide op in verhouding tot hun beschikbaarheid. De onderzoeker kan echter langs fysisch-chemische (radioautografie) of fysische weg (o.a. Geiger-Müller-buis) het opnameproces kwalitatief en kwantitatief vervolgen.

2 ISOTOPENKEUZE

De aard van het onderzoek alsmede de eigenschappen en het gedrag van de radioisotoop bepalen de keuze van het te gebruiken element. Vanwege nader te noemen criteria is in dit onderzoek ^{32}P aangewend.
Een eerste eis bij de vaststelling van de activiteitsverdeling over het wortelstelsel is een zo gering mogelijke verplaatsing van de gelokaliseerde seinstof. Uit talrijke onderzoekingen blijkt, dat de beweeglijkheid van het P-ion in de grond zeer gering is (o.a. HERBST 1952, DEAN 1955). Deze bedraagt afhankelijk van de grondsoort, neerslag, P-oplosbaarheid, toegediende hoeveelheid en tijd tussen toedienen en meten 0 – 6 à 10 cm.
Belangrijk is verder het opname- en transportvermogen van het element door de plant. Als essentiële voedingsstof is een meetbare P-opname verzekerd, terwijl de grote transportsnelheid van de wortels naar de bovengrondse plantorganen bewezen is (ARNON e.a. 1940, BIDDULPH 1940, BURRIS 1950).
Het feit, dat ^{32}P louter β-stralen uitzendt maakt het werken hiermede veiliger. Bovendien maken de harde β-stralen (max. energie 1.7 MeV) de werkwijze aanmerkelijk eenvoudiger (zie later).
De toegediende seinstof moet voldoende actief zijn om na eventuele uitwisseling met het inactieve ion in de bodem en bij langere proefperioden in de plant vastgesteld te kunnen worden. Anderzijds stelt een eventuele beschadiging van het wortelweefsel door de straling een grens aan de toe te dienen activiteit.
Over de toelaatbare stralingsdosis, waarbij geen nadelige stralingsinvloed op de plant optreedt, vindt men in de literatuur sterk uiteenlopende gegevens. Zo stelden RUSSEL en MARTIN (1949) een reductie in wortelgewicht en lager P-gehalte in de wortels vast bij een activiteit van 50μC ^{32}P/l voedingsoplossing, overeenko-

mend met ongeveer 33300μC ^{32}P/g P. Op basis van bemestingsproeven met ^{32}P in grond achten BLUME (1952) en PENNER (1954) een toediening van resp. 12500 en 4000μC ^{32}P/g P toelaatbaar, terwijl volgens BOULD e.a. (1953) zelfs 29760μC ^{32}P/g P (500μC/2 kg grond) de proefresultaten niet van betekenis beïnvloedt.
Uit deze en andere gegevens blijkt, dat de proefomstandigheden zoals de ^{32}P-ophoping in de plantenweefsels, de verhouding ^{32}P/totaal P, de isotoopverdeling in de grond en de proefduur minstens zo belangrijk zijn als het activiteitsniveau. Samenvattend hangt de toe te dienen activiteit derhalve af van de halfwaardetijd van de isotoop ($t_{\frac{1}{2}}$ voor ^{32}P = 14,3 dagen), het P-niveau van de grond en de duur van de proef met als criterium voor de stralingsinvloed, dat de opname-verhouding toegediend-P/bodem-P niet beïnvloed wordt. Bij een middelmatig tot hoog P-niveau van de grond en een proefduur van 100 dagen is 0,5 - 1 mC (1 mC = 1000μ C) per object zonder nadelige invloed toelaatbaar.

3 UITVOERING VAN HET ONDERZOEK

A TOEDIENINGSWIJZE

Een nauwkeurig vastgestelde hoeveelheid radioactief fosfaat werd op bepaalde diepte en afstand van de proefplant(en) in de grond gebracht door middel van een boor met een inwendige diameter van 2 mm en 10 mm buiten-diameter (fig. 1).

FIG. 1 Injectieboor voor toediening van ^{32}P-oplossing in de grond

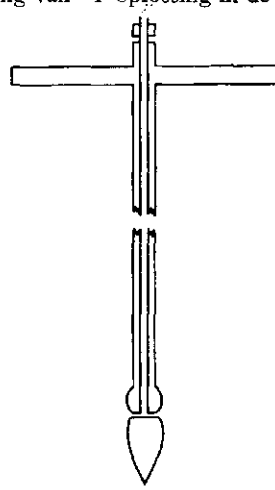


FIG. 1 *Injectionprobe for placing ^{32}P-solution in the soil*

Het boveneinde van de boor is afgesloten door een ventiel, waarop een injectiespuit past; beneden bevat zij 2 openingen in een verdikking die de wrijving bij het in de grond drukken vermindert.

FIG. 2 Injectieschema bij dicht plantverband: rogge en haver (A) en bij afzonderlijk staande planten: maïs en aardappel (B)

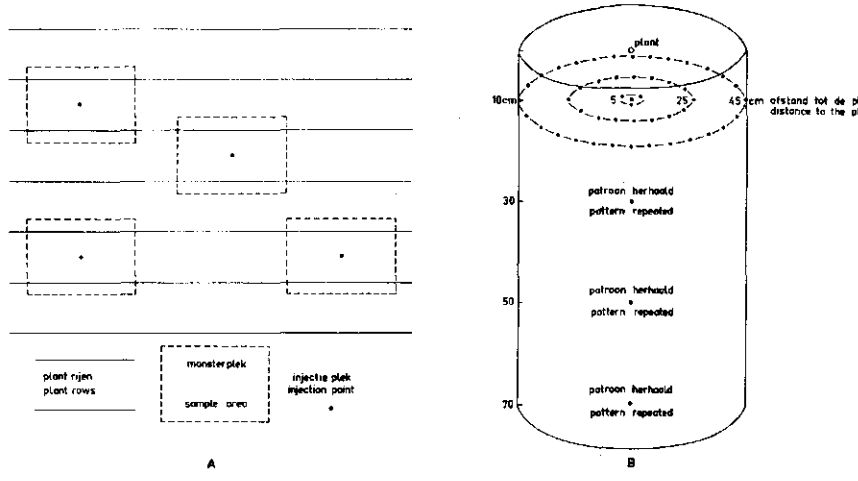


FIG. 2 *Experimental design used in studies with large plant densities: rye and oats (A) and with plants growing separately: maize and potato (B)*

Afhankelijk van het plantverband werd het actieve fosfaat op één plek: bij rogge en haver, of op meerdere plekken rondom de plant: bij maïs en aardappel, toegediend (fig. 2).
In dit laatste geval werd, naarmate grotere afstand tot de plant, dezelfde hoeveelheid fosfaat zodanig over meerdere plekken verdeeld, dat de trefkans van wortels met ^{32}P voor alle proefplanten gelijk is. Hier bestaat een object derhalve uit één proefplant of -pol omgeven door een aantal injecties (fig. 2B), bij rogge en haver uit meerdere proefplanten rondom één injectie (fig. 2A). Elke ^{32}P-lokalisatie: diepte en/of afstand van de plant is een object en vereist uiteraard een afzonderlijke proefplek. Het aantal herhalingen bedroeg bij de graan- en aardappelproeven 9, bij maïs en bakkenproeven 3-5.

B TOEGEDIEND FOSFAAT

Het ^{32}P werd toegediend in de vorm van een KH_2PO_4-oplossing met een activiteit van 0,5–1,2 mC per object, afhankelijk van de proefomstandigheden. De specifieke activiteit van de oplossing, d.i. de hoeveelheid ^{32}P per gewichtseenheid totaal aanwezig fosfor (hier uitgedrukt in mC ^{32}P/g P_2O_5), varieerde van 110-210 mC/g P_2O_5. De reden van deze hoge specifieke activiteit is het P-niveau van de grond zo weinig mogelijk te beïnvloeden.

FIG. 3 Activiteit (t/min.) van een aantal plantmonsters bij verschillende preparaatbereiding: a) droog niet verast, b) droog en verast, c) fosfo-molybdaat-neerslag

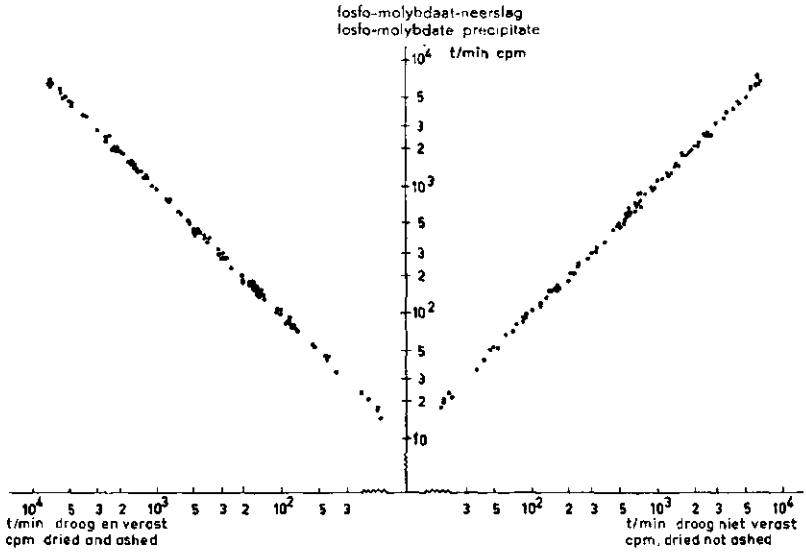


FIG. 3 *Activity (cpm) of a number of plant samples at different preparation procedure: a) dried not ashed b) dried and ashed c) fosfo-molybdate precipitate*

C ACTIVITEITSMETING

Periodiek werd zowel de ^{32}P- als de totale P-opname in de bovengrondse plantendelen bepaald. Bij maïs werd daartoe van elk object (bestaande uit een pol van 3 planten) het derde blad vanaf de groeitop, bij aardappel 3-5 zijstengels + blad per proefplant en bij rogge en haver 5-10 stengels + blad per proefplek geoogst. In deze monsters werd na destructie met Neumannzuur gravimetrisch (vlg. LORENZ) het P_2O_5-gehalte bepaald en de radioactiviteit gemeten (vgl. ATEN 1951). Daar deze bewerkelijke methode voor seriewerk bezwaarlijk is, werd naar een snellere werkwijze gezocht door van 100 monsters met uiteenlopende activiteit drieërlei preparaten te maken:

1. volgens bovenstaande methode
2. gedroogd en verast
3. louter gedroogd materiaal,

en deze preparaten te meten. Toen bleek, dat de activiteit van de 3 verschillende preparaten van eenzelfde plantmonster vanwege de harde β-stralen nagenoeg gelijk was (fig. 3), werd in het vervolg de activiteit in niet veraste droge stof gemeten en daarna in dezelfde preparaten colorimetrisch (molybdeenblauwmethode) het totale P-gehalte bepaald.

De ^{32}P-meting geschiedde met behulp van de Philips-decade-teller PW 4031 met een G.M.-eindvensterbuis 18506, die door een 35 mm dikke loodmantel was af-

FIG. 4 Absorptie β-stralen (^{32}P) door Al-folies (1 Al = 84 mg/cm²). Activiteit zonder Al = 100

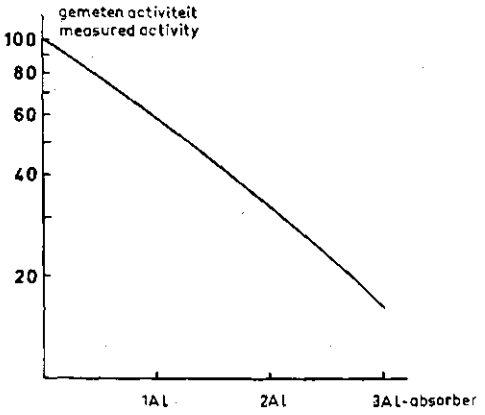


FIG. 4 *Absorption of β-radiation (^{32}P) in Al-absorbers (1 Absorber = 84 mg/cm²). Activity without absorber = 100*

FIG. 5 ^{32}P-activiteit bij verschillende preparaatdikte

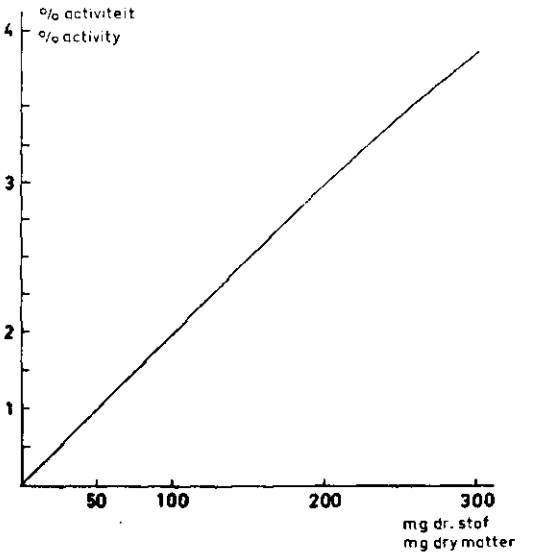


FIG. 5 *^{32}P-activity at different thickness of plant sample*

geschermd. De preparaten, in Al-bakjes van 0,12 mm dikte en een effectieve oppervlakte van 6 cm², werden daartoe in een preparaatslede op 6 mm afstand van het buisvenster loodrecht onder de telbuis gebracht.
Daar de statistische fout van de activiteitsmeting gelijk is aan $\sqrt{N}$ (aantal impulsen) werd een minimumtelling van 1000 aangehouden, zodat deze fout maximaal 3,2% bedraagt. Vanwege de beperkte telcapaciteit van het apparaat (max. 6000 t/min.) was een correctie voor de zgn. „dode tijd" van de telbuis niet noodzakelijk. Wèl noodzakelijk echter was een gedeeltelijke afscherming van de straling in zeer actieve preparaten door Al-folies. De aldus gemeten activiteit werd dan aan de hand van de absorptiecurve van fig. 4 op de werkelijke activiteit omgerekend. Door aftrekking van het „nul-effect", de telling als gevolg van de radioactiviteit van de omgeving en de cosmische straling, verkreeg men dan tenslotte de netto-activiteit. Vanwege de vrij harde β-stralen van ^{32}P behoefde de activiteit alleen bij dikke preparaten een kleine correctie voor zelfabsorptie (fig. 5). Door een zeer uniforme werkwijze, speciaal t.a.v. de monstername, preparaatbereiding en meettechniek, waartoe regelmatig controle-preparaten werden tussengevoegd en het tel-apparaat m.b.v. een Uraan-standaard werd gecontroleerd, was het mogelijk de activiteitscijfers van verschillende objecten te vergelijken. Voor vergelijking van verschillende meetdata moet bovendien rekening worden gehouden met de halfwaardetijd van ^{32}P. Hiertoe werd gebruik gemaakt van de betrekking

$$t_{\frac{1}{2}} = \frac{0{,}3\ t}{\log (Ao/A)}$$

waaruit de activiteit op tijdstip t (A) berekend wordt uit de gegeven beginactiviteit (Ao) en halfwaardetijd ($t_{\frac{1}{2}}$) (COMAR 1955).
Teneinde een indruk te krijgen over de worteldichtheidsverdeling en hieruit een bepaalde activiteitsverdeling eventueel te verklaren, is het gewenst over kwantitatieve bewortelingsgegevens te beschikken. Daartoe zijn bij niet geïnjecteerde planten op plekken overeenkomend met de ^{32}P-lokalisaties periodiek wortelboringen verricht. Deze wortelmonsters ($\pm$ 800 cm^3) geven, na gespoeld, geschoond, gedroogd (bij 60 °C) en gewogen te zijn, een beeld van de wortelverdeling over het profiel.
Tegelijk met de monstername van spruit en wortel werd op elk proefveld, uitgezonderd de grondbewerkingsproef 1955, het bodemvochtgehalte van de injectielagen bepaald. Hieruit is dan na te gaan hoe de wortelactiviteit en het wortelgewicht beïnvloed worden door het vochtgehalte van de grond.

4 NAUWKEURIGHEID VAN DE ACTIVITEITSMETINGEN

Een probleem bij de toepassing van radioactieve isotopen in het wortelonderzoek vormt de onvermijdelijke variabiliteit van de meetcijfers. Deze wordt door tweeërlei factoren veroorzaakt.

A METHODEFOUTEN

Ondanks de grootst mogelijke nauwkeurigheid en uniformiteit van werken treden variaties op, die vanwege de grote gevoeligheid van de isotopenmethode in de resultaten versterkt tot uiting komen.
Zo kan bij ^{32}P-toediening de grond buiten de proefplek enigszins door de zeer actieve injectieboor „besmet" worden. Behalve van de injectiemethode hangt deze besmettingskans sterk af van het vochtgehalte van de grond. Bij laag tot middelmatig vochtgehalte verdeelt de actieve oplossing zich snel in de grond rondom het injectiepunt. In grond op of nabij veldcapaciteit heeft zij echter de neiging langs de boorwand op te stijgen (tabel 1).
Van belang is ook de boorgaten in de grond met dezelfde grond te vullen teneinde abnormale wortelgroei in deze „gangen" en dientengevolge een foutief activiteitspatroon zo veel mogelijk te voorkomen.
Bij de monstername geldt sterk de eis van het oogsten van gelijkwaardige planten of plantendelen: fysiologisch en morfologisch in hetzelfde ontwikkelingsstadium. Dit is een essentiële voorwaarde voor vergelijkbare activiteitscijfers.

B BEWORTELINGS- EN BODEMVERSCHILLEN

Bovengenoemde variabiliteitsoorzaak is echter onbelangrijk in vergelijking met de variatie in activiteit tengevolge van onvermijdelijke plant- en bodemverschil-

TABEL 1 ^{32}P-besmetting (%) van de grond bij verschillend vochtgehalte van de grond

laag cm	^{32}P-injectiediepte					
	30 cm		50 cm		70 cm	
	nat	droog	nat	droog	nat	droog
0—20	13,6	0,5	2,6	0,6	1,7	0,3
20—40	86,4	99,5	10,4	2,2	0,7	0,7
40—60			87,0	97,2	1,6	2,8
60—80					96,0	96,2
	wet	*dry*	*wet*	*dry*	*wet*	*dry*
layer cm	^{32}*P-location depth*					

TABLE 1 ^{32}*P-contamination (%) of the soil column at different moisture content of the soil*

len. Evenmin als het wortelstelsel van verschillende planten van eenzelfde ras of variëteit volkomen identiek is, is dit het geval met de bodem op verschillende plekken. Deze bewortelings- en bodemvariaties beïnvloeden de ^{32}P-opname, die juist door deze factoren bepaald wordt, in sterke mate.

Een indruk van de te verwachten variabiliteit geven de ^{32}P-opnamecijfers in een maïsproef op een uniforme zandgrond, waarbij elke proefplant dezelfde behandeling kreeg (tabel 2). Afhankelijk van het injectieschema vertonen de resultaten van de hier te beschrijven proeven eenzelfde of grotere spreiding. De variabiliteitscoëfficiënten van de afzonderlijke (S%), resp. gemiddelde ($S_{\bar{x}}$ %) opnamecijfers, variëren bij granen (1 injectie per object van meerdere planten) van 13,2 - 279,9% (gem. 91,4) resp. 4,3 – 98,9% (gem. 27) en bij aardappel en maïs (meerdere injecties per object van 1 plant) van 8,2 – 90,7% (gem. 29,3) resp. 3,3 – 37% (gem. 10,4). De grootste spreidingen treden op in de meestal ijl en onregelmatig doorwortelde ondergrond, waaruit de overheersende invloed van de beworteling op de variabiliteit blijkt. Overeenkomstig grote variabiliteitscoëfficiënten vonden BURTON e.a. (1954) bij grassen nl. 147,1 – 221,9% bij 1 injectie en 56,6 – 127,5% bij 3 injecties per object in driehoeksverband.

Ondanks de aanzienlijke variabiliteit is de nauwkeurigheid van de gemiddelde activiteitscijfers, die vanwege de grote bewortelingsverschillen van laag tot laag sterk uiteenlopen, toch zodanig, dat tussen de afzonderlijke bodemlagen statistisch belangrijke verschillen bestaan. Deze treden in hoofdzaak op tijdens de periode van de maximale ontwikkeling van de plant tot na de bloei, waarna tijdens de afrijping de laagverschillen weer afnemen. Het laag-effect hangt derhalve nauw

TABEL 2 Variabiliteit in gewicht en activiteit van maïs bij uniforme behandeling: 0,5mC ^{32}P/plant in 12 injecties: op 20 cm afstand van de plant en 30 cm diepte. S%: variabiliteitscoëfficient

object	aantal monsters	gemiddeld gewicht g	S%	gemiddelde activiteit t/min/100 mg d.s.	S%
plant: *plant*	25	190,3	23,8	178	41,6
blad: *leaf*	25	0,56	19,9	271	41,0
kolf: *ear*	25	52,1	26,9	292	41,8
part of plant	*number of samples*	*average weight g*	S%	*average activity c/min/100 mg d.m.*	S%

TABLE 2 *Variability of weight and activity of maize plants at uniform treatment: 0,5mC ^{32}P/plant injected at 12 places: 20 cm to the side of and 30 cm below the seed*
S %: coefficient of variability

samen met het groeistadium van de plant. Vanwege deze laag-tijd-interactie kan men in principe alleen spreken van activiteitsverschillen tussen de bodemlagen op een bepaald tijdstip. Deze tijd-afhankelijke verschillen wijzen echter op een wezenlijk onderscheid in het verloop en de verdeling van de activiteit tussen de afzonderlijke bodemlagen.
Uit het voorgaande is af te leiden, dat voor een kwantitatieve vaststelling van het activiteitspatroon van het wortelstelsel de isotopenmethode goed bruikbaar is, mits men zoals in dit onderzoek te maken heeft met grote milieuverschillen tussen de objecten, waarbij een middelbare fout van 10 – 20% toelaatbaar is. Wil men echter verschillen $< 10\%$ betrouwbaar vaststellen, dan zal het noodzakelijk zijn de methode te perfectionneren, hetgeen mogelijk is door een verbeterde injectiemethode en vooral meer herhalingen.

5 INTERPRETATIE VAN DE ACTIVITEITSMETINGEN

Het uit de activiteitsmetingen af te leiden begrip „wortelactiviteit" behoeft een nadere definiëring. Hiermede kan enerzijds bedoeld worden de voor de ionenopname geleverde energie, anderzijds de resultante van deze energie: de opname zelf. In deze tweede betekenis wordt hier de term „wortelactiviteit" gebruikt. Als maat voor de wortelactiviteit op een bepaalde plek geldt derhalve de fosfaatopname, of juister gedefinieerd: de specifieke activiteit van de plant, d.i. de ver-

houding $^{32}P/^{31}P + ^{32}P$. Hierdoor worden plant-specifieke verschillen in P-gehalte geëlimineerd en activiteitscijfers van verschillende objecten vergelijkbaar.
Voor een landbouwkundige interpretatie is het wenselijk de wortelactiviteit in een meer praktische vorm uit te drukken. Dit is mogelijk door de verhouding $\frac{\text{spec. act. plant}}{\text{spec. act. toegediend fosfaat}}$, waardoor aangegeven wordt het deel van het in de plant aanwezige fosfaat, dat afkomstig is uit het toegediende fosfaat.
Hierbij treedt echter een complicatie op, waardoor deze verhouding geen juist beeld geeft van de wortelactiviteit. De ^{32}P-opname wordt namelijk beïnvloed door:
1. het beschikbare bodemfosfaat
2. de vastlegging van het toegediende fosfaat in een minder beschikbare vorm.
Daar deze factoren in de bodem van plek tot plek, vooral in verticale richting variëren, zal de specifieke activiteit van de verschillende lokalisaties tengevolge van uitwisselingsreacties niet gelijk en bovenstaande verhouding geen juiste maatstaf voor de wortelactiviteit zijn. Er is een correctie nodig, die deze interactie tussen de bodem en het toegediende fosfaat elimineert (Lipps e.a. 1957).
De bodeminvloed op de ^{32}P-opname werd nagegaan in een potproef. Van de bij de proeven onderzochte bodemlagen werd 750 cm^3 grond gemengd met een KH_2PO_4-oplossing, welke 10 μC ^{32}P bevatte (spec. activiteit = 17,4 mC/g P_2O_5), tot veldcapaciteit bevochtigd en hierin haver als testgewas gezaaid. Ongeveer 6 weken na opkomst werd in de van verschillende bodemlagen afkomstige planten het percentage fosfaat, aan de KH_2PO_4-oplossing onttrokken, bepaald. Tevens werd de A-waarde van deze lagen, zijnde een maat voor het beschikbare bodemfosfaat, berekend uit:

$$A = \frac{B\,(1-y)}{y}$$

waarin B de toegediende hoeveelheid fosfaat en y het gedeelte van het fosfaat voorstelt dat afkomstig is uit de toegediende oplossing (Larsen 1952, Fried en Dean 1952 en Russel e.a. 1954).
Uit de resultaten van deze proef in tabel 3 is af te leiden op welke wijze en in welke mate de opname uit het toegediende fosfaat door de beschikbaarheid van het bodemfosfaat en de fosfaat-fixatie wordt beïnvloed. Een hoge A-waarde betekent veel beschikbaar bodem-P met als gevolg een laag % plant-P afkomstig uit het toegediende fosfaat en omgekeerd. Dit percentage geeft de relatieve beschikbaarheid van het toegediende fosfaat in de verschillende bodemlagen weer. Deze waarden bevatten derhalve een correctiefactor voor het beschikbare bodem-P en ten aanzien van de P-opname tijdens de proefduur tevens voor de P-fixatie. De correctie wordt bepaald door de verschillende waarden per profiel tot een uniforme relatieve P-beschikbaarheid (hier van de bovenlaag) om te rekenen, waardoor de activiteitscijfers van de afzonderlijke lagen vergelijkbaar worden.
Bovenstaande correctie vraagt overigens wel enige reserve. Het is namelijk de vraag of deze gegevens van haver algemeen geldend zijn, hoewel proeven met gerst en rogge overeenkomstige resultaten opleverden. Ook is het denkbaar, dat de fixatie-invloed afhankelijk is van de proefduur en dat het uit de KH_2PO_4-opl.

TABEL 3 Beschikbaarheid van toegediend fosfaat en correctiefactor voor bodemfosfaat in de verschillende objecten.

1) Correctiefactor: $\frac{\%\text{ plant-P uit }^{32}\text{P-oplossing in bovenlaag}}{\%\text{ plant-P uit }^{32}\text{P- oplossing in diepere laag}}$, waarin de bovenlaag als standaard is beschouwd

bodem-profiel	diepte cm	% plant-P uit KH_2PO_4 oplossing	min. waarde verschil 99% (P 0,01)	A-waarde mg P_2O_5/ dm^3 grond	correctie-factor: 1)
L56	10	16,4	5,5	121	
	30	15,2		132	—
	50	12,9		160	—
	70	35,3		43	0,47
L57	10	16,6	6,5	119	
	30	30,2		55	0,55
	50	35,5		43	0,47
	70	35,6		43	0,47
L58	10	18,9	7,8	101	
	30	30,0		55	0,63
	50	28,9		59	0,65
	70	30,4		55	0,62
K57	10	10,1	4,3	211	
	30	11,4		184	—
	50	17,4		111	0,58
	70	41,4		33	0,24
K58	10	8,8	5,7	247	
	30	13,2		156	0,67
	50	36,9		40	0,24
	70	47,1		27	0,19

bodem profiel	diepte cm	% plant-P uit KH_2PO_4-oplossing	min. waarde verschil 99% (P 0,01)	A-waarde	correctie-factor
H: 15	10	17,9	7,0	109	
	20	29,8		57	0,60
	30	50,8		24	0,36
H: 15+10	10	15,7	4,8	128	
	20	19,1		100	0,83
	30	38,9		37	0,40
H: 25	10	33,9	4,8	45	
	20	27,1		64	1,25
	30	42,0		33	0,82
WH57	10	44,3	6,2	31	
	35	46,8		27	—
BK57	10	15,2	5,6	132	
	35	18,4		104	—
BZ57	10	11,5	1,1	183	
	35	14,0		144	0,83
B I		14,2	4,9	143	
II		25,3		71	0,56

soil profile	*depth cm*	*% plant-P from KH_2PO_4 solution*	*L.S.D. (0,01)*	*A-value mgP_2O_5/ dm^3 soil*	*correction factor* 1)

soil	*depth cm*	*% plant-P from KH_2PO_4 solution*	*L.S.D. (0,01)*	*A-value*	*correction factor*

TABLE 3 *Availability of added phosphate (%) and correction factor for soil-P in different layers.*

1) *Correction factor:* $\frac{\%\text{ plant-P from }^{32}\text{P-solution in upper layer}}{\%\text{ plant-P from }^{32}\text{P-solution in lower layer}}$, *in which the upper layer is taken as a standard*

afkomstige % plant-P in de afzonderlijke lagen gewijzigd wordt, indien de wortels ook uit andere lagen van het profiel kunnen opnemen.
Een andere belangrijke vraag bij de interpretatie van de resultaten is in hoever een wortelactiviteitspatroon, gebaseerd op ^{32}P-opname, indicatief is voor de opname van andere voedingsstoffen en water. Plantenfysiologen beweren over het algemeen, dat er geen enkele duidelijke aanwijzing is voor de verschillende essentiële voedingsionen een parallel verlopende absorptie te veronderstellen. Daar staat echter tegenover, dat in recente wortelonderzoekingen een positieve, zij het niet steeds zeer nauwe correlatie, kon aangetoond worden tussen het aantal actieve wortels in een bepaalde laag en de in bepaalde tijd geabsorbeerde hoeveelheid radioactieve isotoop. Dit suggereert, dat de opname van elke voedingsstof bij constante beschikbaarheid tot op zekere hoogte evenredig is met de bewortteling. Nader onderzoek zal hierover uitsluitsel moeten geven.
Deze studie betreft alleen de door ^{32}P-opname gekarakteriseerde wortelactiviteit en de reactie hiervan op wijzigingen in het wortelmilieu. Alle waarnemingeu werden hiervoor met bovengenoemde correctiefactor herleid ten opzichte van de bovengrond.

II ONTWIKKELING EN ACTIVITEIT VAN HET WORTELSTELSEL IN VERSCHILLENDE BODEMPROFIELEN

1 INLEIDING

Het wortelbeeld van een plant wordt enerzijds bepaald door de erfelijke aanleg (genotype), anderzijds door uitwendige omstandigheden (fenotype). Vanwege het over het algemeen grote aanpassingsvermogen kan het wortelstelsel van een en dezelfde plantensoort verschillende vormen vertonen en kan men slechts van een „normaal" wortelbeeld spreken ten opzichte van het bodemmilieu, waarin het wortelstelsel tot ontwikkeling is gekomen (CLEVERINGA 1943). Vandaar vindt men in de literatuur ook zeer gevarieerde gegevens over de diepgang, uitgebreidheid en dichtheid van het wortelstelsel van eenzelfde plantensoort. Hoewel deze modificaties het onderzoek bemoeilijken, zijn uit de morfologische bewortelingsgegevens waardevolle inlichtingen verkregen over de invloed van het bodemmilieu op de beworteling alsmede over de wenselijkheid van eventuele teeltmaatregelen.
Veel minder is bekend over de invloed van het bodemmilieu op de *werkzaamheid* van het wortelstelsel. Toch is het in wezen belangrijker te weten hoe het wortelstelsel zijn functies vervult dan hoe zijn habitus is. Daartoe is met behulp van de in hoofdstuk I besproken isotopenmethode in enige uiteenlopende bodemprofielen de activiteit van het wortelstelsel in verschillende groeistadia van het gewas nagegaan. Daarbij is bijzondere aandacht besteed aan de activiteitsverdeling over de verschillende bodemlagen en aan de betekenis van de ondergrond voor de voedingsstoffen-opname.

2 PROEFGEGEVENS

In tabel 4 zijn van deze in 1956, 1957 en 1958 genomen proeven alle gegevens betreffende de chemische en fysische toestand van de grond, het gewas en de toegediende radioactieve P-oplossing vermeld. Hieruit blijkt een zodanige variatie in bodemeigenschappen en profielopbouw, dat duidelijke verschillen in wortelontwikkeling en -activiteit zijn te verwachten.
Ten aanzien van de ^{32}P-injecties dient nog opgemerkt te worden, dat in de haverproeven per object 1 injectie van 5 cc in negenvoud werd toegediend (injectieschema fig. 2A hoofdstuk I), terwijl in de maïsproef L56 elke injectiediepte werd gecombineerd met 3 afstanden van de proefpol (bestaande uit 3 planten) nl. op 5, 25 en 45 cm afstand. Hierbij werd het injectieschema van fig. 2B toegepast: 3 injecties op 5 cm, 16 op 25 cm en 28 op 45 cm afstand; elk object in viervoud. Dit schema maakt het mogelijk naast de verticale tevens de horizontale verdeling van de wortelactiviteit vast te stellen.

	bodem *soil type*	laag *layer cm*	bodemeigenschappen *soil characteristics*												teeltgegevens *cultivation data*				KH_2PO_4-oplossing KH_2PO_4-*solution*		
			chemische analyse *chemical analysis*						granulaire samenst. *mechanical comp.* %			vochtkarakteristiek *moisture data* vol %									
			pH-KCl	humus[1]) %	P-water	P-citr. z. P-citric acid	K-HCl		< 16 μ	16-150 μ	> 150 μ	pF 2,0	pF 4,2	beschikbaar *available*	gewas *crop*	zaaidatum *sowing*	plant/rijenafstand *plant/row space*	opkomst *germination*	activiteit/object *activity/treatment* μC	injectiedatum *injection date*	spec. act. μC/mg P_2O_5
					mg/100 g grond/*soil*																
L56	diep humeuze zwarte enggrond *deep humus sandy soil; old arable land*	0—20	3,9	4,4	8,3	66	9		10	39	51	18,6	4,5	14,1	mais maize	19/4	100 x 100	10/5	1200	23/5	113
		20—40	3,7	4,9	2,3	32	9		9	39	51	18,4	4,3	14,1							
		40—60	3,7	6,6	1,0	24	8		11	37	52	16,1	2,2	13,9							
		60—80	3,7	7,0	0,8	28	7		12	41	47	15,2	3,1	12,1							
L57	diep humeuze zwarte enggrond *deep humus sandy soil: old arable land*	0—20	4,5	3,6	9,3	66	11		6	45	49	18,1	4,3	13,8	haver oats	9/3	20	21/3	750	10/4	211
		20—40	3,8	3,9	1,8	25	5		6	42	52	20,2	5.1	15,1							
		40—60	3,6	3,6	0,8	23	5		4	57	39	18,2	3,5	14,7							
		60—80	3,6	2,4	0.8	21	4		5	55	40	10,0	1,9	8.1							
L58	diep humeuze zwarte enggrond *deep humus sandy soil; old arable land*	0—20	4,3	3,6	5,0	44	8		6	48	46	18,1	4,3	13,8	haver oats	31/3	20	20/4	500	14/5	141
		20—40	3,8	4,4	1,3	28	6		6	47	47	20,2	5,1	15,1							
		40—60	3,6	4,9	0,8	22	6		7	52	41	18,2	3,5	14,7							
		60—80	3,6	3,0	0,8	21	4		6	55	39	10,0	1,9	8,1							
K57	ondiep humeuze humuspodsol *shallow humus-podzol*	0—20	4,6	5,3	1,5	62	17		4	44	52	25,1	6,6	18,5	haver oats	9/3	20	22/3	750	10/4	211
		20—40	4,1	2,5	0,8	15	6		5	46	49	13,8	3,4	10,4							
		40—60	4,4	1,1	0,6	9	3		7	47	46	9,2	1,5	7,7							
		60—80	4,4	0,8	0,3	7	3		4	42	54	8,1	2,4	5,7							
K58	middelhoge ondiep humeuze heide-ontginningsgrond *medium high ,shallow humus sandy soil reclaimed from heather*	0—20	5,0	5,5	2,3	58	10		5	42	53	21,5	4,6	16,9	haver oats	2/4	20	22/4	500	14/5	141
		20—40	4,4	2,3	0,8	16	6		3	45	52	16,1	2,7	13,4							
		40—60	4,5	1,1	0,3	4	5		4	46	50	6,2	1,2	5,0							
		60—80	4,5	0,5	0,3	4	5		2	38	60	6,1	0,9	5,2							
WH57	zwak humeuze bos-ontginningsgrindzandgr. *light humus gravel sand reclaimed from forest soil*	0—20	4,9	3,0	3,0	51	34		8	22	70	16,7	4,5	12,2	haver oats	4/3	20	16/3	750	17/4	211
		20—40	4,9	1,7	1,5	6	8		7	16	77	12,9	3,5	9,4							
BK57	middelhoge Nude-kleigrond (rivierklei) *medium high „Nude"-clay soil (fluvial sediments)*	0—20	7,3	1,7[2]	—	32	14		40	26	34	33,0	17,0	16,0	haver oats	5/3	20	17/3	750	17/4	211
		20—40	7,1	1,3[2]	—	45	22		34	25	41										
BZ57	zwak humeuze grindzandhoudende enggrond *light humus gravel sandy soil; old arable land*	0—20	4,1	1,7	—	125	10		12	25	63	21,0	7,0	14,0	haver oats	5/3	20	17/3	750	17/4	211
		20—40	4,2	2,1	—	133	13		11	21	68	17,0	4,2	12,8							

TABEL 4 Gegevens van de fysische en chemische bodemeigenschappen, het proefgewas en de toegediende radioactieve fosfaatoplossing. Uitgezonderd BK57 en BZ57 zijn alle objecten: hangwaterprofielen

[1] gloeiverliesmethode [2] elementaire analyse

TABLE 4 *Data of the chemical and physical soil characteristics and informations about growing the test crop and adding radioactive phosphate solution. Except BK57 and BZ57 all soil types have a very deep water table*

[1] *ignition method* [2] *dry combustion method*

Behalve de periodieke bepaling van de activiteit in de bovengrondse plantendelen, van het bodemvochtgehalte en het wortelgewicht per injectielaag, kregen de wortelmonsters van maïs een extra behandeling. Deze werden na schoon gespoeld te zijn in gazen bakjes in een radioactieve KH_2PO_4-oplossing gebracht, welke 4 μC/l (spec. act. $\pm$ 6 μC/g P_2O_5) bevatte. Aan de oplossing werd $\pm$ 25 g glucose toegevoegd en lucht doorgeleid. Na 24 uur werd in de wortelfracties na intensief gespoeld te zijn de activiteit gemeten. Hieruit is af te leiden de activiteit per gewichtseenheid wortels, welke inlichtingen geeft over de aard van de wortels.

3 RESULTATEN

A DIEP HUMEUZE ENGGROND L56, L57 EN L58

L56. De in fig. 6 en tabel 5 weergegeven activiteit en activiteitsverdeling van maïs zijn de gemiddelde waarden van de absolute resp. relatieve activiteit per laag op 5, 25 en 45 cm afstand van de plant (fig. 7 A, B, C, resp. tabel 6). De wortelactiviteit neemt blijkens fig. 6 zowel totaal als per laag regelmatig toe tot aan het rijpingsstadium, waarna een geringe daling optreedt. Opvallend hoog is de activiteit van de 0 – 20 cm laag. Het activiteitsaandeel van de ondergrond is tot de periode van schieten te verwaarlozen. Daarna neemt dit aandeel echter geleidelijk toe tot ongeveer 50% van de totale activiteit (tabel 5).
Het is interessant bij de afzonderlijk staande planten met hun omvangrijk wortelstelsel de wortelactiviteit en de verdeling hiervan over het wortelstelsel nader te analyseren. Uit fig. 7 en tabel 6 is af te leiden, dat de activiteit, zowel totaal als relatief, in de bovengrond afneemt met toenemende afstand van de plant, terwijl zij in de diepere lagen daarentegen met de afstand toeneemt. Het een en ander komt duidelijk tot uiting in fig. 8, waarin van elke ^{32}P-lokalisatie het aandeel in de totaal vastgestelde opname gedurende de gehele groeiperiode is weergegeven. In de laagsgewijze af- resp. toename van de activiteit op grotere afstand van de plant tekent zich het verloop van de wortelontwikkeling af. De hoge wortelactiviteit in de 0 – 20 cm laag ook op grotere afstand van de plant, wijst op een aanvankelijk oppervlakkige wortelontwikkeling, terwijl deze wortels vanwege het steeds gunstige vochtgehalte de gehele groeiperiode actief blijven. Het activiteitsaandeel van de ondergrond wordt eerst na het schiet-stadium van betekenis, doch merkwaardigerwijze in hoofdzaak op grotere afstand van de plant (vgl. fig. 7 A, B en C). Dit is overeenkomstig de bewortelingsgegevens in tabel 7: een hoog wortelgewicht in de 0 – 20 cm laag, terwijl in de ondergrond de beworteling op 25 cm van de plant aanzienlijk hoger is dan loodrecht onder de plant. Deze resultaten in dit homogene diep humeuze zandprofiel met een over de gehele diepte en groeiperiode gunstige vochttoestand (fig. 6), zijn geheel in overeenstemming met gegevens van WEAVER (1926), GOEDEWAAGEN (1942) en met eigen waarnemingen (VAN LIESHOUT 1956). De wortels van maïs groeien aanvankelijk sterk in horizontale richting en buigen vervolgens af naar de ondergrond, te beginnen op

FIG. 6 Gemiddelde opname van fosfaat uit KH_2PO_4-oplossing (in dpm plant-P) door maïs uit verschillende bodemlagen van L56
dpm plant-P uit ^{32}P-oplossing: „wortelactiviteit"
10 cm: 0–20 cm, 30 cm: 20–40 cm, 50 cm: 40–60 cm en 70 cm: 60–80 cm diepte

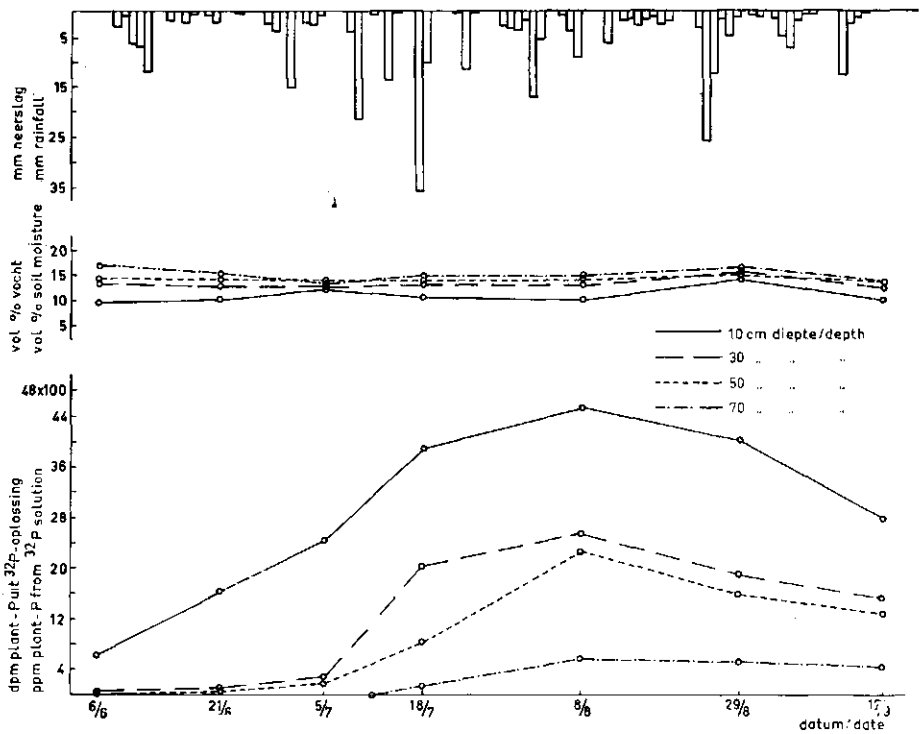


FIG. 6 *Mean uptake of phosphate from KH_2PO_4-solution (in ppm plant-P) by maize from different soil layers of L56*
ppm plant-P from ^{32}P-solution: "root activity"
10 cm: 0-20 cm, 30 cm: 20-40 cm, 50 cm: 40-60 cm, 70 cm: 60-80 cm depth

TABEL 5 Gemiddelde activiteitsverdeling (dpm plant-P uit toegediend KH_2PO_4) bij maïs over de verschillende profiellagen van L56 (totale activiteit in de 4 lagen = 100%)

laag *layer* cm	6/6	21/6	5/7	18/7	8/8	29/8	17/9
0—20	92,3	92,0	83,2	55,9	46,1	49,5	45,6
20—40	5,7	4,0	10,2	29,4	25,7	23,9	25,1
40—60	2,0	4,0	6,6	12,3	22,5	19,9	21,5
60—80	—	—	—	2,4	5,7	6,7	7,8

TABLE 5 *Root activity (ppm plant-P derived from added KH_2PO_4 solution) of maize in various soil layers of L56, expressed in % (total root activity in 4 layers = 100)*

FIG. 7 Wortelactiviteit (dpm plant-P) bij maïs op verschillende diepten en afstanden van de plant in L 56
A: 5 cm, B: 25 cm, C: 45 cm afstand van de plant

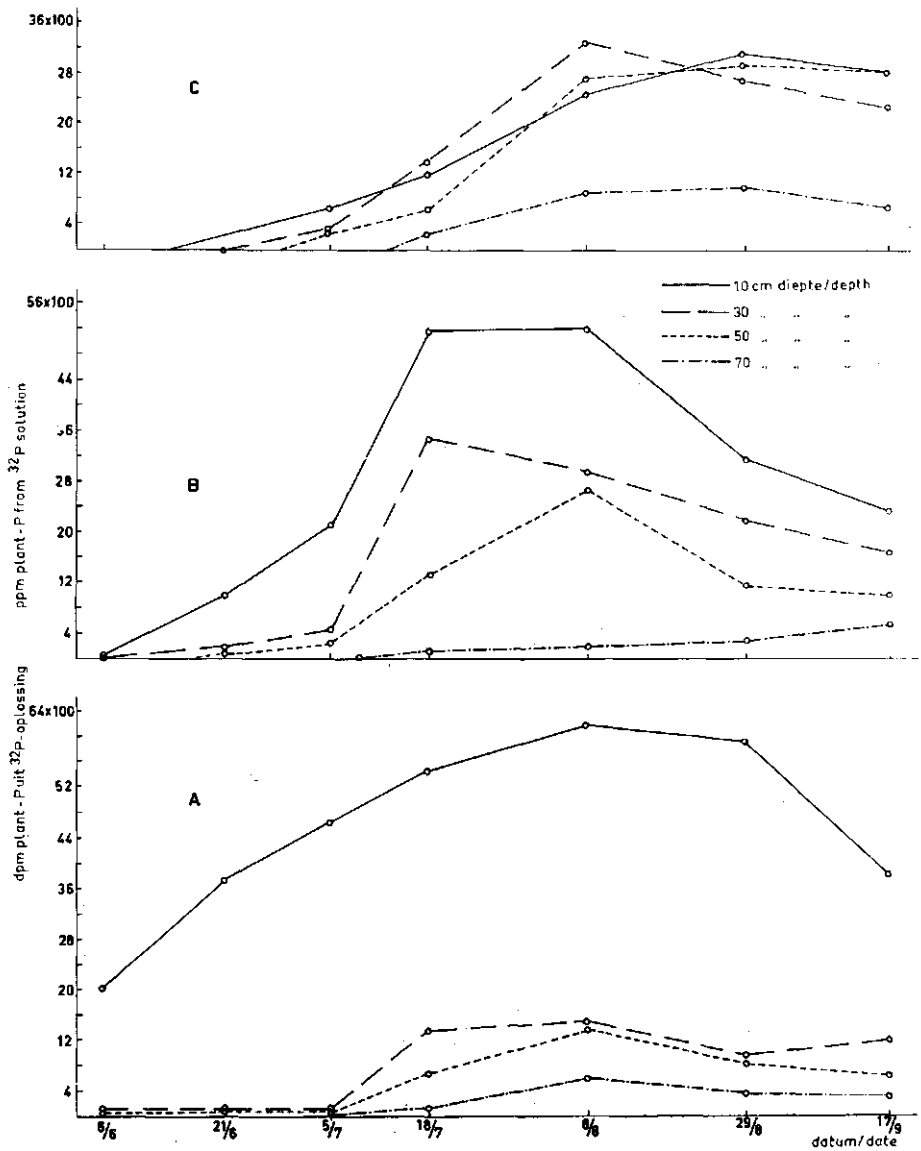


FIG. 7 Root activity (ppm plant-P) of maize at different depths and distances from the plant in L56
A: 5 cm, B: 25 cm, C: 45 cm distance from the plant

TABEL 6 Activiteitsverdeling (%) bij maïs over de verschillende profiellagen op 5, 25 en 45 cm afstand van de plant (totale activiteit op elke afstand = 100)

afstand *distance* cm	laag *layer* cm	6/6	21/6	5/7	18/7	8/8	29/8	17/9
5	0—20	94,2	95,7	96,6	71,7	64,4	74,1	64,8
	20—40	4,6	2,8	2,1	18,0	15,4	11,9	20,0
	40—60	1,2	1,5	1,3	8,8	14,0	9,9	10,4
	60—80	—	—	—	1,5	6,1	4,0	4,7
25	0—20	54,1	79,9	74,7	51,6	47,0	46,4	42,2
	20—40	29,5	7,5	16,6	34,4	26,8	32,4	30,4
	40—60	16,4	12,6	8,5	12,8	24,3	17,0	18,1
	60—80	—	—	—	1,2	1,9	4,2	9,2
45	0—20	—	93,6	51,0	34,0	26,4	32,0	32,8
	20—40	—	6,4	27,0	40,0	34,9	27,7	25,2
	40—60	—	—	22,0	18,3	29,0	29,8	32,8
	60—80	—	—	—	7,7	9,7	10,5	9,2

TABLE 6 *Root activity (%) of maize in various soil layers at 5, 25 and 45 cm distance from the plant (total activity at each distance = 100)*

FIG. 8 Aandeel van de verschillende ^{32}P-lokalisaties in de P-opname (= wortelactiviteit) bij maïs. Totale gemeten wortelactiviteit = 100%

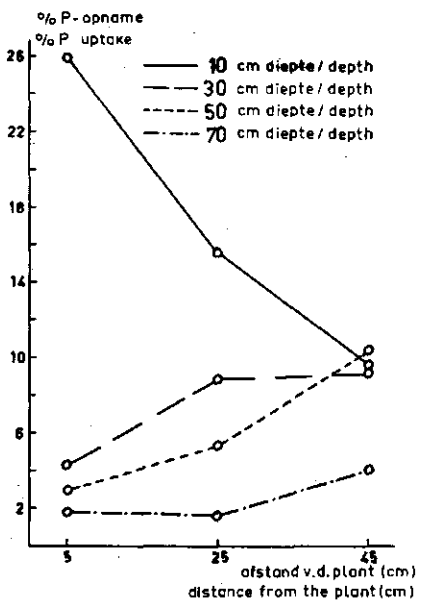


FIG. 8 *Root activity of maize (%) at different ^{32}P-locations. Total measured root activity (P. uptake from solution) = 100%*

TABEL 7 Wortelverdeling (mg/dm³ grond en %) bij maïs in de verschillende profiellagen op 5 en 25 cm afstand van de plant tijdens de groeiperiode (wortels gedroogd bij 60°C)

afstand *distance* cm	laag *layer* cm	21/6 mg	21/6 %	5/7 mg	5/7 %	18/7 mg	18/7 %	8/8 mg	8/8 %	29/8 mg	29/8 %	17/9 mg	17/9 %
5	0—20	110	95,7	138	92,0	278	92,3	308	87,0	430	82,7	518	89,5
	20—40	5	4,3	8	5,3	13	4,3	28	7,9	43	8,3	28	4,5
	40—60	—	—	4	2,7	8	2,7	13	3,7	38	7,3	23	4,0
	60—80	—	—	—	—	2	0,7	5	1,4	9	1,7	10	1,7
25	0—20	3	75,0	13	61,9	25	53,8	28	60,9	35	68,6	58	69,9
	20—40	1	25,0	6	28,6	13	28,0	8	17,4	8	15,7	13	15,7
	40—60	—	—	2	9,5	8	17,2	8	17,4	5	9,8	10	12,0
	60—80	—	—	—	—	0,5	1,0	2	4,3	3	5,9	2	2,4

TABLE 7 *Root concentration (mg dry roots/dm³ soil volume and %) of maize in different soil layers at 5 and 25 cm distance from the plant during the growing period (roots dried at 60 °C)*

grotere afstand van de plant. Geleidelijk wordt dan het onderzochte bodemvolume geheel doorworteld.

Daar de opname plaats vindt in de jonge, nog groeiende worteldelen en het wortelgewicht in hoofdzaak bepaald wordt door het al of niet aanwezig zijn van dikkere volgroeide wortels, rijst de vraag in hoever uit het wortelgewicht de wortelactiviteit is af te leiden. Uit het in fig. 9 door A weergegeven verband tussen het gewicht en de activiteit van wortelmonsters, die gedurende een zekere tijd in een radioactieve voedingsoplossing zijn gebracht, volgt, dat het wortelgewicht op een bepaalde plek een redelijk betrouwbare maatstaf is voor de totale activiteit ter plaatse. Het geeft echter geen uitsluitsel over de absorptiecapaciteit van de afzonderlijke wortels. Hierover wordt men ingelicht door de activiteit per gewichtseenheid wortels. Uit de negatieve correlatie tussen deze verhouding en het wortelgewicht (B) is af te leiden, dat de activiteit door de fijne wortels met te verwaarlozen gewicht, het wortelgewicht echter door de dikkere, weinig actieve wortels bepaald wordt. In wezen is dus niet het wortelgewicht doch de aard van de wortels een maat voor de activiteit van het wortelstelsel. Hierop hebben PHILIPP (1953) en KULLMANN (1957) reeds eerder gewezen.

Nu gaat een hoog wortelgewicht meestal samen met een hoge totale absorptiecapaciteit, daar een plek met veel dikke inactieve wortels in het algemeen ook een groot aantal fijnere actieve wortels bevat. De activiteit per worteleenheid heeft dan ook meer de theoretische betekenis, dat hieruit de geconstateerde activiteitsverschillen nader verklaard kunnen worden.

FIG. 9 Relatie tussen wortelgewicht (mg/dm³ grond) en activiteit (t/min): A ○ en relatie tussen wortelgewicht en activiteit/mg wortel: B •

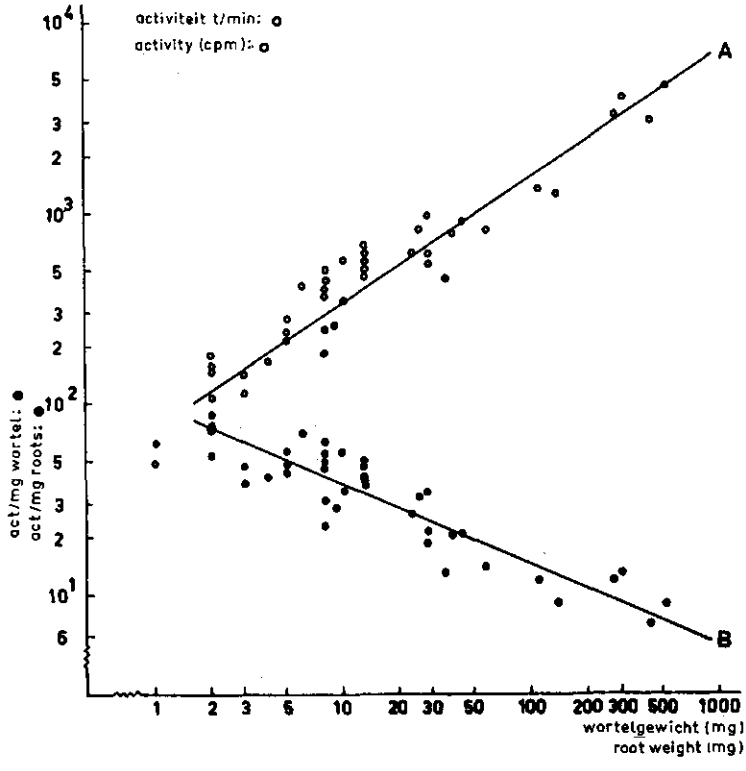


FIG. 9 *Relation between root weight (mg/dm³ soil) and activity (cpm): A ○ and relation between rootweight and activity/mg roots: B •*

L57 en L58. De betrekkelijk geringe verschillen in bodemeigenschappen wettigen een gelijktijdige bespreking van deze twee haverproeven. Het ligt echter voor de hand, dat de resultaten vanwege de milieuverschillen, vooral de weersomstandigheden, aanzienlijk uiteen zullen lopen.

Uit fig. 10 en 11 blijkt, dat de wortelactiviteit in de bovengrond veel groter is dan in de ondergrond en haar maximum bereikt omstreeks het tijdstip van schieten. Terwijl de 20 – 40 cm laag op een aanzienlijk lager niveau een nagenoeg overeenkomstig verloop te zien geeft, neemt de activiteit in de diepere lagen met de ontwikkeling van het gewas geleidelijk toe. De opvallend hoge activiteit in de 40 – 60 cm laag van L58 tot na de bloei wijst op een bijzonder snelle dieptegroei van de wortels in deze periode. Dat daarna de twee bovenste bodemlagen weer een grotere activiteit bezitten kan een vochteffect zijn: zowel in L57 als in L58 gaat een stijging van het bodemvochtgehalte in de bovengrond gepaard met een activiteitstoename. Uit de activiteitsverdeling over de verschillende bodemlagen van L57 en

FIG. 10 Wortelactiviteit en bodemvochtgehalte bij haver in verschillende bodemlagen van L57 (10, 30, 50 en 70 cm diepte)

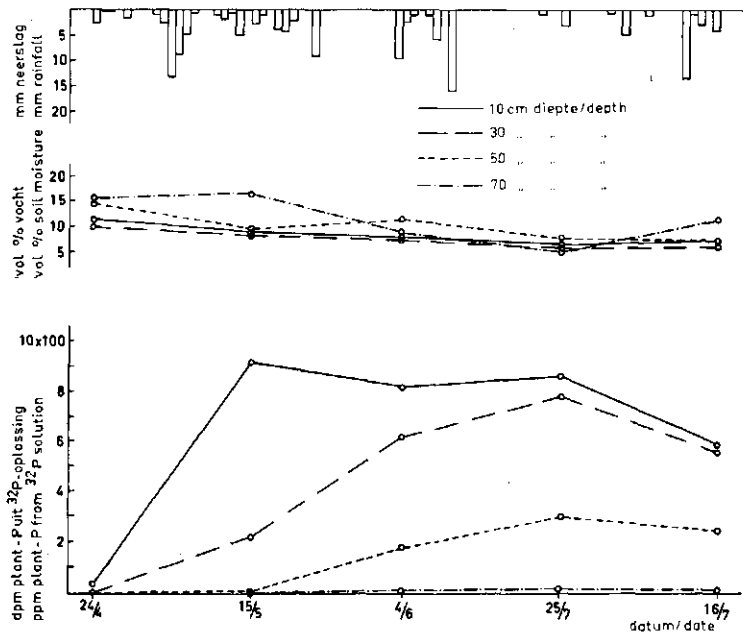


FIG. 10 *Root activity of oats and soil moisture content in different soil layers of L57 (10, 30, 50 and 70 cm depth)*

L58 in tabel 8 blijkt, dat de bovengrond tijdens de gehele groeiperiode het grootste aandeel in de totale wortelactiviteit over 0 – 80 cm heeft. Over de 5 oogstdata gemiddeld vindt in L57 en L58 resp. 57,5 en 51,9% van de totale opname uit de 0 – 20 cm laag plaats. Anderzijds volgt uit een activiteitsaandeel van 40 – 50% van de diepere lagen, dat in deze diep humeuze ongestoorde zandprofielen de ondergrond een belangrijke rol speelt bij de opnameprocessen. Het gewicht en de verdeling van de wortels in tabel 9 komen goed overeen met de activiteitscijfers voor de verschillende lagen. Meer dan 50% van de totale wortelmassa is in de bouwvoorlaag geconcentreerd. Behalve een sterke wortelafname met de diepte, die voor zichzelf spreekt, treedt er vanaf het bloeistadium een daling van het wortelgewicht op. Deze achteruitgang van de beworteling steunt de opvatting, dat het wortelstelsel van graangewassen na de bloei begint af te sterven (JONKER 1958). Een aantal wortels blijft echter tot het einde van de groeiperiode functionneren, hetgeen bovenstaande activiteitsgegevens aantonen.

FIG. 11 Wortelactiviteit en bodemvochtgehalte bij haver in verschillende bodemlagen van L58

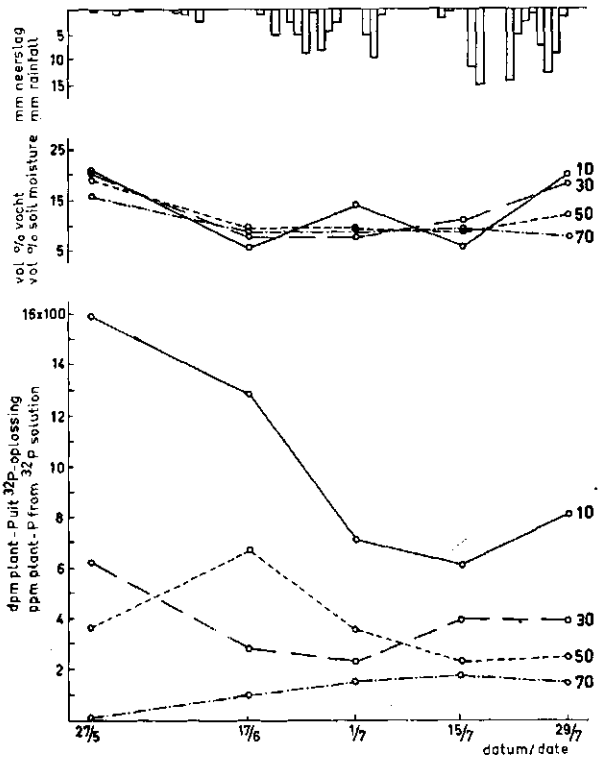


FIG. 11 *Root activity of oats and soil moisture content in different soil layers of L58*

TABEL 8 Activiteitsverdeling (%) bij haver over de verschillende profiellagen van L57 en L58

laag *layer* cm	L57					L58				
	24/4	15/5	4/6	25/6	16/7	27/5	17/6	1/7	15/7	29/7
0—20	94,2	57,0	48,7	42,6	43,9	61,8	54,9	49,2	43,5	50,2
20—40	5,5	35,5	20,0	19,8	10,9	24,0	12,3	16,0	27,9	24,3
40—60	0,3	6,8	18,2	21,9	23,4	14,0	28,6	24,5	16,1	15,7
60—80	—	0,7	13,1	15,7	21,8	0,2	4,2	10,3	12,5	9,8

TABLE 8 *Root activity (%) of oats in different soil layers of L57 and L58*

TABEL 9 Worteldichtheid (mg/dm³ grond en %) bij haver in de verschillende profiellagen van L57 en L58

bodem profiel *soil profile*	laag *layer* cm	mg	%	mg	%	mg	%	mg	%	mg	%
		24/4		15/5		4/6		25/6			
L57	0—20	15	88,3	118	63,1	268	52,8	482	59,3		
	20—40	2	11,7	51	27,3	163	32,1	129	15,9		
	40—60	<1	—	18	9,6	53	10,4	129	15,9		
	60—80	—	—	<1	—	24	4,7	72	8,9		
		27/5		17/6		1/7		15/7		29/7	
L58	0—20	227	88,0	294	58,1	309	48,4	392	58,8	216	57,3
	20—40	18	7,0	105	20,8	190	29,7	126	18,9	74	19,6
	40—60	13	5,0	70	13,8	86	13,5	88	13,2	58	15,4
	60—80	<1	—	37	7,3	54	8,4	61	9,1	29	7,7

TABLE 9 *Dry weight of roots (mg/dm³ soil volume and %) of oats in different soil layers of L57 and L58*

FIG. 12 Wortelactiviteit en bodemvochtgehalte bij haver in verschillende bodemlagen van K57

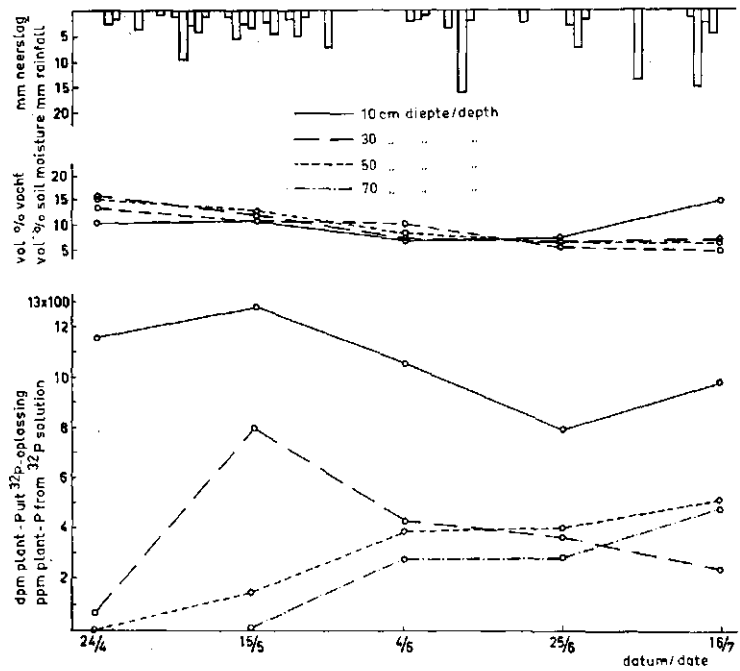


FIG. 12 *Root activity of oats and soil moisture content in different soil layers of K57*

FIG. 13 Wortelactiviteit en bodemvochtgehalte bij haver in verschillende bodemlagen van K58

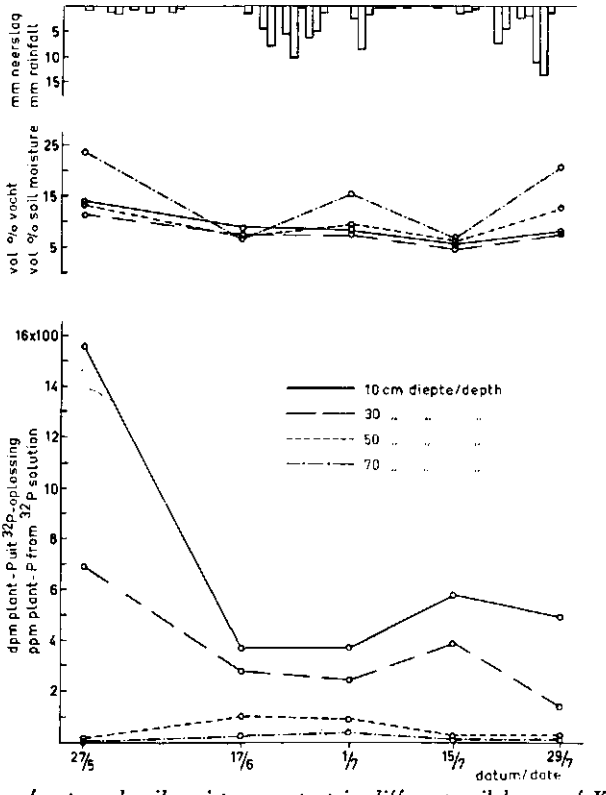
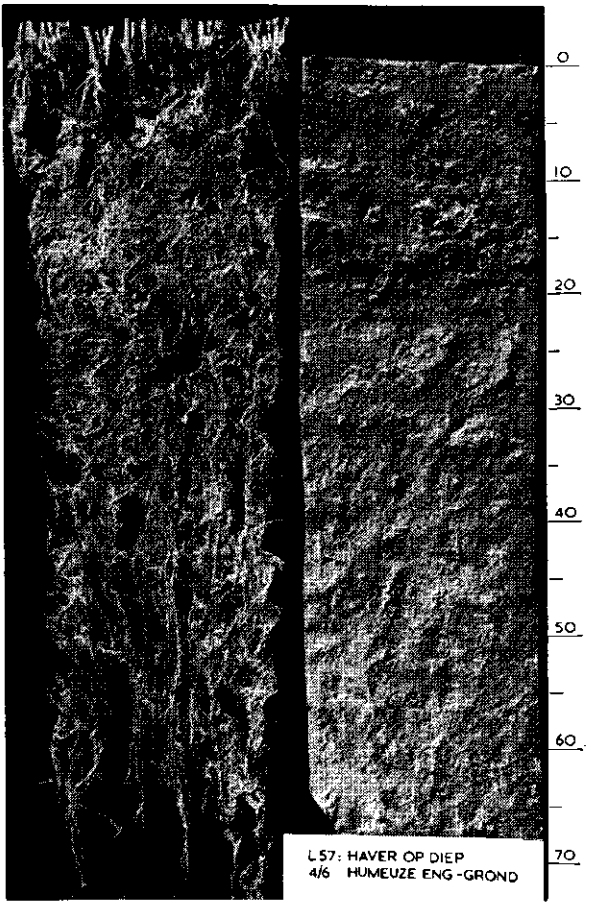


FIG. 13 *Root activity of oats and soil moisture content in different soil layers of K58*

B HEIDE-ONTGINNINGSGROND K57 EN K58

K57: Ondiep humeuze humuspodsol (fig. 12),
K58: middelhoge ondiep humeuze heide-ontginningsgrond (fig. 13).
Hoewel bodemkundig verschillend, zullen K57 en K58 tegelijk besproken worden, vanwege de overeenkomstige resultaten, die aanzienlijk afwijken van de onder A genoemde humeuze enggronden. Er bestaat namelijk een groot verschil tussen het activiteitspatroon van de diep humeuze enggrond en van de ontginningsgronden. Terwijl in het eerste geval de hoge activiteit van de bovengrond sterk afsteekt tegen de lagere, hoewel niet onbelangrijke, activiteit van de 3 diepere lagen, treedt in K57 en K58 een scherp onderscheid op tussen de 2 bovenste bodemlagen met een hoge en de 2 diepste lagen met een zeer geringe opname.
Dit grote verschil blijkt ook uit de activiteitsverdeling over 0 – 80 cm in tabel 10. Hieruit is af te leiden, dat in K57 en K58 gemiddeld ongeveer 90%van de totale opname uit de 0 – 40 cm laag afkomstig is, terwijl dit bij L57 en L58 gemiddeld 72%bedraagt. Het geringe aandeel van de ondergrond van K57 en K58 hangt



Wortelontwikkeling van haver op diep humeuze enggrond, L 57.

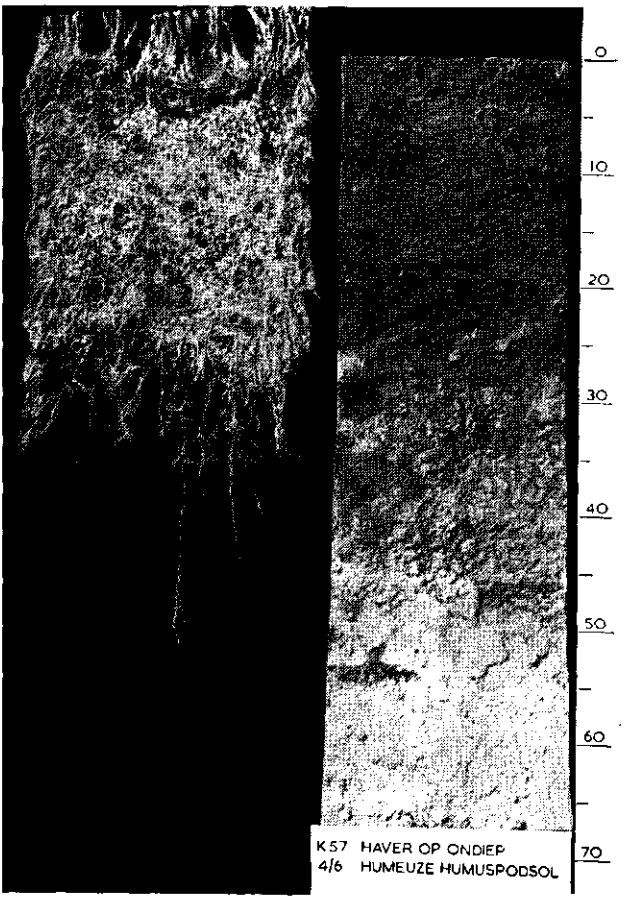
Root development of oats on deep humus old arable sandy soil, L57.

samen met de ongunstige vruchtbaarheidstoestand van deze lagen (vgl. tabel 4). Zo is de relatief hoge activiteit in de 40 – 60 cm laag van K57 ook te verklaren uit de gunstigere bodemeigenschappen van deze laag: hoger P- en slibgehalte en meer beschikbaar water (tabel 4).

Het in K58 (en L58) afwijkende activiteitsverloop is een gevolg van het late aanvangstijdstip van de proef. Het vanwege het ongunstige voorjaar van 1958 laat gezaaide en traag ontkiemende gewas ontwikkelde zich daarna zo snel, dat het gewas op de eerste bemonsteringsdatum in 1958 reeds aanzienlijk verder ontwikkeld was dan tijdens de eerste oogst in 1957. Dit verschil in ontwikkelingsstadium bij het begin van de proef komt ook tot uiting in de bewortelingsgegevens in tabel 11. Op 27 mei 1958 is het wortelgewicht reeds van dezelfde grootte-orde als op 4 juni 1957 (derde oogst). Door deze verschuiving van de proefperiode lijkt de wortelverdeling in K58 gunstiger dan in K57, waar in de waarnemings-

Wortelontwikkeling van haver op ondiep humeuze humuspodsol, K57.

Root development of oats on shallow humuspodsol, K57



periode gemiddeld 79% van de totale hoeveelheid wortels in de 0 – 20 cm laag voorkomt en 16% in de 20 – 40 cm laag. Voor K58 zijn deze percentages resp. 72 en 23.

Overigens is zowel in K57 als K58 de beworteling zo oppervlakkig, (gemiddeld 95% van de totale wortelmassa in de 0 – 40 cm laag) dat de plant voor haar voedsel- en wateropname vrijwel geheel aangewezen is op de 0 – 40 cm laag en dat het teeltrisico op deze gronden zeer groot is. Een bewijs hiervan geeft de geringe droge stofopbrengst in K57 vanwege de droogteperiode in juni/juli, terwijl K58 met een gunstige neerslaghoeveelheid en -verdeling een goede opbrengst vertoont (vgl. tabel 15). De cultuurwaarde van de hogere en minder vruchtbare gronden hangt dus grotendeels af van de mogelijkheid om een diepgaand wortelstelsel tot ontwikkeling te brengen.

TABEL 10 Activiteitsverdeling (%) bij haver over de verschillende profiellagen van K57 en K58

laag *layer* cm	K57					K 58				
	24/4	15/5	4/6	25/6	16/7	27/5	17/6	1/7	15/7	29/7
0—20	83,0	79,3	50,0	43,8	41,8	68,4	47,0	49,7	58,3	74,3
20—40	14,6	19,6	38,3	39,8	39,6	30,7	35,6	33,2	39,0	21,6
40—60	2,4	0,9	10,8	15,3	17,3	0,9	13,6	12,1	2,3	2,7
60—80	—	0,2	0,9	1,1	1,3	—	3,8	5,0	0,4	1,4

TABLE 10 *Root activity (%) of oats in different soil layers of K57 and K57*

TABEL 11 Worteldichtheid (in mg/dm³ grond en %) bij haver in de verschillende profiellagen van K57 en K58

bodem profiel *soil profil*	laag *layer* cm	mg	%	mg	%	mg	%	mg	%	mg	%
		24/4		15/5		4/6		25/6			
K57	0—20	15	88,2	70	80,5	177	75,0	505	72,6		
	20—40	2	11,8	13	14,9	38	16,1	138	19,8		
	40—60	—	—	4	4,6	18	7,6	45	6,5		
	60—80	—	—	—	—	3	1,3	8	1,1		
		27/5		17/6		1/7		15/7		29/7	
K58	0—20	195	85,9	330	79,2	359	67,3	428	64,7	198	62,7
	20—40	27	11,9	73	17,5	145	27,2	198	29,9	86	27,2
	40—60	5	2,2	13	3,1	26	4,9	30	4,5	28	8,9
	60—80	—	—	1	0,2	3	0,6	6	0,9	4	1,2

TABLE 11 *Dry weight of roots (mg/dm³ soil and %) of oats in different soil layers of K57 and K58*

C HUMUSARME ZAND- EN RIVIERKLEIGROND BZ57 EN BK57

Deze kunstmatig naast elkaar aangebrachte profielen vertonen zowel chemisch als fysisch grote verschillen (tabel 4). Vanwege hun overeenkomstige ligging en proefopzet worden de resultaten echter hiervan tesamen weergegeven. Om proeftechnische reden, moeilijke toegankelijkheid van de diepere ondergrond, zijn hier slechts 2 laagdiepten onderzocht nl. 0 – 20 en 20 – 40 cm.

FIG. 14 Wortelactiviteit en bodemvochtgehalte bij haver op 10 en 30 cm diepte van BK57 en BZ 57

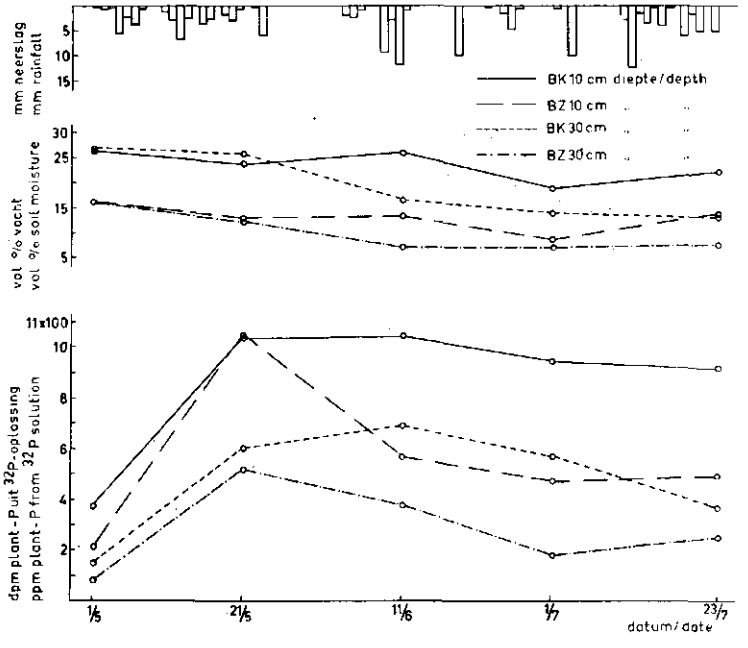


FIG. 14 *Root activity of oats and soil moisture content at 10 and 30 cm depth of BK57 and BZ57*

Ondanks de zeer uiteenlopende bodemeigenschappen vertonen de activiteitscurven in fig. 14 slechts betrekkelijk geringe verschillen. Beide profielen vertonen in beide lagen aanvankelijk een sterke toename van de activiteit, die na de uitstoelingsperiode in BK weinig, in BZ aanzienlijk afneemt. Ook heeft de bovengrond in beide bodemtypen het grootste aandeel in de totale opname uit de onderzochte laag van 0 – 40 cm; gemiddeld namelijk ca. 2/3 van de totale activiteit. De opvallend hogere activiteit in BK na het jeugdstadium is waarschijnlijk een gevolg van de fysische toestand van de ondergrond, die voor een diepe wortelontwikkeling minder gunstig is: ondoorlatend, storende zandlaagjes (vgl. GOEDE-

TABEL 12 Worteldichtheid (in mg/dm³ grond en %) bij haver in de verschillende profiellagen van BK57 en BZ57

bodem profiel *soil profile*	laag *layer* *cm*	1/5		21/5		11/6		1/7		23/7	
		mg	%	mg	%	mg	%	mg	%	mg	%
BK57	0—20	31	75,6	135	64,3	358	61,6	383	51,3	243	45,2
	20—40	10	24,4	75	35,7	223	38,4	363	48,7	295	54,8
BZ57	0—20	25	73,5	125	63,1	285	52,8	413	56,0	348	67,5
	20—40	9	26,5	73	36,9	255	47,2	325	44,0	168	32,5

TABLE 12 *Dry weight of roots (mg roots/dm³ soil and %) of oats in two soil layers of BK57 and BZ57*

WAAGEN e.a. 1955). Hierdoor wordt de activiteit in het kleiprofiel meer in de 0 – 40 cm laag geconcentreerd, terwijl in het zandprofiel het activiteitspatroon zich over een grotere diepte uitbreidt.
De wortelcijfers in tabel 12 steunen deze opvatting. De totale wortelmassa tot 40 cm diepte is in BK een weinig hoger. Belangrijker is echter, dat tijdens de latere groeistadia van de plant in de 0 – 20 cm laag BZ, in de 20 – 40 cm laag BK het hoogste wortelgewicht vertoont. Deze wortelverdeling gecombineerd met de droogteperiode in juni-juli maken enerzijds de activiteitsvermindering in BZ, anderzijds de hogere activiteit in BK door een betere vochtvoorziening en beworteling aannemelijk.
Overigens blijkt dit activiteitsverschil tussen BZ en BK niet belangrijk te zijn gezien de uiteindelijke bovengrondse produktie (vgl. tabel 15). Blijkbaar is de wortelactiviteit na de bloei minder essentieel. De haverwortels beginnen in dit stadium af te sterven en er treedt naast een opname tevens een verlies van voedingsstoffen op (VAN ITALLIE 1937).

D BOS-ONTGINNINGSZANDGROND WH57

Deze hoge, zwak humeuze en voedselarme zandgrond is evenals de twee voorgaande profielen slechts tot op 40 cm onderzocht. De diepere ondergrond was vanwege de aanwezigheid van veel grind en stenen moeilijk bereikbaar en lijkt landbouwkundig ook nauwelijks van betekenis.
De wortelactiviteit van haver in deze lichte, droogtegevoelige zandgrond vertoont ondanks zijn sterk afwijkende eigenschappen eenzelfde beeld als die in BZ (fig. 15). Gedurende de gehele groeiperiode is de activiteit in de bovengrond het hoogst en bedraagt gemiddeld 67% van de totale activiteit in de 0 – 40 cm laag. Opvallend is, dat de wortelactiviteit in de geelbruine grindrijke ondergrond,

FIG. 15 Wortelactiviteit en bodemvochtgehalte bij haver op 10 en 30 cm diepte van WH57

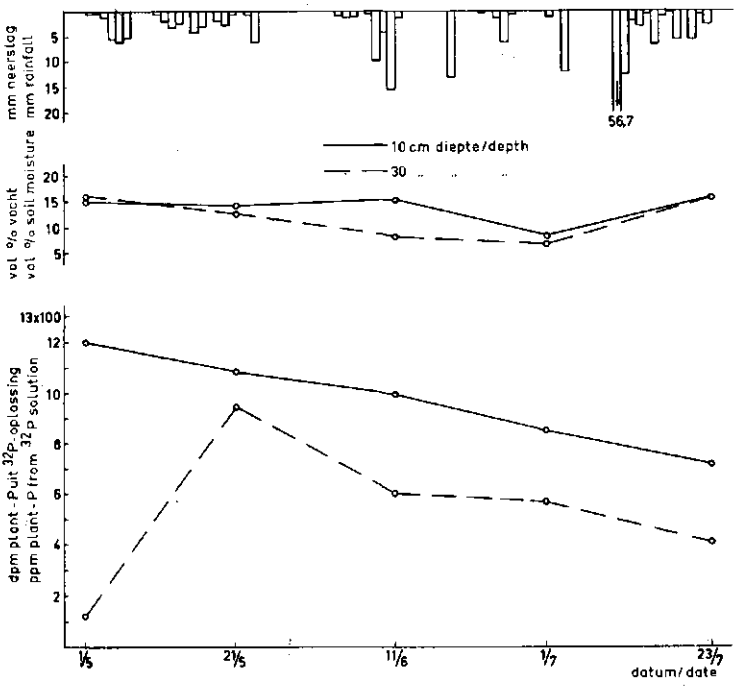


FIG. 15 *Root activity of oats soil moisture content at 10 and 30 cm depth of WH57*

TABEL 13 Worteldichtheid (in mg/dm³ grond en %) bij haver in de verschillende profiellagen van WH57

bodem profiel *soil profile*	laag *layer* *cm*	1/5		21/5		11/6		1/7	
		mg	%	mg	%	mg	%	mg	%
WH57	0—20	43	82,7	165	65,8	598	60,6	530	56,2
	20—40	9	17,3	86	34,2	388	39,4	413	48,3

TABLE 13 *Dry weight of roots (mg/dm³ soil and %) of oats in two soil layers of WH57*

die algemeen als ongunstig wordt aangemerkt, aanzienlijk is. De diepte tot waar de bodem volledig benut wordt, kan dan ook veilig op 40 cm gesteld worden. Dit is ook af te leiden uit het vastgestelde wortelgewicht in tabel 13. Over de gehele waarnemingsdiepte is de beworteling zeer intensief, terwijl bij het volgroeide gewas ruim 40% van de totale wortelmassa in de 20 – 40 cm laag voorkomt. Hieruit blijkt, dat de ondergrond, zelfs bij minder gunstige eigenschappen, een belangrijke taak vervult bij de voedsel- en vochtvoorziening van de plant.

4 DISCUSSIE

Bij de vaststelling van een grote worteldiepte wordt algemeen gewezen op het belang van de ondergrondbeworteling voor de vochtvoorziening van het gewas, terwijl de meer oppervlakkige wortels de voedingsstoffenopname verzorgen. Hoewel deze opvatting in zijn algemeenheid ook wel juist zal zijn, is het in wezen een kwestie van een grotere of geringere werkzaamheid van het gehele wortelstelsel zonder een specifieke functie-verdeling tussen de wortels onderling. Reeds WEAVER (1926) heeft gewezen op de betekenis van de ondergrond zowel voor de voedsel- als wateropname door de diepergaande wortels.
Het activiteitspatroon van het wortelstelsel hangt, behalve van het bewortelingsvermogen en -type van de plantensoort, in sterke mate af van de aard en toestand van het bodemmilieu. Elke vastgestelde activiteitsverdeling is een op zichzelf staand geval en laat derhalve geen algemeen geldende conclusie toe. De grote variatie in de bodemeigenschappen en profielopbouw en de sterke modificeerbaarheid van het wortelstelsel kunnen bij eenzelfde plantensoort een zeer verschillend wortelbeeld en activiteitspatroon geven. Zo kan men op gronden met een bovenlaag rijk aan voedingsstoffen, lucht en water en met een snelle vochttoevoer uit de ondergrond, uitstekende gewassen aantreffen met een overigens zeer oppervlakkig wortelstelsel (CLEVERINGA 1943, GOEDEWAAGEN 1955). Daar tegenover staan de meer „normale" gronden, waarvan de ondergrond zowel voor de vocht- als voedselvoorziening van de plant onmisbaar is, vooral wanneer tijdens droogteperioden de vocht- en voedselopname uit de bovengrond belemmerd wordt. Bestudering van de habitus en het activiteitspatroon van het wortelstelsel van één en hetzelfde gewas of ras in verschillende bodemtypen geeft waardevolle inlichtingen over de cultuurwaarde van de grond en de teeltmogelijkheden van het gewas.
In de enggronden, L56, L57 en L58, met een 60 – 100 cm dikke humeuze en goed vochthoudende teeltlaag zonder storende lagen kan het wortelstelsel zich onbelemmerd in de diepere lagen uitbreiden. Door de intensieve beworteling van de ondergrond kan op deze profielen de effectieve worteldiepte d.i. de diepte tot waar het wortelstelsel de bodem volledig kan benutten, veilig op 60 – 80 cm gesteld worden en de hoeveelheid beschikbaar vocht op 100 mm.
Het kleiprofiel, BK57, waarvan de zware bovengrond ($\pm$ 40% $<2\mu$) geleidelijk overgaat in de zandige ondergrond, zal een geringere worteldiepte geven. Doch

daar staat een grotere vochtreserve in de bovenste 40 – 50 cm tegenover. Minder gunstig is de toestand bij de bos-ontginningszandgrond, WH57, waarvan de humeuze bovengrond op 25 cm overgaat in overwegend grof zand en grind. Toch werd hier bij haver en een aantal groenvoedergewassen tot op 60 à 70 cm diepte een aanzienlijk aantal wortels en een duidelijke vochtonttrekking waargenomen. Uit deze gegevens alsmede uit het wortelgewicht en de activiteit bij haver tot 40 cm diepte is af te leiden, dat de ondergrond van dit profiel voor de plant niet onbelangrijk is. Wel is het vochthoudend vermogen gering en kan een effectieve wortelzone van 40–50 cm slechts ± 50 mm beschikbaar water bevatten. Doch juist op dergelijke droogtegevoelige gronden is elke uitbreiding van het doorworteld bodemvolume een belangrijke winst en vermindert zij het teeltrisico. Nog ongunstiger dan WH57 zijn de heide-ontginningsprofielen K57 en K58. Hier treft men ongeveer 70% van de totale wortelmassa in 0 – 20 cm humeuze

FIG. 16 Laagsgewijze vergelijking van de activiteit in een diep humeuze enggrond (L) en een heide-podsolgrond (K).
Totale activiteit per laag van L 57 + L 58 + K 57 + K 58 = 100%

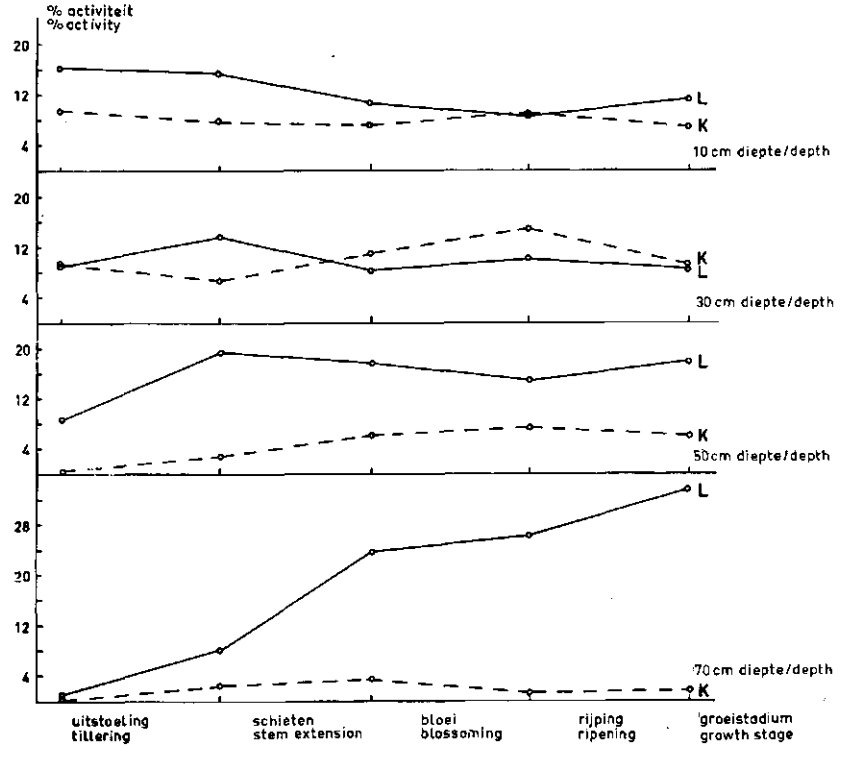


FIG. 16 *Comparison of the activity in the corresponding layers of a deep humus old arable sandy soil (L) and a podsolic heather soil (K).*
Total activity per layer of L 57 + L 58 + K 57 + K 58 = 100%

bouwvoorlaag aan. In de daaronder gelegen B- of inspoelingslaag tot 30 cm nog ± 25% van de wortels, terwijl na de vrij scherpe overgang in de geelwitte zandondergrond nog slechts enkele wortels voorkomen. Het gewas is practisch geheel aangewezen op de 0 – 30 cm bodemlaag en beschikt derhalve over een zeer beperkt vocht- en voedselreservoir. De effectieve worteldiepte in deze profielen bedraagt dan ook niet meer dan 30 cm met ± 40 mm beschikbaar vocht. De gewassenkeuze is op deze gronden zeer beperkt en het teeltrisico zeer groot. De wortelactiviteit in bovengenoemde bodemprofielen is in twee duidelijk onderscheiden patronen samen te vatten, nl. één voor de diep humeuze enggrond en één voor de ontginningsgrond. In fig. 16 is voor deze beide profieltypen de activiteit, uitgedrukt in % van de totale activiteit per laag van L57 + L58 enerzijds en K57 + K58 anderzijds op de verschillende oogstdata, laagsgewijze weergegeven. De activiteitscijfers van L56 zijn vanwege het afwijkend proefgewas maïs, van BZ57, BK57 en WH57 vanwege de geringe waarnemingsdiepte buiten beschouwing gelaten. Uit de laagsgewijze vergelijking van de activiteit in de humeuze enggrond (L) en de ontginningsgrond (K) is te zien, dat in de twee bovenste 20 cm bodemlagen het activiteitsverschil tussen beide profieltypen gering is. Op 50 cm diepte echter is de activiteit in het L-profiel aanzienlijk hoger dan in het K-profiel, terwijl dit verschil op 70 cm nog groter is. De lage wortel-

TABEL 14 Relatieve wortelactiviteit in (links) en vochtonttrekking[1]) uit (rechts) de afzonderlijke lagen van de verschillende bodemprofielen

laag *layer* *cm*	L56	L57	L58	K57	K58	L56	L57	L58	K57	K58
0—20	51,2	57,5	51,9	59,7	59,6	51,4	27,7	32,2	67,3	50,9
20—40	22,5	18,2	20,9	30,3	32,0	33,6	36,9	32,2	19,3	47,0
40—60	18,7	14,1	19,8	9,3	6,3	11,6	29,1	31,1	9,9	1,9
60—80	7,6	10,3	7,4	0,7	2,1	3,4	6,3	4,5	3,5	0,2

TABLE 14 *Root activity (%) (left) and moisture depletion (%) (right) in different layers of various soil profiles (Total activity and moisture depletion respectively in 4 layers = 100)*

activiteit in de diepere lagen van de ontginningsgrond betekent beperkte teeltmogelijkheden en derhalve een geringe cultuurwaarde van deze grond.
De betekenis van de ondergrond van de afzonderlijke bodemprofielen voor de voedsel- en wateropname door de plant is bovendien af te leiden uit de over de proefperiode gemiddelde activiteitsverdeling over 0 – 80 cm diepte in tabel 14 (links). Terwijl de ondergrond (40 – 80 cm) van de diep humeuze enggronden L56, L57 en L58 met ± 25% een aanzienlijk aandeel heeft in de totale activiteit, blijkt de 10% van de heide-ondergrond, volgens de opbrengst-cijfers in tabel 15 onvoldoende voor een redelijke en oogstzekere produktie. De activiteitsverdeling

[1]) De vochtonttrekking werd berekend uit het verschil in vochtgehalte (in mm) tussen het begin en het einde van de waarnemingen, vermeerderd met de regenval in deze periode.

in BZ57 en BK57, die evenals in WH57 vanwege de beperkte onderzoekdiepte niet is weergegeven, zal volgens de profielopbouw en het wortelbeeld vrij goed overeenkomen met die van de enggrond, terwijl WH57 tussen de eng- en heidegrond zal liggen.
De vochtonttrekking uit de verschillende bodemlagen in tabel 14 (rechts) vertoont een overeenkomstig beeld. De enggrondprofielen geven een grote vochtonttrekking tot 60 cm diepte te zien, terwijl het gewas op de heide-ontginningsgrond, K57 en K58, zijn benodigde water vrijwel geheel uit de 0 – 40 cm laag betrekt. De geringe vochtonttrekking uit de 40 – 60 cm laag in L56 is enerzijds het gevolg van het meer oppervlakkige wortelstelsel van maïs, anderzijds van de vrij grote hoeveelheid regelmatig over de groeiperiode verdeelde neerslag. Daarentegen is de voor de betreffende grond aanzienlijke vochtonttrekking uit de 40 – 80 cm laag van K57 t.o.v. die uit K58 toe te schrijven aan de droogteperiode in juni/juli 1957. Dientengevolge was de plant voor haar vochtbehoefte aangewezen op de vochtvoorraad in de ondergrond, terwijl zij in het vochtige jaar 1958 haar vochtbehoefte volledig kon dekken uit de 0 – 40 cm laag.
Uit het bovenstaande volgt, dat het vochtonttrekkingspatroon zeer variabel is en afhangt van de beworteling van het gewas, het vochthoudend vermogen van de bovenste profiellagen en de neerslaghoeveelheid tijdens de groeiperiode. Een onttrekkingsschema zoals SHOCKLEY (1955) geeft van 40% uit het bovenste, 30% uit het tweede, 20% uit het derde en 10% uit het diepst gelegen gedeelte van de wortelzone is derhalve zeer betrekkelijk. In elke situatie is de verdeling anders, zoals bij aardappel en stamboon werd vastgesteld (VAN LIESHOUT 1957 a). Overigens is een dergelijk algemeen schema in zover juist, dat het grootste deel van de wateropname uit de bovenste bodemlagen afkomstig is en vormt het een praktisch bruikbare maatstaf bij een eventuele kunstmatige vochtvoorziening.
Het resultaat van de in tabel 14 gegeven voedsel- en vochtopnameverdeling komt tot uitdrukking in de bovengrondse gewasproduktie (tabel 15). Tegenover de hoge droge stofproduktie op de diep humeuze enggrond en de rivierklei staat de

TABEL 15 Drooggewicht van 10 haverplanten (in g) in verschillende groeistadia op verschillende bodemprofielen

groeistadia	L57	L58	BZ57	BK57	WH57	K57	K58	*growth stages*
uitstoeling	1,0	3,0	2,9	3,0	3,1	0,2	2,6	*tillering*
schieten	5,7	15,2	5,5	6,2	5,8	1,4	14,4	*stem extension*
bloei	12,1	24,0	15,6	14,1	12,7	4,6	23,3	*blossoming*
rijping	19,4	25,2	19,1	23,9	16,2	10,4	24,7	*ripening*
oogst	24,7	25,4	31,2	24,3	19,2	12,2	25,7	*harvest*

TABLE 15 *Dry matter production of oats (g/10 plants) at different stages of growth in various soil profiles*

beduidend geringere opbrengst op het ondiepere bosontginningsprofiel WH57 en de misoogst op de heide-ontginning K57. Deze lage produktie op K57 en in mindere mate op WH57, is een gevolg van de droogte. Dit blijkt ook uit de hoge produktie op het gelijksoortig profiel K58. Door de regelmatige neerslag bleef de vochtvoorraad in de dicht doorwortelde 0 – 40 cm laag op peil en was een goede gewasgroei verzekerd.

Deze sterk uiteenlopende opbrengstcijfers tonen enerzijds aan, dat de diepere ondergrond voor een oogstzekere plantenteelt van groot belang is, anderzijds dat een intensieve doorworteling en activiteitsophoping in de bovengrond de geringe worteldiepte niet kan compenseren. De volgens GILE en CARRERO (1917) en GOEDEWAAGEN (1955) bij een beperkt vocht- en voedselreservoir optredende morfologische en fysiologische aanpassing van het wortelstelsel is onvoldoende. Ook SCHUURMAN en DE SMET (1957) concluderen uit een onderzoek met tarwe op verschillende kleiprofielen, dat voor een goedeproduktiede maximum worteldiepte belangrijker is dan de totale hoeveelheid wortels.

Een diepe beworteling verzekert tijdens droogte niet alleen de vochtvoorziening van het gewas, doch voorkomt tevens een stagnatie in de voedselopname. Vooral in de latere groeistadia, wanneer de wortels zich in de ondergrond hebben uitgebreid en de bovengrond vaak droog is, neemt de plant naast water ook voedingszouten uit de diepere lagen op (CRIST en WEAVER 1924, HUNTER en KELLEY 1946). De mate waarin dit plaats vindt hangt af van de chemische en fysische toestand van de ondergrond. Terwijl de beschikbare vocht- en voedselvoorraad meestal voldoende is om in kritieke perioden de ergste behoeften van het gewas te dekken, verhindert de fysische toestand van de ondergrond soms elke wortelgroei: scherpe overgang van klei naar zand (vgl. GOEDEWAAGEN e.a. 1955), harde en zeer dichte lagen, waarin vanwege te kleine poriën de mechanische weerstand te groot (KAMPE 1929, VEIHMEYER en HENDRICKSON 1948 en WIERSUM 1957) of het zuurstofgehalte te gering is (BERTRAND en KOHNKE 1957). VEIHMEYER en HENDRICKSON stellen de grens van de doorwortelbaarheid bij een volumegewicht van de grond van 1,8. BERTRAND en KOHNKE vonden bij verschillende dichtheid van de ondergrond (volumegewicht 1,2 en 1,5) geen wijziging in de totale wortelhoeveelheid, doch wel in de wortelverdeling, terwijl de voedingsstoffenvoorraad in de ondergrond slechts bij voldoende losse grond (vol. gew. 1,2) kon benut worden. Ook FLOCKER e.a. (1959) vermelden een verminderde zoutopname bij verkleining van het poriënvolume. Uit het voorgaande blijkt duidelijk dat verschillende bodemfactoren zowel de wortelgroei als de -activiteit kunnen belemmeren en dat een regelmatige profielopbouw gunstig is voor de dieptegroei en de activiteitsdiepte van het wortelstelsel.

Terloops kan worden opgemerkt, dat nog andere bodemfactoren de wortelontwikkeling sterk kunnen beïnvloeden. Sommige organische stoffen in de grond bevorderen nl. de wortelgroei en -vertakking, hetzij als aanvullende voedingsstof, hetzij als groei-bevorderend agens. Ook zijn er aanwijzingen dat deze stoffen door verhoging van de stofwisselingsactiviteit van de wortels tevens de voedselopname stimuleren (SAALBACH 1956, BLANCHET 1957, FLAIG 1958 en WIERSUM 1959).

Belangrijk is ook de invloed van de zuurgraad van de grond. Zowel een lage als een hoge pH belemmeren de wortelontwikkeling. De reactie is echter afhankelijk van de plantensoort. Zo vraagt het wortelstelsel van lucerne, bieten, klaver, bonen en mosterd een alkalisch milieu, terwijl lupine-, rogge- en aardappelwortels een neutraal tot zwak milieu prefereren. De zowel bij te lage als te hoge pH geconstateerde geringe zoutopname schrijft GOEDEWAAGEN (1942) bij lage pH toe aan een gebrekkige wortelontwikkeling, bij hoge pH hoofdzakelijk aan een geringere wortelactiviteit.

Samenvattend kan gesteld worden, dat in hangwaterprofielen, zoals de hier onderzochte, de aard en de opbouw van het bodemprofiel bepalend zijn voor de omvang en de werkzaamheid van het wortelstelsel. Deze factoren beheersen op hun beurt grotendeels de groei en produktie van het gewas. Het wortelbeeld geeft enerzijds aan de doorwortelbaarheid en daarmede de cultuurwaarde van de grond, anderzijds het gebruik dat de plant hiervan maakt. Hierbij is niet zozeer de totale wortelmassa dan wel de diepgang en de aard van de wortels, zijnde het criterium voor de absorptiecapaciteit van het wortelstelsel, van belang. Immers hoe uitgebreider het wortelactiviteitspatroon des te groter is de oogstzekerheid, waarvoor de ondergrondbeworteling een belangrijke maatstaf vormt. Zo hebben de profielen L56, L57 en L58 met tot op 60 à 80 cm diepte een aanzienlijke wortelactiviteit en beschikbare vochtvoorraad een hoge cultuurwaarde. Daarentegen zijn K57 en K58 met hun oppervlakkig activiteitspatroon en beperkt vochtreservoir matig tot weinig produktief en geven zeer grote teeltrisico's. Hierin is verbetering te brengen door òf de werkzame wortelzone naar de ondergrond uit te breiden òf het bestaande activiteitspatroon in een voor de plantengroei optimale conditie te houden.

III ONTWIKKELING EN ACTIVITEIT VAN HET WORTELSTELSEL BIJ VERSCHILLENDE GRONDBEWERKING

1 INLEIDING

Grondbewerking brengt een wijziging teweeg in de rangschikking van de bodemdeeltjes en dientengevolge in het poriënvolume en de poriënverdeling. De wijze waarop de ruimte tussen de bodemdeeltjes is verdeeld, bepaalt niet alleen de verhouding waarin water en lucht ter beschikking staan, doch is tevens beslissend voor de ontwikkeling en activiteit van het wortelstelsel.
Hoewel grondbewerking algemeen toegepast wordt bij onkruidbestrijding en het onderbrengen van plantenresten en mest, lopen de opvattingen over het bewerkingseffect op de groei en opbrengst van het gewas sterk uiteen (VERVELDE 1947, VAN DUIN 1956). Dit is begrijpelijk als men bedenkt, dat de door bewerking ontstane fysische toestand van de grond voortdurend aan veranderingen onderhevig is en nauw samenhangt met de weersomstandigheden, de eigenschappen van de grond en de aard van het gewas. Bovendien hangt het resultaat in hoge mate af van de wijze en het tijdstip van bewerking. Dientengevolge geven grondbewerkingsproeven plaatselijk en jaarlijks sterk wisselende resultaten.
In wezen vormt het wortelstelsel als medium tussen de bodem en de bovengrondse plantendelen het kernpunt van de relatie grondbewerking-plantengroei. Het is derhalve belangrijk te weten op welke wijze en in welke mate het wortelstelsel reageert op een wijziging in de ruimteverdeling in de grond. Daartoe is van enige gewassen de wortelontwikkeling en -activiteit bij verschillende grondbewerkingen nagegaan. Uit de bewortelingsgegevens onder de gegeven bodem- en weersomstandigheden is vervolgens getracht het bewerkingseffect te verklaren.

2 PROEFGEGEVENS

De waarnemingen werden gedurende 1955, 1956 en 1957 verricht op het sinds 1940 bestaande grondbewerkingsproefveld te Heino (O), gelegen op een hoge humeuze enggrond, die op 70 – 100 cm overgaat in de grijsbruine zandondergrond. Het grondwaterniveau bevindt zich $\pm$ 3 m beneden maaiveld, zodat de plant geheel aangewezen is op het aanwezige hangwater: hangwaterprofiel. De fysische en chemische eigenschappen van de bij het onderzoek betrokken bodemlagen, alsmede gegevens over de proefgewassen en toegediende radioactieve fosfaatoplossing zijn weergegeven in tabel 16.
De bewerkingen waren: 15 cm ploegen (15), 15 cm ploegen + 10 cm ondergronden (15 + 10) en 25 cm ploegen (25). In elk bewerkingsobject werd op 3 diepten nl. op 10, 20 en 30 cm een bepaalde hoeveelheid radioactief fosfaat als KH_2PO_4

toegediend. Elke injectie-diepte in 9-voud, zodat men in totaal 3 (bewerking) × 3 (diepte) × 9 (herhaling) = 81 proefplekken had.
Proefgewassen waren achtereenvolgens aardappelen, winterrogge en haver overeenkomstig de hier toegepaste 3-jarige vruchtopvolging, waarbij na rogge stoppelknollen en na haver snijrogge als wintertussenvrucht verbouwd worden.
Rogge en haver ontvingen per object 1 injectie van 5 ml tussen de rijen, aardappel per object 6 injecties van 5 ml op 20 cm afstand rondom de proefplant (vgl. fig. 2A en B). De bemonstering en verwerking van het plantenmateriaal geschiedde op de in hoofdstuk I beschreven wijze.
Tegelijk met de periodieke bemonstering voor de activiteitsbepaling werden op overeenkomstige diepten bij niet-geïnjecteerde planten wortelmonsters genomen (800 cm^3), werd het bodemvochtgehalte, uitgezonderd bij aardappel, vastgesteld en de neerslag van dag tot dag opgenomen.
De gegevens over het poriënvolume[1] geven enerzijds een inzicht in de door verschillende bewerkingen teweeggebrachte wijzigingen in de fysische toestand van de grond, anderzijds kunnen hieruit vastgestelde activiteits- en opbrengstverschillen eventueel verklaard worden.
De invloed van de bewerking op de chemische toestand van de grond blijkt uit de analysecijfers van tabel 16. In het 25-object is het voedingsstoffengehalte in de bovengrond lager, in de diepere lagen echter hoger dan in de overeenkomstige lagen van het 15- en 15 + 10-object. Bij 25 cm ploegen zijn de voedingsstoffen over een grotere diepte verdeeld en dringen gemakkelijker door in de onbewerkte ondergrond.

Tenslotte zij nog opgemerkt, dat de resultaten slechts betrekking hebben op een geringe diepte, zodat zij slechts een deel, hoewel het belangrijkste, van de totale beworteling en activiteit weergeven. Voor ons doel, de invloed van grondbewerking op de ontwikkeling en activiteit van het wortelstelsel in de wel resp. niet bewerkte, of verschillend bewerkte bodemlagen vast te stellen, zijn deze gegevens echter voldoende.

3 RESULTATEN

A AARDAPPEL 1955

Hier rijst vanwege de aanzienlijke ondergrondse stofvorming en -ophoping in de knollen de vraag in hoever het voedingsstoffengehalte van het loof een maat is voor de totale opname. Uit onderzoekingen van LORENZ (1947), VAN DER PAAUW (1948) en CARPENTER (1957) blijkt echter het P-gehalte in de verschillende plantendelen parallel te verlopen, zodat de loof- of bladanalyse een betrouwbaar beeld geeft.

[1] Het fysisch grondonderzoek is verricht door Ir. H. Kuipers, destijds werkzaam op het Instituut voor Bodemvruchtbaarheid, die deze gegevens welwillend beschikbaar stelde (tabel 26).

TABEL 16 Gegevens van de fysische en chemische bodemeigenschappen, het proefgewas en de toegediende radioactieve fosfaatoplossing
Bodemtype: zwarte esgrond, dikte zwarte laag 70-100 cm; grondwaterstand 2-3 m - m.v.

1) gloeiverliesmethode 2) in mg/100g grond

bewerking *cultivation*	laag *layer* *cm*	chemische bodemeigenschappen *chemical soil analysis*								
		pH-KCl		humus[1]) %		P-water[2])	P-citr. z. [2]) *P-citr. acid*		K-HCl [2])	
		1954	1958	1954	1958	1958	1954	1958	1954	1958
15 cm ploegen	5—15	4,9	5,4	5,3	5,3	7,0	47	63	19	19
15 cm ploughing	15—25	4,1	4,6	5,3	5,3	5,5	33	46	12	13
	25—35	3,7	3,9	5,7	5,9	1,8	14	19	9	9
15 cm ploegen +										
10 cm ondergronden	5—15	4,5	4,7	5,2	5,3	9,8	47	66	19	20
15 cm ploughing +	15—25	4,3	4,5	5,2	5,1	6,0	41	51	13	14
10 cm subsoiling	25—35	3,7	3,8	5,5	5,4	1,3	16	17	10	9
25 cm ploegen	5—15	4,3	4,5	5,1	5,2	7,0	42	49	16	16
25 cm ploughing	15—25	4,4	4,5	5,2	5,2	6,3	45	51	13	15
	25—35	3,8	3,9	5,7	6,4	4,0	19	29	9	11

fysische bodemeigenschappen *physical soil analysis*

cm	< 2 μ	2-16 μ	16-50 μ	50-105 μ	105-150 μ	150-420 μ	> 420 μ	pF = 2,0	pF = 4,2	beschikbaar *available*
5—15	5	3	4	14	21	50	3	22,6	5,6	17,0
15—25	6	1	5	13	21	51	3			
25—35	5	1	6	14	21	50	3			

gewas *crop*	teeltgegevens *cultivation data*			KH_2PO_4-oplossing *KH_2PO_4-solution*		
	zaaidatum *sowing*	plant/rijenafstand *plant/row-space cm*	opkomst *germination*	activiteit p. object *activity/ treatment* μ C	injectiedatum *injection date*	spec. act. μ C/mg P_2O_5
aardappel 1955 *potato*	9/5	50 × 50	25/5	500	24/6	117
winterrogge 1956 *winterrye*	31/10/55	22	10/11/55	750	4/4/56	211
haver 1957 *oats*	4/3	22	16/3	750	4/4	211

TABLE 16 *Data of the chemical and physical soil characteristics and informations about growing the test crop and adding radioactive phosphate solution*
Soiltype: deep humus, old arable land, sandy soil; water table 2-3 m below surface

[1]) *ignitionmethod* [2]) *in mg / 100g soil*

FIG. 17 Wortelactiviteit bij aardappel in verschillende bodemlagen bij gevarieerde grondbewerkingen
15: 15 cm ploegen, 15 + 10: 15 cm ploegen + 10 cm ondergronden, 25: 25 cm ploegen
10 cm: 5–15 cm, 20 cm: 15–25 cm, 30 cm: 25–35 cm laag

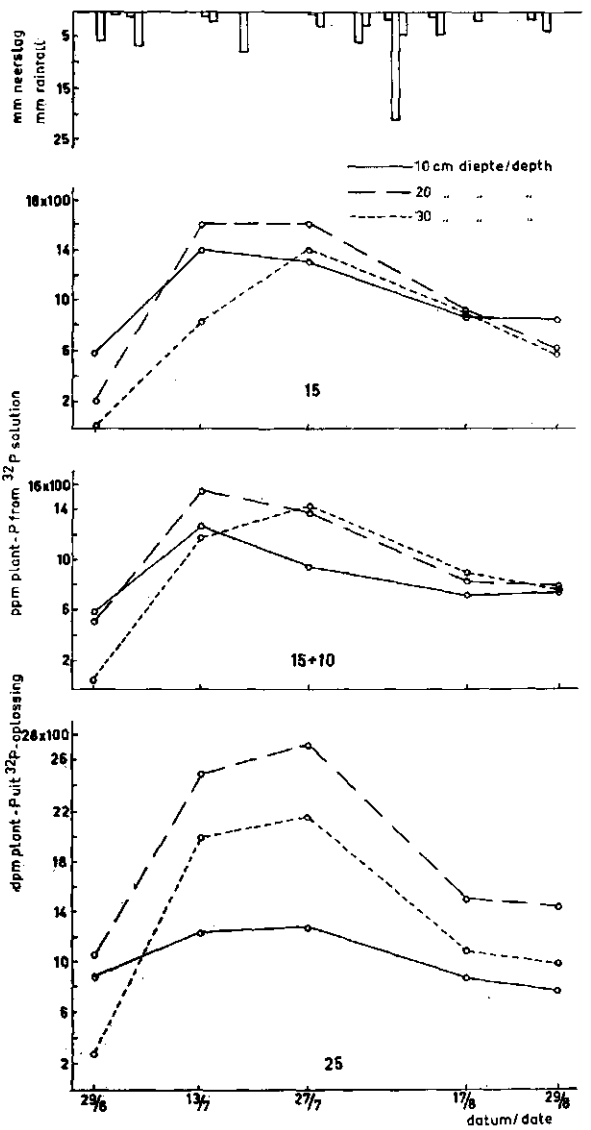


FIG. 17 *Root activity of potato in different soil layers with various treatments of the soil*
15: 15 cm ploughing, 15 + 10: 15 cm ploughing + 10 cm subsoiling, 25: 25 cm ploughing
10 cm: 5-15 cm, 20 cm: 15-25 cm, 30 cm: 25-35 cm layer

TABEL 17 Activiteitsverdeling (%) bij aardappel over 5—35 cm bij verschillende bewerkingen

bewerking *cultivation* *cm*	laag *layer* *cm*	29/6	13/7	27/7	17/8	31/8
15	5—15	73,5	36,6	30,2	32,5	41,2
	15—25	24,9	41,8	37,2	34,3	30,4
	25—35	1,6	21,6	32,6	33,2	28,4
15 + 10	5—15	51,2	31,6	25,3	29,4	32,7
	15—25	45,8	38,9	36,7	33,8	34,1
	25—35	2,9	29,5	38,0	36,8	33,2
25	5—15	39,9	21,6	20,7	24,4	23,9
	15—25	48,2	43,5	44,2	44,2	45,1
	25—35	11,9	34,9	35,1	31,4	31,0

TABLE 17 *Root activity (%) of potato in 3 soil layers with different cultivation treatments*

De in fig. 17 weergegeven activiteitslijnen vertonen voor de overeenkomstige diepten van de verschillende bewerkingen ongeveer hetzelfde verloop. Aanvankelijk neemt de activiteit sterk toe, blijft tot eind juli op hetzelfde niveau en neemt daarna tot het einde van de groei af. Het 25-object wijkt in zover af, dat hier de activiteitsverschillen tussen de lagen onderling en de activiteit op 20 en 30 cm diepte aanzienlijk groter zijn dan in de andere objecten. Blijkbaar heeft 25 cm ploegen de wortelactiviteit in de ondergrond sterk verhoogd.
Indien men uitgaat van de volgorde in bewerkingsdiepte en -intensiteit: 15 cm $<$15 + 10 cm$<$25 cm, kan men uit de activiteitsverdeling in tabel 17 afleiden dat met toenemende bewerkingsdiepte het aandeel van de bovenlaag in de totaal vastgestelde activiteit afneemt. Terwijl in het 15-object gemiddeld 42,8% van de totale activiteit uit de bovenlaag afkomstig is, is dit in het 15 + 10 en 25-object respectievelijk 34,0 en 26,1%. Opvallend hoog is daarentegen de activiteit in het 25-object op 20 cm diepte: 45,0% van het totaal, tegen 33,7 resp. 37,9% in het 15- en 15 + 10-object.
De hogere wortelactiviteit in de ondergrond bij 25 cm ploegen is waarschijnlijk toe te schrijven aan een betere lucht- en vochthuishouding en hoger voedingsstoffengehalte als gevolg van de bewerking. Dit kan enerzijds resulteren in een diepere en intensievere beworteling anderzijds in een grotere absorptiecapaciteit per wortel. Dit is nagegaan aan de hand van een tweetal bewortelingsopnamen (tabel 18). Het hogere resp. lagere wortelgewicht in de boven- resp. onderlaag van het 15-object t.o.v. het 25-object is statistisch niet betrouwbaar, zodat hieruit de activiteitsverschillen niet zijn te verklaren. De oorzaak moet eerder gezocht worden in een verhoogde activiteit per gewichtseenheid wortels. Dit betekent een inten-

TABEL 18 Worteldichtheid (mg/dm³ grond en %) bij aardappel op verschillende diepten bij verschillende bewerkingen

bewerking *cultivation* *cm*	laag *layer* *cm*	29/6		31/8	
		mg	%	mg	%
15	5—15	138	57,0	145	50,5
	15—25	68	28,1	105	36,6
	25—35	36	14,9	37	12,9
15 + 10	5—15	96	43,2	104	51,7
	15—25	83	37,4	57	28,4
	25—35	43	19,4	40	19,9
25	5—15	104	44,1	94	48,7
	15—25	93	39,4	59	30,6
	25—35	39	16,5	40	20,7

TABLE 18 *Dry weight of roots (mg/dm³ soil and %) of potato in 3 soil layers with different cultivation treatments*

sievere bodemdoorworteling: meer fijne wortels ofwel een groter actief wortel-oppervlak.
In de knolopbrengst komen de aanzienlijke activiteitsverschillen tussen de ondiepe en diepe bewerking niet duidelijk tot uiting (tabel 19). Gemiddeld over meerdere jaren is de opbrengst bij de diepere bewerkingen wel enigszins hoger, doch dit geldt niet voor de afzonderlijke jaren. Mogelijk hangt dit samen met de wisselende weersomstandigheden, tengevolge waarvan het effect van een diepe bewerking het ene jaar positief en het andere jaar negatief uitvalt. Overigens blijkt uit deze resultaten, dat het bewerkingseffect bij aardappelen over het algemeen vrij gering is.

TABEL 19 Opbrengst (kg/are) van aardappelen bij verschillende bewerkingen

jaar *year*	15	15 + 10	25
1949	454,0	430,3	444,9
1952	310,2	308,3	327,2
1955	320,4	333,8	323,3
1958	434,6	473,5	434,6
gemiddeld *average*	379,8	386,5	382,5

TABLE 19 *Potato yield (kg/100 m²) with different cultivation treatments of the soil*

FIG. 18 Wortelactiviteit en bodemvochtgehalte bij winterrogge in verschillende bodemlagen bij gevarieerde grondbewerkingen

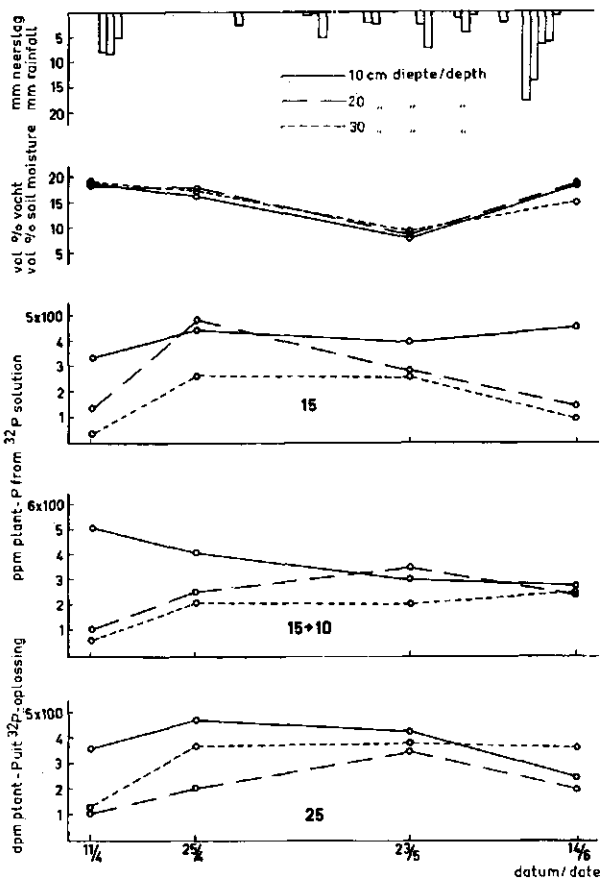


FIG. 18 *Root activity of winter rye and soil moisture content in different soil layers with various cultivation treatments of the soil*

B WINTERROGGE 1956

Bij beschouwing van de activiteitscurven in fig. 18 valt op, dat de absolute activiteit in alle objecten lager is dan bij aardappelen en haver (vgl. fig. 17 resp. 19). Dit moet worden toegeschreven aan het feit, dat winterrogge tijdens de proefperiode reeds over een uitgebreid en diepgaand wortelstelsel beschikt en het aandeel van de 0 – 35 cm laag in het totale activiteitspatroon derhalve veel geringer is dan bij de zomergewassen: aardappelen en haver. Dientengevolge is het verschil in activiteit tussen de lagen en bewerkingen onderling betrekkelijk gering, terwijl

TABEL 20 Activiteitsverdeling (%) bij rogge over 5—35 cm bij verschillende bewerkingen

bewerking *cultivation* *cm*	laag *layer* *cm*	14/4	25/4	23/5	14/6
15	5—15	65,6	37,1	42,5	65,1
	15—25	26,7	40,7	30,3	20,9
	25—35	7,7	22,2	27,2	14,0
15 + 10	5—15	74,2	47,0	35,5	36,1
	15—25	16,0	28,8	40,3	31,8
	25—35	9,8	24,2	24,2	32,1
25	5—15	61,3	45,3	37,0	30,4
	15—25	17,6	19,2	30,1	24,5
	25—35	21,1	35,5	32,9	45,1

TABLE 20 *Root activity (%) of rye in 3 soil layers with different cultivation treatments*

ook in de afzonderlijke lagen de activiteit tijdens de gehele proefperiode vrijwel constant blijft.
Opmerkelijk is, dat bij rogge in tegenstelling tot bij aardappel (vgl. fig. 17) in elk object de activiteit op 10 cm diepte nagenoeg steeds het hoogste is. Verder neemt zij met toenemende diepte van bemonstering af, uitgezonderd in het 25-

TABEL 21 Worteldichtheid (mg/dm³ grond en %) bij rogge op verschillende diepten bij verschillende bewerkingen

bewerking *cultivation* *cm*	laag *layer* *cm*	11/4		25/4		23/5	
		mg	%	mg	%	mg	%
15	5—15	142	48,4	581	64,8	493	60,4
	15—25	88	29,8	199	22,2	195	23,9
	25—35	64	21,8	117	13,0	128	15,7
15 + 10	5—15	130	41,1	434	59,6	484	47,7
	15—25	110	34,8	156	21,4	353	34,8
	25—35	76	24,1	138	19,0	178	17,5
25	5—15	120	42,2	316	47,8	411	49,6
	15—25	90	31,7	228	34,4	269	32,5
	25—35	74	26,1	118	17,8	148	17,9

TABLE 21 *Dry weight of roots (mg/dm³ soil and %) of rye in 3 soil layers with different cultivation treatments*

object, waar de activiteit op 30 cm hoger is dan op 20 cm diepte. Door 25 cm ploegen wordt het „normale" activiteitspatroon blijkbaar gewijzigd.
Dit bewerkingseffect komt tot uiting in de activiteitsverdeling over de afzonderlijke lagen per object in tabel 20. Terwijl de verschillen tussen de bewerkingen in de 5 – 15 resp. 15 – 25 cm laag geen duidelijk beeld vertonen, is het activiteitsaandeel van de 25 – 35 cm laag bij 25 cm ploegen steeds aanzienlijk hoger dan in de overeenkomstige laag van het 15- en 15 + 10 object. Dit wijst op een grotere activiteitsdiepte bij diepere bewerking, die des te groter is naarmate de bewerking intensiever is.
De wortelgewichten in tabel 21 vertonen een overeenkomstig beeld, hoewel de verschillen gering zijn en veel minder sprekend dan in een soortgelijke proef op hetzelfde proefveld met snijrogge in een jonger groeistadium (VAN LIESHOUT 1959). Hier waren de wortelmassa en -activiteit in de onbewerkte laag van het 15-object statistisch belangrijk lager dan in de overeenkomstige laag van het 15 + 10 en 25-object. Het aanvankelijk duidelijke bewerkingseffect op de beworteling van rogge wordt in de latere groeistadia blijkbaar grotendeels opgeheven door de intensieve ondergrondbeworteling.
Gezien de geringe verschillen in bewortelingseigenschappen is een bewerkingseffect op de rogge-opbrengst onwaarschijnlijk. Anderzijds is het niet uitgesloten, dat een aanvankelijk vastgesteld bewerkingseffect in de opbrengst tot uiting komt, daar de latere groei van de plant in sterke mate afhangt van de jeugdontwikkeling (BERGMANN 1954). Uit de opbrengstgegevens in tabel 22 is te zien, dat over meerdere jaren gemiddeld zowel de korrel- als stro-opbrengst bij diepere bewerking inderdaad enigszins hoger is. Rogge vertoont derhalve ongeveer eenzelfde reactie als de aardappel: een aanzienlijk variërend bewerkingseffect, dat blijkbaar in sterke mate afhankelijk is van andere milieu-omstandigheden.

TABEL 22 Korrel- en stro-opbrengst (kg/are) van rogge bij verschillende bewerkingen

jaar *year*	15		15 + 10		25	
	korrel *seed*	stro *straw*	korrel *seed*	stro *straw*	korrel *seed*	stro *straw*
1947	34,55	46,44	34,83	51,21	36,76	48,79
1950	18,34	45,51	18,34	52,71	20,46	55,38
1953	34,47	66,38	34,03	68,59	34,66	68,05
1956	46,85	82,79	50,07	86,92	49,25	85,29
gemiddeld *average*	33,45	60,28	34,32	64,86	35,28	64,38

TABLE 22 *Seed and straw production of rye (kg/100 m²) with different cultivation treatments of the soil*

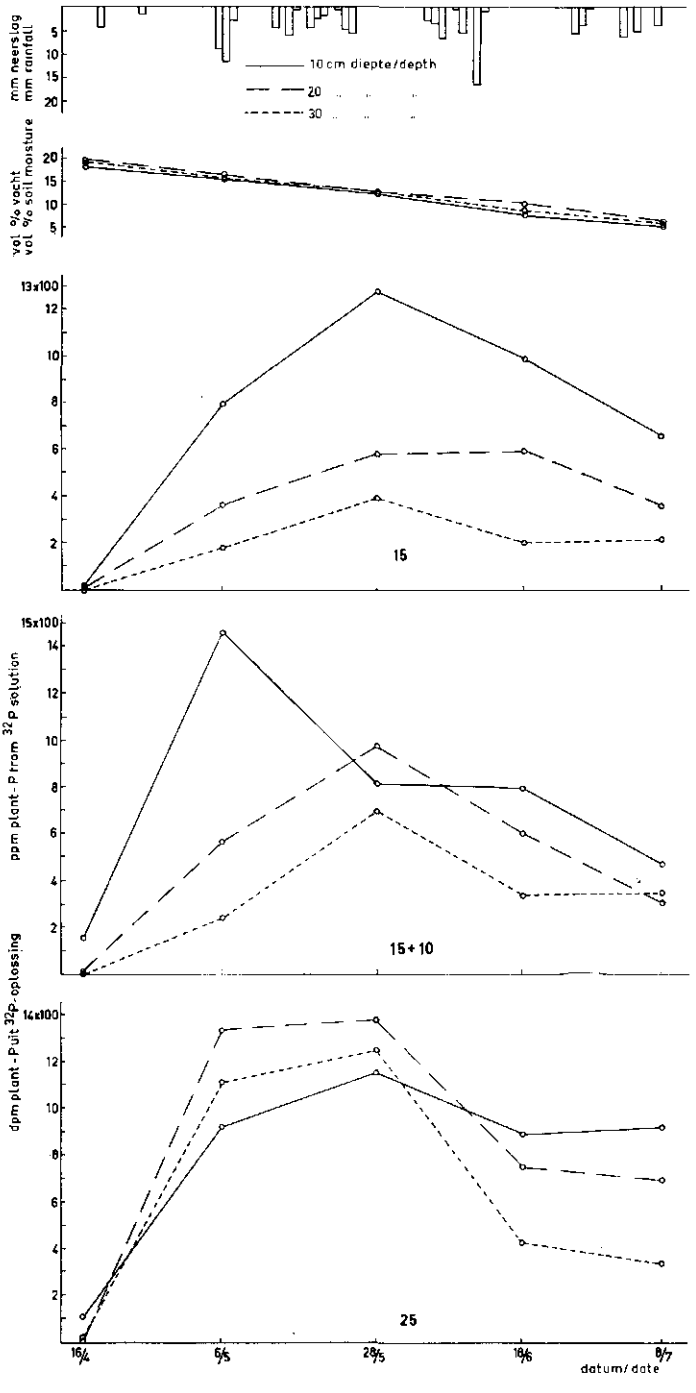


FIG. 19 Wortelactiviteit en bodemvochtgehalte bij haver in verschillende bodemlagen bij gevarieerde grondbewerkingen

FIG. 19 *Root activity of oats and soil moisture content in different soil layers with various cultivation treatments of the soil*

C HAVER 1957

Het activiteitsverloop bij haver in fig. 19 wijkt sterk af van dat bij rogge en vertoont meer overeenkomst met de aardappel-curven (vgl. fig. 17). Dit is een gevolg van het feit dat bij haver in tegenstelling tot bij rogge de activiteit vrijwel gedurende de gehele groeiperiode is gevolgd. Men ziet dan ook in alle objecten aanvankelijk een sterke toename van de activiteit, die tijdens het schietstadium zijn maximum bereikt en daarna (28/5) geleidelijk afneemt. Ook het activiteitsniveau ligt bij haver hoger dan bij rogge tengevolge van het groter aandeel van de 0 – 35 cm laag in de totale beworteling. Rogge heeft op hetzelfde tijdstip een duidelijke voorsprong in ontwikkeling, waardoor de beworteling over een aanzienlijk grotere diepte is verdeeld dan bij haver.
Fig. 19 geeft duidelijke activiteitsverschillen tussen de bewerkingen te zien. Terwijl bij 15 cm ploegen de activiteit in de bovenlaag steeds aanzienlijk hoger is dan op 20 en 30 cm diepte, is dit in het 15 + 10-object veel minder het geval en wordt zij in het 25-object gedurende langere tijd door de activiteit in de diepere lagen overtroffen. Omgekeerd neemt de activiteit in de ondergrond met de bewerkingsdiepte toe.
Dit komt ook duidelijk tot uiting in de activiteitsverdeling in tabel 23. Laat men de eerste bemonstering (16/4), vanwege de op dit tijdstip van de groei nog vrijwel overal gelijke beworteling, buiten beschouwing dan blijkt, dat het gemiddelde activiteitsaandeel van de bovenlaag in het 15-, 15 + 10- en 25-object resp. ongeveer 55, 49 en 37% bedraagt en op 30 cm diepte resp. 15, 22 en 26%.
Geheel in overeenstemming hiermede is de beworteling bij 15 cm ploegen meer in

TABEL 23 Activiteitsverdeling (%) bij haver over 5—35 cm bij verschillende bewerkingen

bewerking *cultivation* *cm*	laag *layer* *cm*	16/4	6/5	28/5	18/6	8/7
15	5—15	52,3	59,6	56,9	55,3	53,5
	15—25	40,9	26,8	25,9	33,1	29,3
	25—35	6,8	13,6	17,3	11,6	17,2
15 + 10	5—15	94,3	64,4	32,7	45,8	42,0
	15—25	3,8	24,9	39,2	34,8	27,3
	25—35	1,9	10,6	28,1	19,4	30,7
25	5—15	82,7	27,4	30,5	43,0	47,0
	15—25	6,6	39,6	36,5	36,1	35,5
	25—35	10,7	33,0	33,0	20,9	17,5

TABLE 23 *Root activity (%) of oats in 3 soil layers with different cultivation treatments*

TABEL 24 Worteldichtheid (mg/dm³ grond en %) bij haver op verschillende diepten bij verschillende bewerkingen

bewerking *cultivation* *cm*	laag *layer* *cm*	16/4		6/5		28/5		18/6		8/7	
		mg	%	mg	%	mg	%	mg	%	mg	%
15	5—15	28	80,0	175	52,4	244	49,0	438	57,0	607	65,9
	15—25	6	17,1	120	35,9	175	35,2	215	28,0	189	20,5
	25—35	1	2,9	39	11,7	79	15,8	115	15,0	125	13,6
15 + 10	5—15	29	70,7	148	44,7	244	43,4	313	50,8	345	47,9
	15—25	9	22,0	130	39,3	210	37,4	191	31,1	248	34,4
	25—35	3	7,3	53	16,0	108	19,2	111	18,1	128	17,7
25	5—15	43	69,3	141	47,5	194	45,8	317	47,9	375	50,5
	15—25	14	22,6	85	28,6	139	32,9	224	33,9	238	32,0
	25—35	5	8,1	71	23,9	90	22,3	120	18,2	130	17,5

TABLE 24 *Dry weight of roots (mg/100 m² and %) of oats in 3 soil layers with different cultivation treatments*

TABEL 25 Korrel- en stro-opbrengst (kg/are) van haver bij verschillende bewerkingen

jaar *year*	15		15 + 10		25	
	korrel *seed*	stro *straw*	korrel *seed*	stro *straw*	korrel *seed*	stro *straw*
1948	24,10	24,21	26,26	26,13	28,07	27,04
1951	54,72	61,98	61,25	65,22	65,55	66,37
1954	50,90	60,77	51,62	68,38	52,87	62,97
1957	43,32	50,85	44,90	51,77	46,12	56,38
gemiddeld *average*	43,26	49,45	46,01	52,88	48,15	53,19

TABLE 25 *Seed and straw production of oats (kg/100 m²) with different cultivation treatments of the soil*

de 5 – 15 cm laag geconcentreerd (tabel 24). Van de totale wortelmassa in de 5–35 cm laag bevindt zich bij de ondiepe bewerking gemiddeld 60,9% in de 5–15 cm laag en slechts 11,2% in de 25 – 35 cm laag. Deze percentages zijn voor het 15 + 10 en 25-object resp. 51,5 en 52,2 in de bovengrond en 15,7 en 18,2 in de onbewerkte ondergrond. Diepe bewerking geeft dus een meer regelmatige wortelverdeling over grotere diepte.
De gunstige invloed van een diepe grondbewerking op de bewortelingseigenschappen wordt bij haver bevestigd door de opbrengstgegevens in tabel 25. Niet alleen in het proefjaar 1957, doch in alle gegeven jaren neemt zowel de korrel- als de stro-opbrengst toe met de bewerkingsdiepte. Stelt men de korrelopbrengst van het 15-object op 100 dan is de opbrengst van het 15 + 10- en 25-object resp. 106,4 en 111,3; de overeenkomstige cijfers voor het stro zijn resp. 100, 106,9 en 107,6. Deze constant optredende opbrengststijging bij diepere bewerking vormt een aanwijzing, dat het bewerkingseffect bij haver groter is dan bij aardappel en rogge en minder afhankelijk van de weersomstandigheden voor en tijdens het groeiseizoen.

4 DISCUSSIE

Het ligt voor de hand de oorzaak van een groter of kleiner bewerkingseffect op de ontwikkeling en activiteit van het wortelstelsel te zoeken in een verschillende ruimteverdeling in de grond, tengevolge waarvan de lucht- en vochtvoorziening van de plantenwortel gewijzigd wordt.
Deze onderstelling wordt gesteund door waarnemingen van KUIPERS (1959), die op verschillende tijdstippen van het jaar in de 7 – 12 en 17 – 22 cm lagen van elk bewerkingsobject het poriënvolume en het luchtgehalte bepaalde. Uit de gemiddelde waarden in tabel 26 blijkt, dat het poriënvolume bij grotere bewerkingsdiepte in de bovengrond afneemt, in de ondergrond echter stijgt. Deze laatste verschillen zijn in tegenstelling tot eerstgenoemde statistisch betrouwbaar. Het luchtgehalte vertoont een overeenkomstig beeld, hetgeen erop wijst, dat vooral de met luchtgevulde niet-capillaire poriënruimte door bewerking gewijzigd wordt. Overigens is het luchtgehalte onder natte omstandigheden (pF= 1,9) nog altijd zo hoog, dat er bij deze poriënverdeling geen luchtgebrek is te verwachten (KRAMER 1949, RUSSEL 1950). Toename van het met lucht gevulde poriënvolume bevordert echter de aeratie, speciaal indien het luchtgehalte zoals in de ondergrond van het 15-object laag is (VAN DUIN 1956). Dit gaat volgens LUNDEGÅRDH (1924) en BLOHM en MAGERS (1930) gepaard met een daling van het CO_2-gehalte en een gunstig O_2-effect op de wortelactiviteit (BOYNTON en COMPTON 1943, HARRIS en VAN BAVEL 1957). De samenstelling van de bodemlucht, dwz. de O_2/CO_2 verhouding en de aan- en afvoer van resp. O_2 en CO_2 is minstens zo belangrijk als het luchtgehalte. Zo kan een hoger dan normaal O_2-gehalte bij diepe bewerking de nadelige invloed van de door natte winterperioden belemmerde CO_2-afvoer niet alleen compenseren doch zelfs de groei en produktie van de plant bevorderen (GILBERT en SHIVE 1942).

TABEL 26 Poriënvolume en luchtgehalte (vol %) bij verschillende bewerkingen

	laag *layer* *cm*	bewerking *cultivation*		
		15	15 + 10	25
poriënvolume *pore space*	7—12	49,5	48,9	48,4
	17—22	43,3	45,9	47,1
luchtgehalte *air content at pF 1,9*	7—12	23,3	22,4	21,7
	17—22	13,9	17,9	19,7

TABLE 26 *Pore space and air content (% of volume) with different cultivation treatments of the soil*

Tussen het poriënvolume en het vochtgehalte van de grond bestaat geen duidelijk verband. Het vochtgehalte in de niet resp. wel bewerkte 15 – 25 cm laag vertoonde geen belangrijke verschillen. Dit betekent, dat het met water gevulde capillair poriënvolume en het vochthoudend vermogen van de grond door diepere bewerking nauwelijks wordt gewijzigd. Tot eenzelfde conclusie komen ook CONSTABLE en POLLARD (1952), JAMISON (1953) en VAN DUIN (1956).

Bewerking beïnvloedt echter op een andere wijze de vochthuishouding van de grond. Bij een groter poriënvolume worden namelijk de doorlatendheid voor water en de snelheid en capaciteit van wateropname in de grond verhoogd (GLIEMEROTH 1943, RAUHE 1956, VAN DUIN 1956). Dit houdt in dat het meeste effect van een diepe bewerking is te verwachten in neerslagrijke jaren. De ondergrond van het 25-object zal dan minder dichtslempen en de aeratie minder belemmeren. Belangrijk is vooral de neerslaghoeveelheid in de voorafgaande winterperiode, terwijl tijdens het groeiseizoen de begroeiing een structuur-beschermende invloed uitoefent.

Inderdaad blijkt er een verband te bestaan tussen de regenhoeveelheid in de voorafgaande winterperiode en de opbrengstverschillen tussen 15 cm en 25 cm ploegen. Dit verschil neemt namelijk toe naarmate de voorafgaande winterperiode neerslagrijker is ($r = 0{,}79 \pm 0{,}16$). Uitgaande van de gemiddelde regenval van oktober t/m maart van 340 mm, bedraagt het gemiddelde opbrengstverschil tussen het 15- en het 25-object, uitgedrukt in % van de gemiddelde opbrengst van de 3 bewerkingen, in de natte jaren 8,7% in de droge jaren slechts 1,8% ten gunste van 25 cm ploegen. Ook DE LEENHEER en DE BOODT (1959) verkregen in natte jaren bij diepe grondbewerking de hoogste opbrengsten.

Het resultaat van grondbewerking hangt uiteraard ook sterk af van de aard en eigenschappen van de grond, waarop RUSSEL (1956), KLITSCH en STRACKE (1956), FEHRENBACHER e.a. (1958) en CZERATZKI (1959) wijzen. Diepe grondbewerking

TABEL 27 Activiteit per 100 mg wortel (dpm plant-P uit toegediende KH_2PO_4-oplossing) in de 3 lagen van de verschillende bewerkingen

bewerking *cultivation* *cm*	laag *layer* *cm*	aardappel *potato*		rogge *rye*		haver *oats*		
		29/6	31/8	11/4	23/5	6/5	28/5	18/6
15	5—15	424	590	235	81	457	527	227
	15—25	291	602	155	146	300	334	277
	25—35	36	1597	61	201	467	494	182
15 + 10	5—15	604	744	391	63	990	333	253
	15—25	625	1414	100	99	436	463	316
	25—35	77	1965	88	117	457	645	303
25	5—15	842	820	300	106	653	596	282
	15—25	1137	2468	114	131	1569	995	335
	25—35	669	2498	168	261	1566	899	362

TABLE 27 *Activity per 100 mg root (ppm plant-P from added KH_2PO_4-solution) in the 3 separate soil layers with different cultivation treatments*

maakt de ondergrond toegankelijk voor de plantenwortels. Zij bevordert niet alleen de dieptegroei, doch tevens de dichtheid van het wortelstelsel door intensievere wortelvertakking en zijwortelvorming (SINGH 1952, GLIEMEROTH 1953, RAUHE 1956). Dientengevolge wordt de absorptiecapaciteit van het wortelstelsel vergroot, hetgeen ook blijkt uit de hogere activiteit per gewichtseenheid wortels in de ondergrond van de diepere bewerkingsobjecten (tabel 27). Bij aardappel en haver is de relatieve activiteit in het 25-object aanzienlijk hoger dan in andere objecten. Bij rogge zijn de verschillen tussen de bewerkingen met uitzondering van de 25 – 35 cm laag niet significant. Opvallend zijn de lage activiteitswaarden bij rogge. Blijkbaar bevindt zich de meest actieve wortelzone tijdens de proefperiode reeds in de diepere ondergrond.

Het groter vocht- en voedselreservoir, waarover de plant tengevolge van diepe bewerking de beschikking krijgt, zal op droogtegevoelige en voedselarme gronden zo niet een opbrengststijging dan toch een grotere oogstzekerheid geven. Op vruchtbare vochthoudende gronden kan het tot een luxe-beworteling en -consumptie zonder opbrengsteffect leiden (GOEDEWAAGEN en PEERLKAMP 1952).

Het bewerkingseffect varieert ook van gewas tot gewas. Dit blijkt uit tabel 28, waarin voor de onderzochte gewassen is weergegeven het verschil in opbrengst enerzijds en in wortelgewicht en wortelactiviteit in de 25 – 35 cm laag anderzijds tussen 25 en 15 cm ploegen (t.g.v. 25 cm ploegen), uitgedrukt in % van de gemiddelde waarden van de 3 bewerkingen. Terwijl de opbrengst van aardappelen bij 25 cm

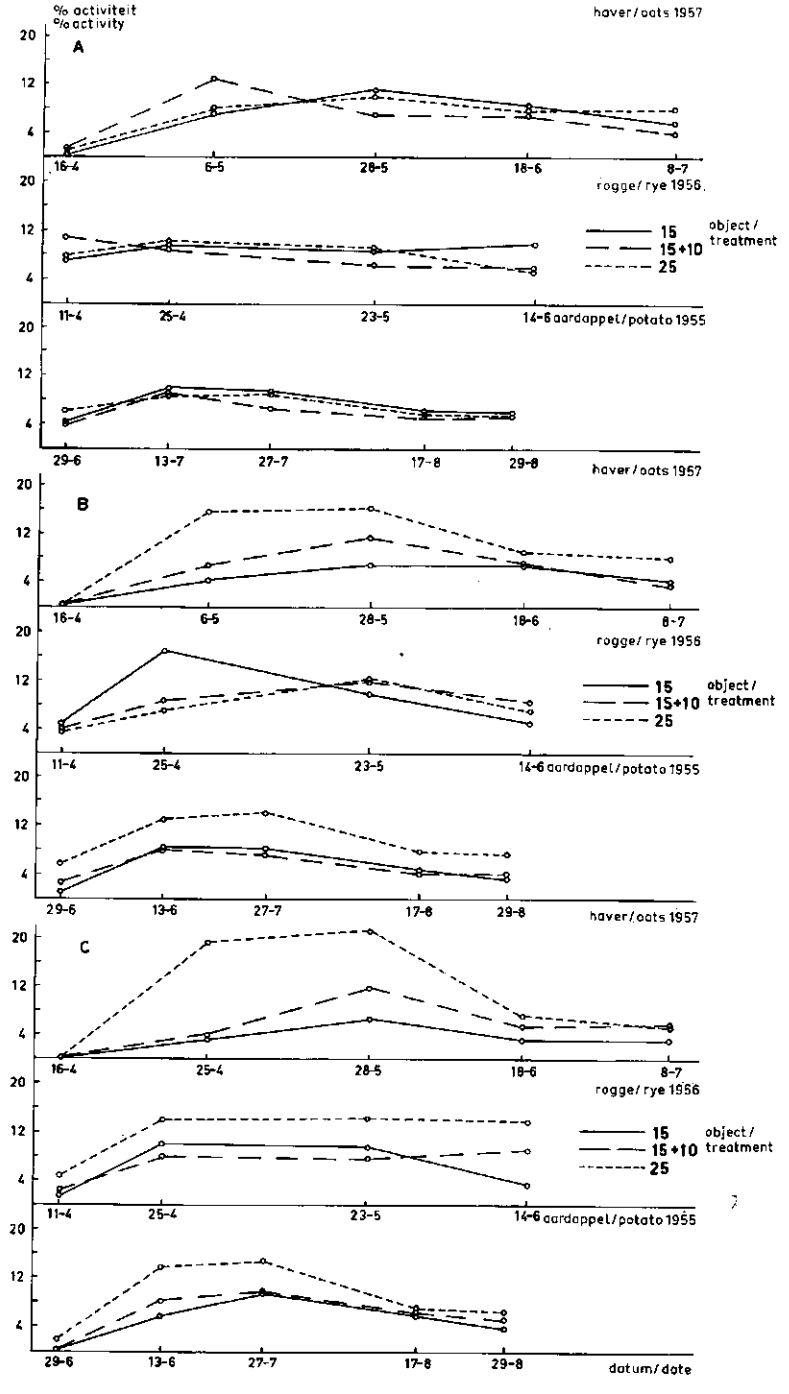
TABEL 28 Verschil in opbrengst en in wortelgewicht en -activiteit in de onbewerkte 25—35 cm laag tussen 25 en 15 cm ploegen ten gunste van 25 cm ploegen (in % van de gemiddelde waarden van de 3 bewerkingen)

gewas *crop*	opbrengst *yield* %	wortels op 25-35 cm diepte *roots in 25-35 cm layer* %	activiteit op 25-35 cm diepte *activity in 25-35 cm layer* %
aardappel *potato*	1,1	7,7	56,4
rogge *rye*	5,7	8,6	67,9
haver *oats*	10,8	13,9	111,4

TABLE 28 *Difference between the 25 cm and 15 cm treatment in relation to crop yield and between the uncultivated 25-35 cm layer of each treatment in relation to root weight and root activity*
25 cm treatment value — 15 cm treatment value expressed in % of the mean values of the 3 treatments

ploegen nauwelijks hoger is dan bij 15 cm ploegen, is het opbrengstverschil tussen deze objecten bij rogge aanzienlijk en bedraagt bij haver zelfs meer dan 10%. Het gewicht en de activiteit van de wortels in de ondergrond vertonen een overeenkomstig beeld, waarbij echter het 25-object ook bij aardappel belangrijk betere bewortelings-eigenschappen heeft dan de ondergrond van het 15-object. Diepere bewerking geeft derhalve steeds een duidelijke uitbreiding van het activiteitspatroon, dat echter niet altijd in de bovengrondse produktie tot uiting komt. Het gunstige bewerkingseffect op de activiteitsdiepte komt overigens slechts bij 25 cm ploegen duidelijk tot uiting. Dit blijkt uit fig. 20, waarin voor de afzonderlijke gewassen de activiteit in de overeenkomstige lagen van de verschillende bewerkingsobjecten vergelijkbaar is weergegeven door de totale laag-activiteit van de 3 objecten gelijk te stellen aan 100%. Terwijl in de 5 – 15 cm laag geen activiteitsverschil tussen de bewerkingen optreedt, vertoont in de 15 – 25 en 25 – 35 cm lagen het 25-object (uitgezonderd de 15 – 25 cm laag bij rogge) een

FIG. 20 Laagsgewijze vergelijking van de activiteit bij verschillende grondbewerkingen
Totale activiteit per laag van de 3 bewerkingen = 100%
A: 5–15 cm diepte; B: 15–25 cm diepte; C: 25–35 cm diepte
FIG. 20 *Comparison of the activity in the corresponding soil layers with different cultivation treatments of the soil*
Total activity per layer of the 3 treatments = 100%
A: 5-15 cm depth; B: 15-25 cm depth; C: 25-35 cm depth


% activiteit
% activity
A
haver/oats 1957
16-4
6-5
28-5
18-6
8-7
rogge/rye 1956
11-4
25-4
23-5
14-6 aardappel/potato 1955
29-6
13-7
27-7
17-8
29-8
haver/oats 1957
B
rogge/rye 1956
aardappel/potato 1955
haver/oats 1957
C
rogge/rye 1956
aardappel/potato 1955
15
15+10
25
object/
treatment
datum/date

aanzienlijk hogere activiteit dan het 15- en 15 + 10-object. Blijkbaar is naast de diepte van bewerking ook de intensiteit waarmede dit plaats heeft van belang voor een grote activiteitsdiepte van het wortelstelsel. Daarnaast kan het gunstige effect van 25 cm ploegen mede een gevolg zijn van de meer regelmatige verdeling van de voedingsstoffen over een grotere diepte (tabel 16). Hierdoor zal de wortelontwikkeling in de ondergrond bevorderd worden en bij uitdrogen van de bovengrond een belangrijk aandeel hebben in de voedselopname.

Het uiteenlopende bewerkingseffect hangt mogelijk ook samen met de verschillende eisen, die de afzonderlijke gewassen aan de samenstelling van de bodemlucht en de aeratie stellen (O_2/CO_2 verhouding en diffusiesnelheid). Er is enige aanwijzing, dat haver hogere eisen stelt aan de aeratie dan aardappel. Volgens DUNN en LYFORD (1946) gaf een bodemluchtgehalte boven 13% van het poriënvolume geen stijging van de aardappelopbrengst. Daarentegen constateerden GILBERT en SHIVE (1942) een betere haverontwikkeling naarmate het O_2-gehalte in de bodem toenam. Overeenkomstig onze resultaten verkregen ook BUESS (1950) en BUSHNELL (1953) door ondergrondbewerking slechts geringe opbrengstverhoging bij aardappelen. Bij rogge is volgens MICHAEL en BERGMANN (1954) een goede aeratie onmisbaar, daar de wortelontwikkeling van rogge sterk wordt beïnvloed door de CO_2-spanning in de grond.
Een belangrijke factor bij de grondbewerking is ook het tijdstip van bewerking. Voor rogge en haver heeft de bewerking plaats in het najaar, voor aardappelen eerst in het voorjaar na het voorafgaande tussengewas snijrogge. Op dit late tijdstip vervalt echter ten dele het gunstige effect van de diepe bewerking, namelijk een betere waterhuishouding na een natte winterperiode. Tenslotte kan ook de onkruidbezetting een rol spelen bij de geconstateerde opbrengstverschillen. Het diep geploegde object had steeds de geringste onkruidbezetting. RUSSEL (1954) en CLEVERINGA (1955) beschouwen de onkruidbestrijding dan ook als voornaamste argument voor een intensieve bewerking van lichtere gronden. De rijke onkruidgroei op het 15-object en het feit, dat de aardappel het onkruid goed kan onderdrukken, maken de toenemende opbrengstverschillen tussen het 25 en 15 object in de volgorde aardappelen–rogge–haver aannemelijk.

Samenvattend kan uit deze proefresultaten geconcludeerd worden, dat een diepe grondbewerking de groei en activiteit van het wortelstelsel in de ondergrond bevordert door een betere aeratie (toename van de niet-capillaire poriënruimte) en waterhuishouding (grotere waterberging en indringingssnelheid). Het hangt af van de grond, het gewas en de weersomstandigheden in hoever dit ook in de bovengrondse produktie tot uiting komt. Hoewel dus het meeste effect is te verwachten bij gewassen met een grote O_2-behoefte, op zware grond en in natte jaren, geeft een diepe bewerking van de lichtere grond in bovenstaande proeven (25 cm ploegen) over het algemeen eveneens de beste resultaten. Dit object is tot op zekere hoogte een combinatie van een diepe bewerking en een ondergrondbemesting, waarbij volgens GLIEMEROTH (1953), KOHNKE en BERTRAND (1956), DE ROO (1956) en FEHRENBACHER e.a. (1958) het hoogste rendement is te verwachten. De aldus verkregen structuur- en voedingstoestand van de grond waarborgen via een uitgebreid en actief wortelstelsel de bovengrondse groei en produktie.

IV ONTWIKKELING EN ACTIVITEIT VAN HET WORTELSTELSEL BIJ VERSCHILLEND BODEMVOCHTGEHALTE

1 INLEIDING

De plant is voor haar vochtvoorziening aangewezen op de beschikbare vochtvoorraad in de wortelzone. Zij wordt enerzijds bepaald door de eigenschappen van de grond en het klimaat anderzijds door de omvang en werkzaamheid van het wortelstelsel. Reeds in de klassieke literatuur wordt dan ook terecht meermalen gewezen op het belang van een uitgebreid en diepgaand wortelstelsel voor de vochtvoorziening van het gewas (o.a. TUCKER en VON SEELHORST 1898, WEAVER 1919, ROTMISTROFF 1926, GOEDEWAAGEN 1942). In dit verband zijn ook uitvoerig de mogelijkheden onderzocht om door cultuurmaatregelen het doorwortelde bodemvolume uit te breiden (VON SEELHORST 1902, PAVLYCHENKO 1942, SINGH 1952, GLIEMEROTH 1953 en 1955, MOSSOLOWA 1956 en JONKER 1958).
De wortelontwikkeling is echter op haar beurt behalve van de plantensoort, de vruchtbaarheid en de profielopbouw van de grond ook afhankelijk van het bodemvochtgehalte. Bij stijgend vochtgehalte neemt de beworteling toe tot een maximum, het zgn. vochtoptimum, waarna zij bij overschrijding van dit optimum weer afneemt (GOEDEWAAGEN 1941, VAN LIESHOUT 1957 b).
Daarnaast is het bodemvochtgehalte minstens zo belangrijk voor de wortelfuncties: opname van water en voedingszouten, waardoor de assimilatie en transpiratie door de bovengrondse plantendelen sterk worden beïnvloed. Bij uitdrogen van de over het algemeen voedselrijke bovengrond kan de zoutopname in meerdere of mindere mate belemmerd worden. In dat geval krijgt de beworteling in de ondergrond, die meestal slechts voor de wateropname belangrijk wordt geacht, ook betekenis voor de zoutopname. Hierop is ook reeds door CRIST en WEAVER (1924) en MILLAR (1925) gewezen.
In hoever het opname-patroon gewijzigd wordt hangt af van het vochtgehalte in de bovengrond en van de voedingsstoffenvoorraad en de beworteling in de ondergrond. Met behulp van de isotopentechniek kan dit opnamepatroon onder gevarieerde milieuomstandigheden vastgesteld worden (LIPPS en FOX 1956, BURTON 1957, KMOCH e.a. 1957 en BOGGIE e.a. 1958).
Vanwege de nog vrij schaarse gegevens over de betekenis van de ondergrond voor de plantengroei (FEHRENBACHER en RUST 1956) en de vage aanwijzing van een verband tussen de P-opname en het bodemvochtgehalte (FOX en LIPPS 1955) is in het volgende getracht uit de P-opnamecijfers bij extreme bodemvochtgehalten de relatie vocht-wortelactiviteit kwantitatief vast te stellen.

2 PROEFGEGEVENS

Het onderzoek werd verricht bij haver in betonnen bakken van 1 m doorsnede en 90 cm diep, die tot maaiveldshoogte in de grond waren gegraven. Van de 32 beschikbare bakken waren er 16 gevuld met een vruchtbare vochthoudende grond („profiel" I) en 16 met een mengsel van deze vruchtbare en een armere ondergrond in een mengverhouding 1 : 2 („profiel" II). Het geheel was door een verrolbaar glasdak op 1,50 m boven maaiveld overdekt, zodat de vochtvoorziening door watergiften geregeld kon worden, terwijl de overige groei-omstandigheden gelijk waren aan die in het natuurlijk milieu.
De chemische en fysische eigenschappen van de grond alsmede de gegevens over het proefgewas en de toegediende fosfaatoplossing zijn in tabel 29 weergegeven.
De proefopzet was als volgt: de bakken van beide kunstmatige profielen I en II waren ieder verdeeld in 2 vochtseries: V (vochtig ≈ veldcapaciteit) en D (droog ≈ tot verwelking laten uitdrogen). Elke vochtserie was weer onderverdeeld naar injectiediepte en wel in 1958 naar 2 (elke diepte dus 4 bakken) en in 1957 en 1959 naar 3 ^{32}P-injectiediepten (resp. 3, 2 en 3 bakken). De injecties werden in 1957 op 10, 35 en 60 cm diepte aangebracht, in 1958 op 10 en 35 cm en in 1959 op 10, 30 en 50 cm. Per bak werd 1 injectie van 5 ml radioactieve KH_2PO_4-oplossing toegediend tussen de plantrijen in het midden van de bak (vgl. fig. 2A). De bemonstering en analyse van de proefplanten geschiedde op de in hoofdstuk I beschreven wijze.
Door de opsplitsing van de 16 proefbakken van I resp. II in 2 vochttrappen (V en D) en elk van deze weer in 3 injectiediepten (gemiddelde diepten van 3 jaren): 10, 30 en 50 cm werden de volgende objecten verkregen:
I–10–V, I–30–V, I–50–V; I–10–D, I–30–D en I–50–D, idem voor „profiel" II.

Vanwege het grote aantal objecten waren er in 1958 bij 2 injectiediepten 4, in 1957 en 1959 bij 3 injectiediepten voor de geringste (10 cm) en de grootste (60 resp. 50 cm) diepte 3 en voor de tussenlaag (35 resp. 30 cm diepte) slechts 2 herhalingen per object. Door de proef gedurende 3 jaren te herhalen werd het nadeel van het geringe aantal herhalingen gecompenseerd. De geringe variatie in injectiediepten van jaar tot jaar betekent geen wezenlijk onderscheid voor een activiteitsvergelijking van de oppervlakkige en diepere profiellagen. Bovendien zijn in beide „profielen" overeenkomstige vochttrappen aangelegd, zodat de reactie van de wortelactiviteit op een hoog (V) resp. laag (D) vochtniveau in I en II vergelijkbaar is.

Vochtniveau van de grond. Bij de aanvang van de proef waren alle bakken nagenoeg op veldcapaciteit. In de natte serie I–V en II–V werd tijdens de proefperiode over de gehele diepte dit vochtgehalte gehandhaafd door het wekelijks (gravimetrisch) vastgestelde vochttekort aan te vullen (maximum watergift 5 – 10 mm per keer). De droge serie I–D en II–D werd na uitdroging tot aan de verwelkingsgrens telkens opnieuw, doch alleen in de bovenlaag, van water voorzien. Op deze wijze werden 2 zeer uiteenlopende vochtniveau's verkregen: een vochtige serie, V, steeds op veldcapaciteit; een droge serie, D, na uitdroging vrijwel steeds nabij de verwelkingsgrens.

TABEL 29 Gegevens van de fysische en chemische bodemeigenschappen, het proefgewas en de toegediende radioactieve fosfaatoplossing

„profiel" I: vruchtbare bovengrond
„profiel" II: mengsel van „profiel" I + arme ondergrond
[1] gloeiverliesmethode

bodemprofiel *soil profile*	chemische bodemeigenschappen *chemical soil analysis*									
	pH-KCl		humus[1] %		P-water		P-citr. z. *P-citric acid* mg/100 grond *mg/100 g soil*		K-HCl	
	1957	1959	1957	1959	1957	1959	1957	1959	1957	1959
I	5,2	5,8	2,8	2,8	8,0	6.0	120	110	17	31
II	5,1	5,8	1,4	1,5	5,0	4,8	60	58	10	24

bodemprofiel *soil profile*	fysische bodemeigenschappen *physical soil analysis*									
	granulaire samenstelling *mechanical composition* %							vochtkarakteristiek *moisture data* vol %		
	$< 2\mu$	$2\text{-}16\mu$	$16\text{-}50\mu$	$50\text{-}105\mu$	$105\text{-}150\mu$	$150\text{-}420\mu$	$> 420\mu$	pF=2,0	pF=4,2	beschikbaar *available*
I	10	4	9	6	6	44	21	16,0	5,1	10,9
II	7	3	4	7	10	52	17	10,9	3,1	7,8

gewas *crop*	teeltgegevens *cultivation data* zaaidatum *sowing*	rijenafstand *row space cm*	opkomst *germination*	KH_2PO_4-oplossing *KH_2PO_4-solution* activiteit/object *activity/treatment* μ C	injectiedatum *injection date*	spec. act. μC/mg P_2O_5
haver/*oats* 1957	9/4	20	20/4	750	8/5	211
haver/*oats* 1958	16/4	20	26/4	500	9/5	141
haver/*oats* 1959	16/3	20	1/4	750	15/4	211

TABLE 29 *Data of the chemical and physical soil characteristics and informations about growing the test crop and adding radioactive phosphate solution*

„profile" I: fertile topsoil
„profile" II: „profile" I mixed with poor subsoil
[1] *ignition method*

FIG. 21 Wortelactiviteit en bodemvochtgehalte bij haver op verschillende diepten van vochtige grond (I–V en II–V)

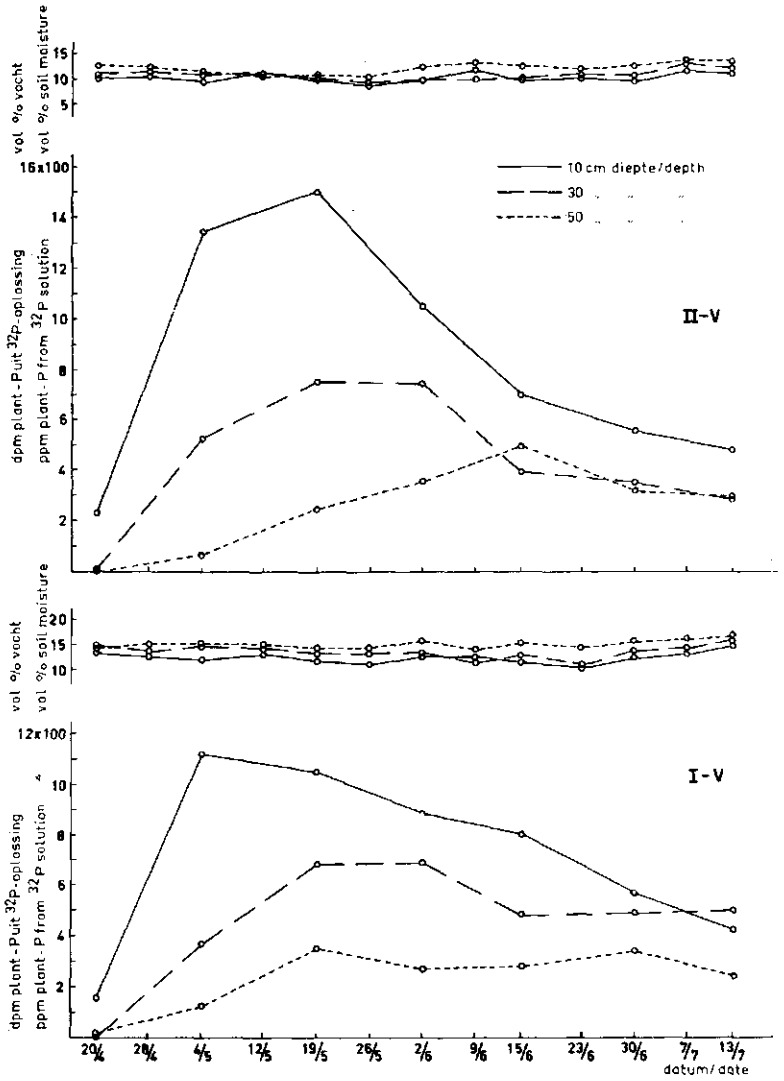


FIG. 21 *Root activity of oats and soil moisture content at different depths of wet soil (I-V and II-V)*

De afzonderlijke proeven wettigden door hun overeenkomstige resultaten een gemiddelde weergave per object. Hiertoe zijn de activiteit, het wortel- en spruitgewicht en het bodemvochtgehalte tijdens de overeenkomstige ontwikkelingsstadia van het gewas over de 3 jaren per object gemiddeld en tegen de corresponderende oogstdata van 1959 uitgezet. Door deze samenvatting komt de invloed van het vochtgehalte van de grond op de ontwikkeling en activiteit van het wortelstelsel duidelijker tot uiting.

3 RESULTATEN

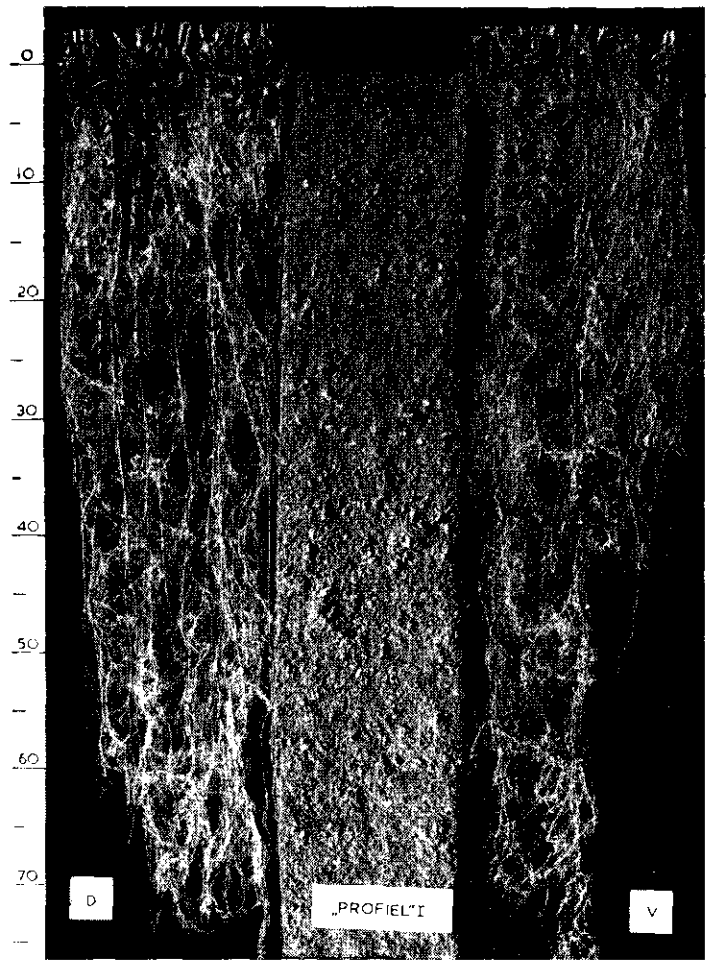
A VOCHTIGE GROND: I–V EN II–V

In de vochtige serie is de activiteit tijdens de gehele groeiperiode in de bovenlaag het hoogst en neemt met toenemende diepte af (fig. 21). In de 50 – 60 cm laag is er eerst in het schietstadium (2e helft mei) sprake van een beduidende activiteit. Het activiteitspatroon is geheel overeenkomstig het beeld, dat men onder onze gemiddelde weersomstandigheden in een vruchtbare vochthoudende bodem met een regelmatige profielopbouw aantreft, nl. een geleidelijke afname van de activiteit met toenemende diepte (vgl. Hoofdstuk II: L56, L57 en L58).
De relatieve betekenis van de verschillende profiellagen voor de P-opname is in tabel 30 weergegeven. Het aandeel van de bovenlaag neemt zowel in I–V als II–V tot het einde van de groeiperiode af, op 50 – 60 cm diepte toe, terwijl de tussenlaag zich na de jeugdontwikkeling van het gewas op een ongeveer gelijkblijvend niveau handhaaft. Gemiddeld over de gehele groeiperiode bedraagt het activiteitsaandeel in I–V en II–V op 10 – 20 cm resp. 55,0 en 58,4%, op 30 – 40 cm resp. 29,4 en 25,0% en op 50 – 60 cm resp. 15,6 en 16,6%.
Op grond van de betrekkelijk lage activiteit is in de ondergrond ook een geringe

TABEL 30 Activiteitsverdeling (%) bij haver in vochtige grond

bodem profiel *soil profile*	laag *layer* *cm*	20/4	4/5	19/5	2/6	15/6	30/6	13/7
I-V	10—20	87,9	69,7	50,6	48,1	51,4	40,9	36,2
	30—40	3,4	22,8	32,6	37,4	30,8	35,6	43,2
	50—60	8,7	7,5	16,8	14,5	17,8	23,5	20,6
II-V	10—20	97,1	69,2	60,1	48,8	44,2	44,7	44,9
	30—40	1,7	27,2	30,1	34,7	24,6	29,2	27,1
	50—60	1,2	3,6	9,8	16,5	31,2	26,1	28,0

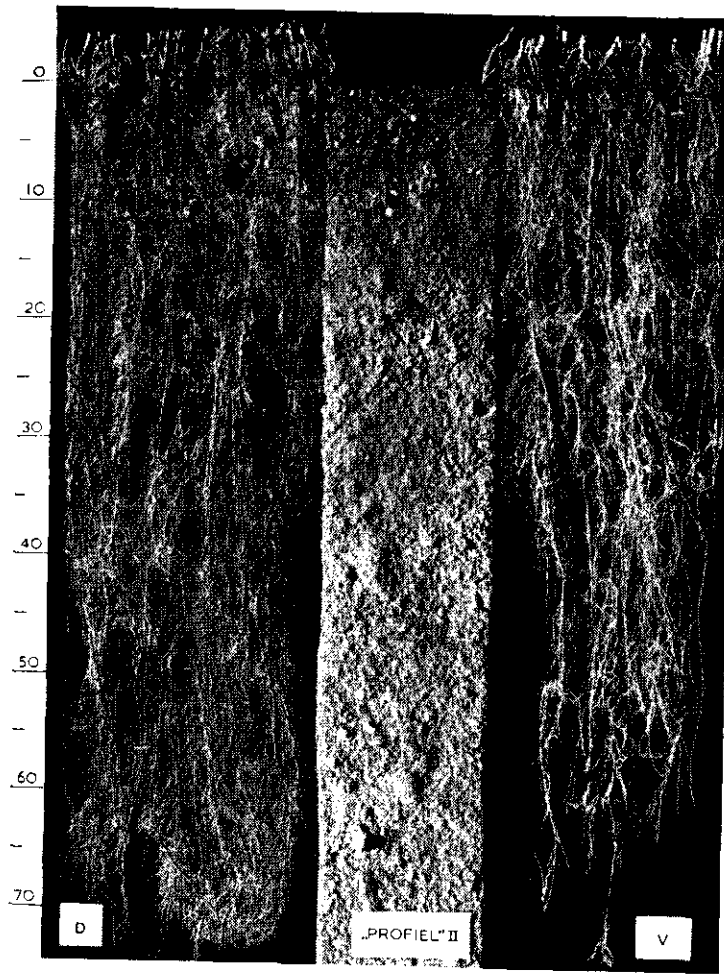
TABLE 30 *Root activity (%) of oats at different depths of wet soil*



Wortelontwikkeling van haver op het vochtige (V) en droge (D) „profiel" I.

Root development of oats on the wet (V) and dry (D) "profile" I.

beworteling te verwachten. De resultaten van de wortelboringen, op elke bemonsteringsdatum per object in 5- of 6-voud verricht, zijn in tabel 31 weergegeven. Terwijl de bovengrond dicht doorworteld is en in I–V en II–V gemiddeld resp. 57,0 en 61,2% van de totale vastgestelde wortelmassa bevat, treedt er op grotere diepte een aanzienlijk worteldichtheidsverval op. In de 30 – 40 cm laag bedraagt het wortelaandeel in I–V en II–V resp. 25,2 en 22,5% en op 50 – 60 cm diepte 17,8 en 16,6%. Deze wortelverdeling komt derhalve goed overeen met de activiteitsverdeling.



Wortelontwikkeling van haver op het vochtige (V) en droge (D) „profiel" II.

Root development of oats on the wet (V) and dry (D) "profile" II.

B DROGE GROND: I–D EN II–D

Het activiteitsbeeld in de droge grond in fig. 22 wijkt sterk af van dat in de vochtige objecten. Na de aanvankelijk sterke toename neemt de activiteit in de bovengrond omstreeks het schietstadium sterk af tot een vrij onbetekenende waarde op het einde van de groeiperiode. Zij wordt dan ook reeds spoedig overtroffen door de activiteit op 30 – 40 cm diepte en later zelfs door die in de diepere ondergrond. Er treedt hier dus tijdens de groei een omkering van het „normale" activiteitspatroon op.

Dienovereenkomstig is de activiteitsverdeling in tabel 32 interessant. Terwijl in het jeugdstadium van het gewas meer dan 90% van de totale activiteit in de 0 – 40

TABEL 31 Worteldichtheid (mg/dm³ grond en %) bij haver in de verschillende lagen van vochtige gronc

bodem profiel *soil profile*	laag *layer* *cm*	20/4		4/5		19/5		2/6		15/6		30/6		13/7	
		mg	%	mg	%	mg	%	mg	%	mg	%	mg	%	mg	%
I-V	10—20	30	81,1	57	60,7	120	48,7	123	46,4	192	52,2	205	50,7	168	59,5
	30—40	7	18,9	23	24,5	69	28,1	77	29,1	98	26,6	106	26,2	65	23,1
	50—60	—	—	14	14,8	57	23,2	65	24,5	78	21,2	93	23,1	49	17,4
II-V	10—20	33	94,3	48	62,3	103	49,8	150	51,4	183	51,3	152	60,1	170	59,7
	30—40	2	5,7	22	28,6	60	29,0	77	26,4	89	24,9	54	21,3	61	21,4
	50—60	—	—	7	9,1	44	21,2	65	22,2	85	23,8	47	18,6	54	18,9

TABLE 31 *Dry weight of roots (mg/dm³ soil and %) of oats at different depths of wet soil*

cm laag zetelt, bedraagt dit aandeel tijdens de rijpingsperiode nog slechts 40 – 50%, waarvan nog niet de helft in de bovengrond voorkomt. Met een stijging van het activiteitsaandeel van ongeveer 2 tot 55% wordt de ondergrond een essentiële bodemlaag voor het gewas.

De opmerkelijke wijziging in het activiteitspatroon tijdens de groei als gevolg van de uitdroging van de grond hangt uiteraard nauw samen met de wortelontwikkeling. Bij het hoge vochtgehalte in het jeugdstadium (± tot schieten) verloopt de wortelontwikkeling en dientengevolge de activiteit „normaal" dwz. beide nemen af met de diepte (tabel 33). Tijdens de hierna volgende droogteperiode droogt de bovengrond snel uit en zullen de wortels „op zoek naar water" zich sterker in de nog vochtige ondergrond uitbreiden (vgl. vochtverloop in fig. 22). In de latere groeistadia treedt er in de ondergrond ook een toename van het wortelgewicht t.o.v. de bovenliggende laag op. Tegelijk met deze dieptegroei verplaatst de actieve wortelzone zich meer naar de ondergrond.

Een laagsgewijze vergelijking van de wortelgewichten in de vochtige en droge objecten (tab. 32 en 33) leert, dat in de 10 – 20 cm laag het wortelgewicht in I–V en II–V tot begin juni gelijk of lager doch daarna aanzienlijk hoger is dan in resp. I–D en II–D. Op 50 – 60 cm diepte is echter het wortelgewicht in vochtige objecten na 19/5 lager dan in de droge. Dit wijst op een meer oppervlakkige beworteling in de vochtige objecten, hetgeen overeenkomt met de respectievelijke activiteitspatronen in fig. 21 en 22. Het aanzienlijk hogere totale wortelgewicht per 3 lagen in I–V en II–V t.o.v. dat in resp. I–D en II–D toont het vochteffect op de beworteling aan. Dit impliceert echter blijkens fig. 21 en 22 geen hogere totale activiteit in de vochtige objecten, hetgeen een aanwijzing is, dat de reactie van de activiteit op het bodemvochtgehalte berust op een wijziging zowel in het gewicht als in de aard van de wortels.

FIG. 22 Wortelactiviteit en bodemvochtgehalte bij haver op verschillende diepten van droge grond (I-D en II-D)

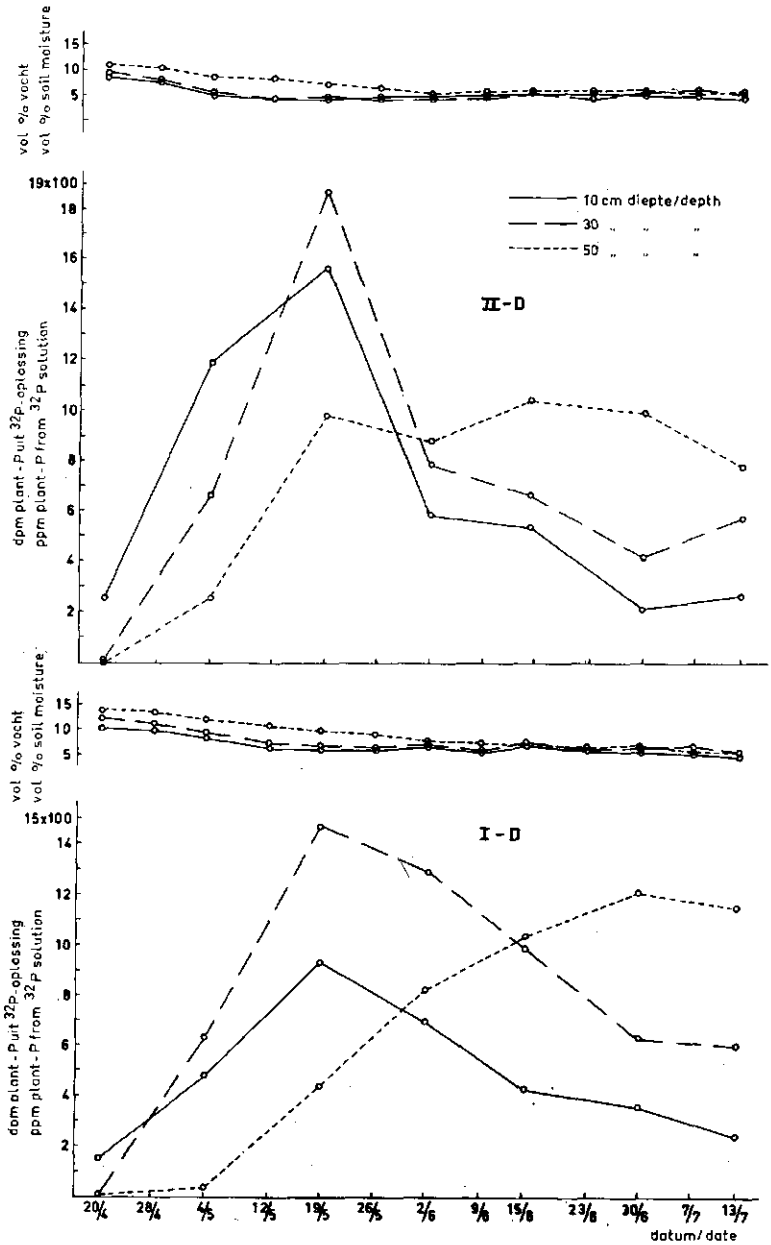


FIG. 22 *Root activity of oats and soil moisture content at different depths of dry soil (I-D and II-D)*

TABEL 32 Activiteitsverdeling (%) bij haver in droge grond

bodem profiel *soil profile*	laag *layer* *cm*	20/4	4/5	19/5	2/6	15/6	30/6	13/7
I-D	10—20	97,3	41,2	32,8	24,6	17,3	16,0	11,6
	30—40	0,7	55,4	51,9	46,3	40,4	28,5	30,1
	50—60	2,0	3,4	15,3	29,1	42,3	55,5	58,3
II-D	10—20	95,2	56,4	35,4	25,9	24,1	13,3	16,5
	30—40	4,1	31,5	42,4	34,9	29,5	25,9	35,6
	50—60	0,7	12,1	22,2	39,2	46,4	60,8	47,9

TABLE 32 *Root activity (%) of oats at different depths of dry soil*

4 DISCUSSIE

Voor een nadere beschouwing van bovengenoemde activiteitsverschillen in vochtige en droge grond dient men te bedenken, dat men hier te maken heeft met 3 met elkaar samenhangende factoren. Het bodemvochtgehalte beïnvloedt de wortelontwikkeling en via deze indirect, doch tevens direct de wortelactiviteit (BOONSTRA 1934, GOEDEWAAGEN 1942). Daar de wortelactiviteit een functie is van de wortelontwikkeling, is van zowel wortelactiviteit als -ontwikkeling een overeenkomstige reactie op een wijziging van het vochtgehalte te verwachten.
Nu is de moeilijkheid, dat het wortelgewicht het begrip wortelontwikkeling niet volledig dekt, hetgeen blijkt uit de gemiddelde activiteits- en wortelverdeling over de 3 profiellagen in fig. 23. Terwijl in de vochtige objecten de activiteitsdaling met toenemende diepte vrij goed overeenkomt met de wortelgewichtsafname, staat in de droge grond tegenover de wortelgewichtsvermindering een vrijwel over de gehele diepte gelijkblijvende activiteit. De verklaring van dit opmerkelijke verschil moet hierin gezocht worden, dat de activiteit kan toenemen door: a) meer fijne wortels, b) een grotere opname per eenheid van absorptieoppervlak, c) een uitbreiding van het absorptieoppervlak per wortel (SIERP en BREWIG 1935), zonder dat het wortelgewicht noemenswaard wordt gewijzigd.
De verhouding activiteit/wortelgewicht geeft een indruk van de aard van de beworteling, waaruit de gevonden activiteitsverschillen mogelijk nader verklaard kunnen worden (VAN LIESHOUT 1955b). Daartoe is in fig. 24 de over de groeiperiode laagsgewijze gemiddelde wortelhoeveelheid resp. activiteit/mg wortel tegen het gemiddelde vochtgehalte van de overeenkomstige laag uitgezet. Uitgezonderd op 50 cm diepte zijn de wortelgewichtsverschillen per laag tussen I–V en I–D en tussen II–V en II–D ondanks de sterk uiteenlopende vochtgehalten niet belangrijk. De activiteit per gewichtseenheid wortels neemt bij dalend vochtgehalte in de

TABEL 33 Worteldichtheid (mg/dm³ grond en %) bij haver in de verschillende lagen van droge grond

bodem profiel *soil profile*	laag *layer* cm	20/4		4/5		19/5		2/6		15/6		30/6		13/7	
		mg	%	mg	%	mg	%	mg	%	mg	%	mg	%	mg	%
I-D	10—20	27	84,4	52	65,0	173	55,6	195	51,9	173	46,4	176	43,3	116	35,9
	30—40	5	15,6	23	28,8	82	26,4	97	25,8	91	24,4	113	27,7	91	28,2
	50—60	—	—	5	6,2	56	18,0	84	22,3	109	29,2	118	29,0	116	35,9
II-D	10—20	45	91,9	82	64,6	175	66,0	154	55,4	137	46,9	116	43,4	87	42'2
	30—40	4	8,1	26	20,5	50	18,9	52	18,7	75	25,7	66	24,7	53	25,7
	50—60	—	—	19	14,9	40	15,1	72	25,9	80	27,4	85	31,9	66	32,1

TABLE 33 *Dry weight of roots (mg/dm³ soil and %) of oats at different depths of dry soil*

diepere lagen toe, in de bovengrond, waar de verwelkingsgrens wordt benaderd, echter sterk af (I–10–D en II–10–D).

De sterke afname van de activiteit/mg wortel in de zeer droge bovenlaag is waarschijnlijk een gevolg van het afsterven van de fijnere wortels, waardoor de wortelactiviteit sterk, het wortelgewicht nauwelijks wordt beïnvloed. In dit verband moge verwezen worden naar fig. 9 (B) op pag. 21 waaruit is af te leiden dat de fijne wortels bepalend zijn voor de activiteit van het wortelstelsel. Daarentegen doet de relatieve activiteitstoename in de nog enigszins vochtige ondergrond van de droge objecten aan nieuw-vorming van wortels denken. Deze onderstelling wordt gesteund door waarnemingen van GINGRICH en RUSSEL (1956), KMOCH e.a. (1957), SCHEUERPFLUG (1957) en BERGMANN (1958), die in (niet extreem) droge grond meer fijne wortels en wortelvertakkingen constateerden.

Blijkens de geringere laag-activiteit/mg wortel in I–V en I–D t.o.v. die in resp. II–V en II–D (fig. 24) heeft een lager vruchtbaarheidsniveau van de grond een gelijksoortig effect op de wortelactiviteit als een laag vochtgehalte.

De activiteitsvermindering bij uitdroging van de 10 – 20 en 30 – 40 cm lagen in I–D en II–D in fig. 22 komt overeen met de resultaten van BOONSTRA (1934), die bij erwten een activiteitstoename per gewichtseenheid wortels bij stijgend bodemvochtgehalte constateerde. DANIELSON en RUSSEL (1957) vonden een verminderde kationenopname bij toenemende pF van de grond, terwijl LIPPS en FOX (1956) een soortgelijk verband tussen het vochtgehalte en de P-opname vaststelden. Volgens DEAN en GLEDHILL (1956) veroorzaakt droogte een fysiologische reactie in de wortel, tengevolge waarvan de P-opname afneemt. De door JORDAN e.a. (1952) vastgestelde grotere P-opname bij laag vochtgehalte van de bovengrond, schrijven deze auteurs toe aan het feit, dat bij veel neerslag het oppervlakkig toegediende fosfaat zich benedenwaarts verplaatst en dientengevolge de opname door het ondiepe wortelstelsel wordt belemmerd.

FIG. 23 Gemiddelde verdeling van de wortelactiviteit (links) en het wortelgewicht (rechts) bij haver over de 3 diepten van de verschillende objecten
Totale wortelactiviteit resp. wortelgewicht in de 3 lagen per object = 100%

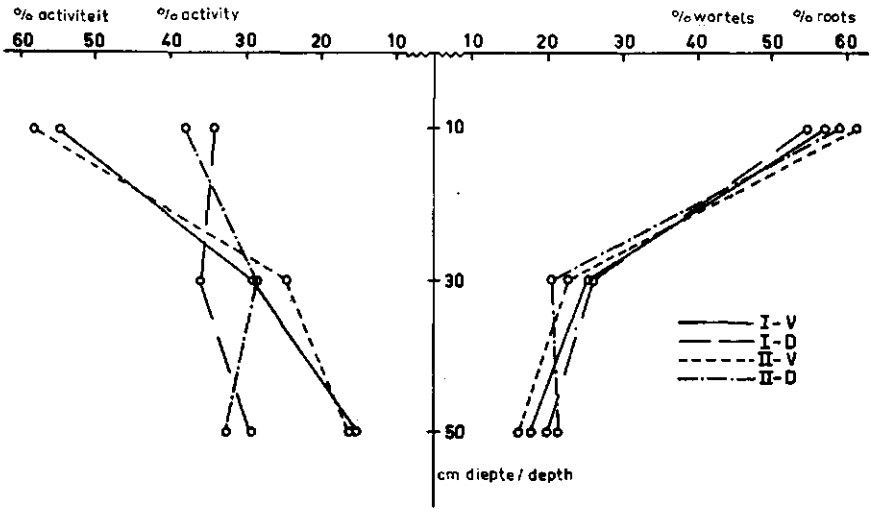


FIG. 23 *Means distribution of the root activity (left) and the root weight (right) of oats over the 3 depths of the different treatments. Summation of total root activity or of root weight in 3 layers of each treatment = 100%*

FIG. 24 Gemiddelde wortelhoeveelheid (mg, links) en activiteit/mg wortel (dpm plant-P, rechts) per laag bij het gemiddelde vochtgehalte van dezelfde laag in de verschillende objecten

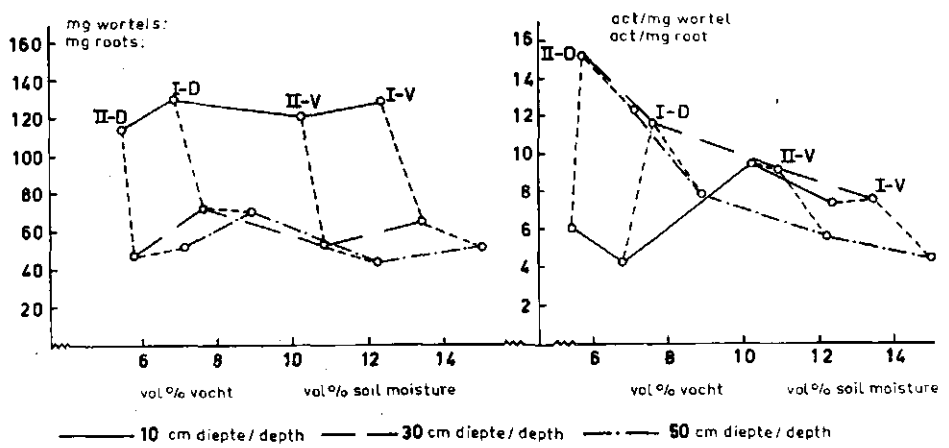


FIG. 24 *Relation of the mean soil moisture content with the mean root mass (mg, left) and with the activity/mg root (ppm of plant-P, right) in the corresponding soil layers at different treatments*

Volledigheidshalve zij nog vermeld, dat volgens BREAZEALE (1930) de voedselopname uit droge grond beïnvloed kan worden door het elders in het doorwortelde bodemvolume beschikbare vocht. Hij leidde dit af uit een K-absorptie door tarwe uit grond, die op het verwelkingspunt was, mits het wortelstelsel elders over voldoende water kon beschikken. Dit zou eventueel samen kunnen hangen met een vochttransport van vochtige naar droge grond via de wortels, hetgeen theoretisch (bij grote drukverschillen in de grond) mogelijk is. Door de waterafgifte aan de droge grond zouden voedingsstoffen opgelost en vervolgens opgenomen kunnen worden (HUNTER en KELLEY 1946, SWIETOCHOWSKI en GLABISZEWSKI 1959). Hoewel op zichzelf interessant heeft een dergelijke opname vanwege de uiterst geringe omvang geen enkele praktische betekenis voor de voeding van de plant. Het toont alleen aan, dat de voedingsstoffen- en wateropname dynamische processen zijn, die elkaar over het gehele wortelstelsel beïnvloeden.

Uit praktisch oogpunt is het overigens voldoende te weten op welke wijze de wortelactiviteit op een vochtgehalteverandering in de grond reageert, daarbij in het midden latend door welke van de eerder genoemde 3 factoren deze reactie teweeggebracht wordt.
Hoewel er dus een zekere aanpassing van het wortelstelsel plaats heeft, kan deze echter blijkens de bovengrondse produktie in fig. 25 de minder gunstige groeiomstandigheden niet compenseren. Tijdens de jeugdperiode van het gewas, wanneer water en voedingszouten in alle objecten in ruime mate voorhanden zijn, zijn er geen groeiverschillen van betekenis. Deze treden eerst op tijdens het stadium van schieten (begin juni) en nemen dan tot het einde van de groeiperiode regelmatig toe. Het vocht- en voedingsstoffengehalte van de grond beïnvloeden de bovengrondse produktie in dezelfde richting: zij versterken elkaar in gunstige (I–V) resp. ongunstige (II–D) zin, echter in verschillende mate. Terwijl de drogestofopbrengst in de vochtige objecten (I–V en II–V) $\pm$ 46% hoger is dan in de overeenkomstige droge grond (I–D en II–D), bedraagt dit verschil tussen de voedselrijke (I–V en I–D) en voedselarmere grond (II–V en II–D) slechts 14%. Uit deze grote verschillen en de geringere variatie in wortelproduktie volgt, dat de bovengrondse ontwikkeling van de plant veel sterker reageert op een wijziging in het bodemmilieu dan de beworteling. GOEDEWAAGEN (1942), FRÖHLICH (1956) en SCHEUERPFLUG (1957) komen tot dezelfde conclusie.
Uit fig. 25 blijkt, dat de plant hogere eisen stelt aan het vochtgehalte dan aan de voedingstoestand van de grond. Een deel van het wortelstelsel kan mits over voldoende voedingsstoffen beschikkend, tot aanzienlijke hoogte de voeding van de plant verzorgen: duidelijke compensatie-werking. Eenzelfde gedeelte kan echter slechts een fractie van de vochtbehoefte dekken: zeer geringe compensatie (GOEDEWAAGEN 1942, BURTON e.a. 1957). Wanneer derhalve een deel van de doorwortelde bodemruimte ongeveer tot de verwelkingsgrens is uitgedroogd geeft dit een aanzienlijke opbrengstreductie, die groter is naarmate de grond voedselarmer is.
Resumerend kan uit het voorgaande geconcludeerd worden dat bij dalend vochtgehalte de activiteit van het wortelstelsel afneemt. Deze verminderde activiteit wordt echter ten dele weer opgevangen enerzijds door een hogere activiteit per gewichtseenheid wortels, anderzijds door een intensievere beworteling en een grotere worteldiepte. Dientengevolge verplaatst zich in het van boven naar be-

FIG. 25 Bovengrondse droge stofproductie van de verschillende objecten tijdens de groeiperiode, uitgedrukt in % van de maximum opbrengst (I–V)

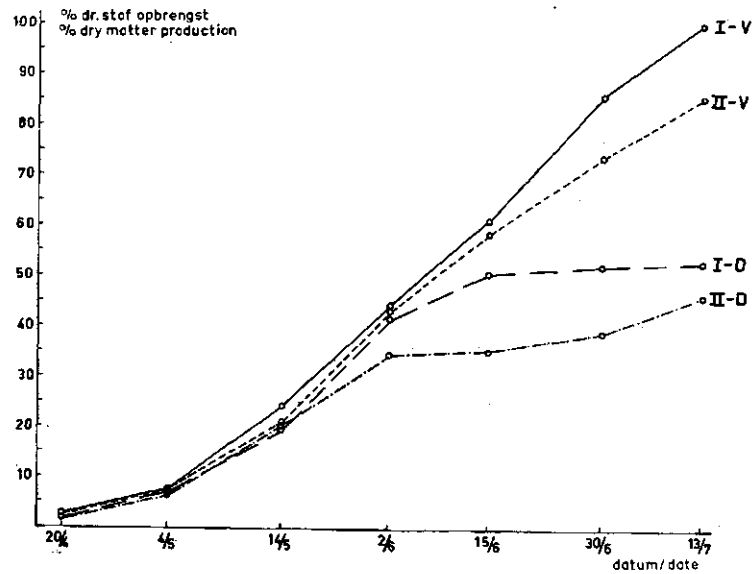


FIG. 25 *Dry weight of shoots of oats in the different treatments during the growing period, expressed in % of the maximum shoot production (I-V)*

neden uitdrogende profiel de meest actieve wortelzone naar de diepere lagen, hetgeen kan leiden tot een omkering van het „normale" activiteitspatroon. De ondergrond neemt grotendeels de taak van de extreem droge bovenlaag over, waarin zowel het gewicht als de activiteit van de wortels sterk afnemen.
Door aanpassing van het wortelstelsel tracht de plant haar vocht- en voedselbehoefte te dekken. Gezien de bovengrondse produktie lukt deze compensatie gedeeltelijk wat de opname van voedingsstoffen betreft, de wateropname blijft echter ver achter bij de behoefte van de plant. Naarmate er minder water beschikbaar is, komt volgens VAN DER SANDE – BAKHUYZEN (1937) een geringer deel van de gevormde assimilaten aan de bovengrondse plantendelen ten goede, met als gevolg een geringe bovengrondse produktie bij een vrijwel gelijkblijvende wortelmassa (lage spruit-wortelverhouding). Omgekeerd geeft een hoog vochtgehalte van de grond een sterke wijziging in de plant-opbouw ten gunste van de spruit. De vochttoestand van de grond is derhalve primair beslissend voor de opbrengst, die door het voedingsstoffengehalte van de grond in gunstige of ongunstige richting wordt beïnvloed.
Deze grote vochtinvloed blijkt ook uit het sterk afwijkende activiteitspatroon onder droge omstandigheden. De activiteits-„omkering" d.i. toename met de diepte, toont het grote belang van de ondergrond van droogtegevoelige gronden

aan. De cultuurwaarde van dergelijke gronden wordt dan ook in hoge mate bepaald door de geschiktheid van de ondergrond voor wortelgroei. Gegevens over de omvang en het activiteitspatroon van het wortelstelsel geven uitsluitsel over de teeltmogelijkheden en de eventueel te nemen cultuurmaatregelen teneinde een goede produktie te verzekeren.

V DE LANDBOUWKUNDIGE BETEKENIS VAN HET WORTELONDERZOEK

Uit het wortelbeeld en het -activiteitspatroon is het meer of minder goed functionneren van het wortelstelsel af te leiden. Deze gegevens verschaffen ons dus inlichtingen enerzijds over de cultuurwaarde van de grond en anderzijds over de in de praktijk door te voeren teeltmaatregelen, die een zo hoog mogelijke produktie kunnen bewerkstelligen.

1 CULTUURWAARDE VAN DE GROND

De produktie van de plant wordt bepaald door de mate, waarin vocht en voedsel kunnen worden opgenomen. Dit hangt weer samen met de ontwikkeling en in het bijzonder met de activiteit van het wortelstelsel. In principe is de totale activiteit van het wortelstelsel en niet de omvang van het activiteitspatroon bepalend voor de produktie van de plant. Zo kan onder zeer gunstige groei-omstandigheden een beperkt wortelstelsel eenzelfde opbrengst geven als een uitgebreid en diepgaand wortelstelsel (GOEDEWAAGEN 1942). In het eerste geval is de activiteit per wortel aanzienlijk groter dan in het tweede, zodat de totale water- en voedselopname gelijk is.
Algemeen geldt echter, dat een grote totale opname samengaat met een uitgebreid en actief wortelstelsel en omgekeerd. Een uitgebreid wortelactiviteitspatroon is niet alleen gunstig voor de produktie, doch het verhoogt tevens de oogstzekerheid vanwege het groter vocht- en voedselreservoir dat de plant ter beschikking staat. Bovendien is uit het opname-beeld het vruchtbaarheidspatroon van het profiel af te leiden. Dit laatste is belangrijk, daar de teeltmogelijkheden van de grond bepaald worden door het vruchtbaarheidspatroon van het gehele profiel en niet door de vruchtbaarheidstoestand van een enkele laag, bijv. de bouwvoor.
Uit het voorgaande kan geconcludeerd worden, dat het wortelbeeld en het -activiteitspatroon een goede maatstaf vormen voor de cultuurwaarde van de grond. Een uitgebreid wortelactiviteitspatroon wijst op een hoge landbouwkundige waarde van de grond: enerzijds door een hoog produktie-vermogen (grote vocht- en voedselopname), anderzijds door de ruime teeltmogelijkheden en grote oogstzekerheid.

2 TEELTMAATREGELEN

A GRONDBEWERKING

Deze heeft als voornaamste doel een beter leefmilieu voor de plantenwortels te te scheppen. Het hangt grotendeels van de bodemeigenschappen af in hoever een uitbreiding van het wortelstelsel en zijn activiteitspatroon mogelijk en wenselijk

is. Terwijl op vruchtbare vochthoudende gronden met een regelmatige profielopbouw een betrekkelijk ondiep en ijl wortelstelsel meestal voldoende is voor een hoge opbrengst, is op armere droogtegevoelige gronden een uitgebreid en actief wortelstelsel gewenst. Bij storende profiellagen op geringe diepte en ondoorlatende gronden, die de wortelontwikkeling sterk belemmeren, is een grondbewerking vanzelfsprekend vereist.
Door bewerking neemt niet alleen de worteldiepte doch tevens de wortelvertakking toe (SINGH 1952, GLIEMEROTH 1953). Hierdoor krijgt de plant de beschikking over een groter bodemvolume en wordt de absorptiecapaciteit van het wortelstelsel vergroot (GOEDEWAAGEN en PEERLKAMP 1952). Ook de vochtvoorziening van de plant is beter: enerzijds door de intensievere beworteling, anderzijds als gevolg van een betere waterhuishouding van de grond (groter indringend en bergend vermogen).
De grondbewerkingsdiepte hangt samen met de aard en toestand van de ondergrond. In een voedsel- en vochtarme, grofzandige ondergrond zal door een diepe bewerking de beworteling nauwelijks toenemen. Anderzijds zijn er verscheidene gevallen bekend, waar een ondergrondbewerking gunstige resultaten geeft (JONKER 1958).
Het wortelbeeld en het activiteitspatroon vormen een goede maatstaf zowel voor de wenselijkheid als het nuttig effect van een bepaalde bewerking.

B BEMESTING

Voor een hoog meststofrendement is het van belang het opnamepatroon van het wortelstelsel te kennen. Bij een oppervlakkige breedwerpige meststoftoediening kan de plant hierover reeds tijdens haar eerste jeugdgroei beschikken. Daar staat tegenover, dat de zoutconcentratie vrij gering is en bij uitdroging van de bovenlaag de opname bemoeilijkt wordt. Een diepere meststoftoediening geeft wel een diepere beworteling (GLIEMEROTH 1953), doch daarbij bestaat er gevaar voor enige stagnatie in de voedselopname tijdens de jeugdperiode (VERVELDE en MEYERMAN 1950).
Plaatselijke bemesting (band- of rijenbemesting) geeft kans op kiemplantbeschadiging door te hoge zoutconcentratie. De minimumafstand van de plant tot meststofstrook hangt af van de planten-, meststof- en grondsoort. Grotere afstand is vereist bij hogere meststofgiften, bij gevoelige gewassen zoals bieten, erwten en bonen en bij gebruik van goed oplosbare meststoffen op zandgrond, vooral als deze droog is (vgl. DE WIT 1953).
Het effect van plaatselijke bemesting is het grootst bij:
1. bemesting in de actieve wortelzone, dus onder de oppervlakte in de vochtige grond
2. gewassen met een oppervlakkig wortelstelsel
3. gewassen met een penwortel door toediening onder, en bij gewassen van het bijworteltype tussen de plantrijen

4. gewassen met een korte groeiperiode.

Als nadelen zijn te noemen:

1. het geringe bodemvolume, waaruit de toegediende voedingsstoffen kunnen worden opgenomen
2. het bevorderen van een oppervlakkige beworteling
3. sterke wateropname in de bemeste zone, waardoor kans bestaat op een te hoge zoutconcentratie.

Hoewel het verband tussen het wortelgewicht resp. de wortelactiviteit en de totale opname volgens DE WIT (1953) onafhankelijk is van het bemestingspatroon, zijn er anderzijds duidelijke aanwijzingen, dat een aan de beworteling aangepaste bemestingswijze een hogere opbrengst geeft (COOKE 1956, PRUMMEL 1957).

C VOCHTVOORZIENING

De worteldiepte en -activiteit spelen bij de vochtvoorziening van de plant een grotere rol dan het vochthoudend vermogen van de grond. Het wortelstelsel heeft namelijk de neiging zich geleidelijk uit te breiden, zodat verminderde beschikbaarheid per eenheid van diepte gecompenseerd wordt door toenemende werkzame worteldiepte. Het voor de plant beschikbare water is dan ook te beschouwen als een karakteristieke planteigenschap, die door bodem, klimaat en cultuurmaatregelen gewijzigd kan worden. Deze variabele grootheid, ook wel „wortelconstante" genoemd (PENMAN 1952, STOLP en MOHRMANN 1953), is derhalve grotendeels afhankelijk van het ontwikkelingsstadium en de activiteit van het wortelstelsel. Deze factor geeft het bodemvolume aan, waarover de plant voor haar vocht- (en voedsel)voorziening kan beschikken: werkzame worteldiepte (VAN LIESHOUT 1959).

Het wortelactiviteitspatroon vormt tesamen met de vochtkarakteristiek (pF-curve) de basis voor een doelmatige vochtvoorziening. Uit deze gegevens is namelijk de kans op een vochttekort af te leiden. Indien een tekort door de normale teeltmaatregelen niet voorkomen of opgeheven kan worden, is kunstmatige watervoorziening op haar plaats. Voor de toe te dienen hoeveelheid kan hierbij eveneens dankbaar gebruik gemaakt worden van de bewortelingsgegevens. (CZERATZKI 1958).

D GEWASSEN- EN RASSENKEUZE

Hoewel het wortelstelsel over het algemeen een groot aanpassingsvermogen aan het milieu bezit, heeft toch elke soort en elk ras een specifiek wortelbeeld en activiteitspatroon (BOONSTRA 1931, GOEDEWAAGEN en DE WILLIGEN 1947, SCHUURMAN 1958). Door dit genetisch „eigene" van het wortelstelsel van verschillende gewassen en rassen op te sporen is men in staat een gewas of ras te kiezen, dat in de gegeven omstandigheden het geringste teeltrisico biedt. In dit verband verdienen de bewortelingseigenschappen meer aandacht bij het veredelingsonderzoek.

Uit het oogpunt van *vruchtopvolging* is kennis van de wortelontwikkeling eveneens zeer waardevol. Dit biedt de mogelijkheid tot het opstellen van een opvolging van gewassen met afwisselende worteldiepte en -activiteitsverdeling. Behalve tot een beter gebruik van de beschikbare bodemruimte draagt deze afwisseling bij tot een goede organische stofvoorziening en daarmede tot het instandhouden of verbeteren van de natuurlijke vruchtbaarheidstoestand van de grond.

De invloed van de *plantdichtheid* op de opbrengst wordt bepaald door verschillende concurrentie-factoren, waarvan de wortelconcurrentie ten aanzien van voedingsstoffen en water een voorname plaats inneemt (VAN LIESHOUT 1955a). Het bewortellings- en activiteitspatroon kan derhalve belangrijke aanwijzingen geven over de plantafstand en het plantverband, die het meest efficiënte gebruik van de bodemruimte geven (HALL e.a. 1953).

Bij *mengteelt* is het gewenst te streven naar een combinatie van gewassen, waarvan de afzonderlijke wortelstelsels elkaar zoveel mogelijk aanvullen. Zo constateerde DEWEZ (1955), dat in een combinatie van maïs met late aardappelen vanwege de gelijktijdige en oppervlakkige beworteling de maïs ten onder ging. Daarentegen hinderen maïs en erwten elkaar weinig, omdat erwten reeds in de jeugdperiode dieper wortelen en bovendien vroeg het veld ruimen.

Bovenstaande opsomming toont duidelijk de betekenis van de ontwikkeling en activiteit van het wortelstelsel voor de praktische plantenteelt. Kennis van de zeer gevarieerde bewortelingseigenschappen geeft enerzijds waardevolle inlichtingen over de cultuurwaarde van de grond, anderzijds over de in de gegeven omstandigheden vereiste cultuurmaatregelen.
De in het voorgaande beschreven en toegepaste isotopenmethode biedt de mogelijkheid gegevens te verkrijgen over:

1. de groeisnelheid en uitbreiding van het wortelstelsel
2. de invloed van het milieu (bodem en klimaat) op de beworteling
3. de invloed van grondbewerking op de beworteling
4. wortelconcurrentie tussen verschillende gewassen
5. het opname-aandeel van de verschillende delen van het wortelstelsel, speciaal de betekenis van de ondergrond
6. de doelmatigheid van het wortelstelsel bij de meststof-opname: meststofrendement en bemestingswijze.

Zo is deze techniek een goed hulpmiddel bij het wortelonderzoek, waarmede vele plantenteeltproblemen tot nadere klaarheid kunnen gebracht worden.

SAMENVATTING

Naast de talrijke gegevens over de morfologie en ecologie van het wortelstelsel is de kennis van het gedrag en de taakvervulling van de plantenwortels in hun natuurlijk milieu beperkt. Daar laatstgenoemde kwalitatieve gegevens in wezen belangrijker zijn dan de kwantitatieve wortelwaarnemingen, is in dit onderzoek getracht vast te stellen hoe het wortelstelsel zijn taak als water- en voedingszouten-opnemend orgaan onder verschillende praktijkomstandigheden vervult. Hierbij is in het bijzonder aandacht besteed aan de betekenis van de ondergrond voor de opname.

METHODE (HOOFDSTUK I)

Het opname- of activiteitspatroon van het wortelstelsel werd verkregen met behulp van de isotopentechniek. Deze methode berust op het nauwkeurig lokaliseren van een bepaalde hoeveelheid van een radioactieve isotoop, in dit geval ^{32}P in de vorm van een KH_2PO_4-oplossing, in de grond. De opname hiervan wordt in de bovengrondse plantendelen gemeten. Na de vereiste omrekening en correctie vormen deze opnamecijfers een maat voor de wortelactiviteit ten aanzien van fosfaat op de betreffende plek in de grond. Tengevolge van de onvermijdelijke bewortelingsvariaties treedt een aanzienlijke spreiding in de resultaten op, terwijl de vraag in hoever de ^{32}P-cijfers een aanwijzing geven voor de activiteit voor andere ionen en water nog niet afdoende is te beantwoorden.
Ondanks deze restricties geeft een aldus verkregen activiteitspatroon waardevolle aanwijzingen over het aandeel van de verschillende delen van het wortelstelsel in de totale opname onder gevarieerde milieu-omstandigheden.

BODEMTYPEN (HOOFDSTUK II)

Uit het activiteitsverloop in en de -verdeling over de verschillende lagen van de sterk uiteenlopende bodemprofielen is af te leiden, dat de plant gemiddeld minstens 50% van zijn voedingsstoffen opneemt uit de 0 – 20 cm (bouwvoor)laag. Dit activiteitsaandeel is echter sterk afhankelijk van de toestand van de ondergrond. In de diep humeuze grond, L56 t/m L58, bedroeg het activiteitsaandeel van de 0 – 40 cm laag 70% tegen 90% in de heide-ontginningsprofielen K57 en K58. Terwijl de 10% van de heide-ondergrond nauwelijks van betekenis is, vormt de 30% van de L57- en L58-ondergrond een belangrijke reserve voor ongunstige groei-omstandigheden. Dit illustreren de opbrengstcijfers van 1957 met een lange droogteperiode. L57, BZ57 en BK57 gaven een normale produktie, WH57 een gedeeltelijke en K57 een volkomen misoogst.
De resultaten tonen aan, dat de ondergrond in sterke mate bepalend is voor de produktiemogelijkheden van de grond en zowel voor de vochtvoorziening als

de voedselopname, die juist tijdens droogte in de bovengrond belemmerd wordt, van belang is. Hierbij zijn de fysische (dichtheid en vochthoudend vermogen) en chemische (voedingsstoffengehalte en zuurgraad) toestand van de diepere bodemlagen belangrijke criteria voor de doorwortelbaarheid en daarmede voor de cultuurwaarde van de grond.

GRONDBEWERKING (HOOFDSTUK III)

Daar door grondbewerking het wortelmilieu direct beïnvloed wordt, is het belangrijk te weten in welke mate hierdoor het wortelbeeld en -activiteitspatroon gewijzigd worden. De proeven op humeuze zandgrond toonden aan, dat met toenemende bewerkingsdiepte (volgorde: 15 cm ploegen < 15 cm ploegen + 10 cm ondergronden < 25 cm ploegen) het poriënvolume en het luchtgehalte in de 0 – 15 cm laag af-, in de 15 – 25 cm laag echter toenemen. Dit heeft tot gevolg, dat de activiteit en in mindere mate ook het wortelgewicht van aardappel, rogge en haver in de 25 – 35 cm laag bij de diepste bewerking het hoogst is. Deze gunstige bewortelingseigenschappen van het 25-object komen in de opbrengst slechts zeer zwak tot uiting. De gemiddelde opbrengstverhoging door diepe bewerking, die toeneemt in de volgorde aardappel – rogge –haver, blijft ver achter bij de toename van het wortelgewicht en de wortelactiviteit in de 25 – 35 cm laag van het 25-object.
Het bewerkingseffect op de bovengrondse produktie bleek samen te hangen met de neerslaghoeveelheid tijdens de voorafgaande winterperiode. Na een natte winter gaf de diepste bewerking een positief, na een droge geen of zelfs een negatief opbrengsteffect t.o.v. het 15-object. Naast de weersinvloed spelen de grondsoort en het gewas een rol.
Algemeen kan gesteld worden, dat door diepe grondbewerking de wortelontwikkeling bevorderd en het activiteitspatroon uitgebreid wordt. Het hangt echter van het gewas en het milieu af of dit in de bovengrondse produktie tot uitdrukking komt.

BODEMVOCHTGEHALTE (HOOFDSTUK IV)

Naast de aeratie (grondbewerking) heeft het vochtgehalte van de grond grote invloed op de wortelontwikkeling. In de vochtige grond, I–V en II–V, vertoont het activiteitspatroon een met de beworteling overeenkomend beeld, nl. een geleidelijke afname met toenemende diepte.
In de droge grond, I–D en II–D, treedt bij aanhoudende droogte een „omkering" van het activiteitspatroon op, dwz. de wortelactiviteit neemt toe met de diepte. Eenzelfde beeld, zij het veel minder duidelijk, treedt op bij de wortelontwikkeling. Door een intensievere doorworteling van de ondergrond van de droge objecten tracht de plant haar vocht- en voedselbehoefte te dekken. Deze bewortelingsre-

actie kan echter een duidelijke activiteitsvermindering bij dalend vochtgehalte geenszins ongedaan maken.
De droogte-aanpassing van het wortelstelsel kan het vochttekort van de plant niet geheel compenseren, doch wel een misoogst voorkomen. De plant stelt hogere eisen aan de vochtvoorziening dan aan de voedingstoestand van de grond. De opbrengstdepressie door droogte is ernstiger naarmate de grond voedselarmer is.

SLOTCONCLUSIE (HOOFDSTUK V)

Kennis van het wortelbeeld en het activiteitspatroon vormen de basis voor een doelmatige plantenteelt. Allereerst is hieruit blijkens dit onderzoek af te leiden, dat de ondergrond een niet te verwaarlozen factor is bij de plantenproduktie. Een omvangrijk wortelstelsel met een diep reikend activiteitspatroon waarborgt een grote oogstzekerheid. Belemmering van de wortelontwikkeling in de diepere bodemlagen geeft grote teeltrisico's en vermindert de cultuurwaarde van de grond aanzienlijk.
Daarnaast geven deze bewortelingsgegevens nuttige aanwijzingen over de meest efficiënte toepassingen van teeltmaatregelen zoals diepte van grondbewerking, bemestingswijze, toe te dienen hoeveelheid water bij kunstmatige vochtvoorziening, gewassen- en rassenkeuze met gering teeltrisico en zo volledig mogelijke benutting van de bodemruimte (plantafstand, combinatieteelt).

SUMMARY

Good crop production is dependent upon adequate development of the root system. Therefore information on root development and the factors which influence root growth are of great practical interest. In addition to morphological and ecological data, knowledge about the function of roots is of at least equal importance. Because of the difficult accessibility and the complexity of the root environment rather little is known about root activity under field conditions. In recent years a good tool for root studies has been developed through the application of radioactive isotopes as tracers (HALL et al. 1953).

EXPERIMENTAL PROCEDURE (CHAPTER I)

The method is based on the precise placement of a well-defined amount of radioactive material in the soil and the measurement of accumulation of radioactivity by the plant from this source. In these experiments a $KH_2{}^{32}PO_4$ solution was used with a specific activity varying between $\pm$ 100 and 200 mC/g P_2O_5. The solution was injected into the soil by means of a capillar tube fitted with a syringe (fig. 1). Injections of 5 ml each were made in different ways depending on population density of the testcrop. In the cases of plants with large population density, oats and rye, every location (=treatment) received one injection between the rows. On every sampling date 5 to 10 plants were randomly selected for analysis from 25 cm segments of the plant rows on either side of the injection point (fig. 2A). In the cases of maize and potatoes, where the individual plants grow quite apart from each other, every location comprises a number of injections around a test plant. The number of injections per location depends upon the distance to the plant and increases with increasing distance, so that for every location the probability of the roots encountering the tracer material is the same (fig. 2B). Here the periodical plant analysis was carried out on 5 lateral stems + leaves in the case of potato and in the 2nd or 3rd leaf from the top of the maize plant.

Every treatment in an experiment received an equal amount of ^{32}P, wich, depending upon the length of the experimental period and the soil phosphorus content, ranged from 500 to 1200 μC per location. The number of replications was 4 (maize) and 9 (potato, rye and oats) in the field trials and 2–4 in the pot experiments.

The total P_2O_5-content of the plant samples was estimated colorimetrically. The ^{32}P-uptake was measured in 50–200mg of the dried and ground plant material (leaves and/or stems) with a Philips decade counter, PW 4031, with G.M.-tube 18506. The usual corrections were made for self-absorption of the sample, dead time of the G.M.-tube, background radiation and half-life of the isotope. The measurements were adjusted for time differences and the proportion of plant-P derived from added solution was calculated. This relationship serves as a measure of the root activity for phosphorus at the particular location in the soil.

To compare the activity in different soil layers a correction was needed to eliminate errors due to soil-P and solution-P interactions. Soil samples from the various depths at the test locations were used in a pot experiment to estimate the phosphorus availability and phosphorus fixation from which the correction factor was calculated (tab. 3 cf. Fox et al. 1957).
Although there are considerable differences due to the inevitable variability in root habit and soil properties, significant differences in root activity between the layers of a soil profile could be measured. The value of the ^{32}P-uptake pattern as a measure of the root activity for other nutrients and water is questionable.

ROOT ACTIVITY IN DIFFERENT SOIL PROFILES (CHAPTER II)

The profiles described in table 4 show a great variation in rooting and activity pattern (fig. 6 and 10–15). The activity in the 0 – 20 cm layer in all profiles is high, averaging about 50% of the total activity in the 0 – 80 cm layer (tab. 5, 8 and 10). The uptake distribution appeared to be related to the subsoil conditions. In the deep humus „sandy soils", L56, L57 and L58 (tab. 5 and 8) 70% of the activity was in the 0 – 40 cm layer while 90% of the activity occurred in the corresponding layer in the reclaimed heath-soils K57 and K58 (tab. 10).
While the 10% uptake from the heath subsoil (K-profile) is relatively unimportant, the 30% uptake from the humus „sandy subsoil" („eng"-soil, L-profile) is sufficient to serve as an important supply reservoir during periods of unfavourable growth conditions (cf. fig. 16). The yield of oats in 1957 with a drought period in June and July illustrates this fact (tab. 15). L57, BZ57 and BK57 had a good yield while WH57 showed a slight and K57 a very large yield reduction. The similar profile K58, however, produced a good yield because of the regular rainfall distribution during the growing season of 1958. The deeper soil layers are important not only as a source of moisture but also of nutrients particularly during drought when absorption is impeded in the topsoil. Consequently the subsoil determines to a high degree the productive capacity of the soil.
The root mass in different layers of the profiles studied was in agreement with the root activity pattern (tab. 7, 9, 11, 12 and 13). However when both root activity and root weight of one layer are compared with those of another layer, the differences in root activity are much greater than the differences in root weight. The environmental conditions present in soil have more influence on root activity than on root weight. This is due to the fact, that differences in the root environment change the kind of roots more than the total root mass. The kind of roots i.e. the fibrousness and branching of the root system determines the extent of the active root surface. An increase in root weight increases the total activity, but lowers the relative activity i.e. activity per unit of root weight (fig. 9).

ROOT ACTIVITY AS AFFECTED BY CULTIVATION (CHAPTER III)

Cultivation alters the space distribution in the soil and thus affects the root environment. Experiments conducted on a deep humus „sandy soil" (tab. 16) indicate that with increasing depth and intensity of cultivation (15 cm ploughing < 15cm ploughing + 10 cm subsoiling < 25 cm ploughing) there is a decrease in the pore space and air content in the 5 – 15 cm layer and an increase in the 15 – 25 cm layer (tab. 26). The moisture holding capacity, however, was not changed significantly by deep cultivation. Accordingly the root activity in the deeper layers of the 25 cm treatment is considerably larger than in the corresponding layers of the 15 + 10 cm and 15 cm treatment (fig. 17, 18 and 19, tab. 17, 20 and 23). This relationship is also evident for root weight but to a lesser degree than for root activity (tab. 18, 21 and 24).

The favourable rooting characteristics of the 25 cm-treatment are accompanied by only a slight increase in yield (tab. 19, 22 and 25). The average increase in yield resulting from deep cultivation is greatest in oats, less in rye and least in potatoes, and is much smaller than the increase in root weight and root activity in the 25 – 35 cm layer of 25 cm treatment (tab. 28).

The effect of cultivation on crop production appeared to be correlated with the rainfall in the preceding winter period. In comparison with the normal depth of ploughing (15 cm), deep cultivation (25 cm) after a wet winter had a positive effect on yield, while after a dry winter there was no effect or a negative effect. In addition to the climate, the soil type and the crop also have influence on the cultivation effect. On heavy soils with crops, which require a very good aeration, a deep cultivation will be most effective.

Deep cultivation favours root development. It increases the depth of rooting and enlarges the root activity pattern. However, the effect of deep cultivation on yield, which is generally a positive one, depends upon the type of crop grown and the environmental conditions.

ROOT ACTIVITY AND MOISTURE CONTENT OF THE SOIL (CHAPTER IV)

The moisture content of the soil is an important factor in root development. In wet soil, I–V and II–V, the activity pattern agrees with the root distribution. Both show a decrease with increasing depth (fig. 21, tab. 30 and 31). In dry soil, I–D and II–D, the plant obtains its moisture and nutrients by enlarging its root system, especially in the subsoil (tab. 33). However, when the soil becomes dry, the reaction of the root activity pattern is much greater, so that the activity in the upper soil layers after a long period of drought is lower than it is in the deeper layers (fig. 22 and tab. 32).

The results show a positive correlation between the root activity and the soil moisture content. A greater activity per unit of root weight on the one hand and

a greater root depth on the other hand affords some compensation for the lower moisture supply in dry soil conditions. In this case the absorption by the root system occurs mostly in the lower subsoil region. This results in an „inversion" of the root activity pattern, i.e. root activity increases with depth.
The adaptation of development and activity of the root system to dry soil conditions cannot prevent a considerable reduction in yield (fig. 25). The plant makes higher demands on the moisture than on the nutrient supply of the soil. Both lower moisture content and lower fertility cause a decrease in yield, the latter having less influence than the former. Together they have an accumulative effect on yield reduction.

ROOT STUDIES AND CROP PRODUCTION (CHAPTER V)

As compared with the usual laborious methods, the radioactive tracer technique for root studies has the advantage that it can provide information not only about the rate of root growth and the extent of root systems but also about the uptake pattern of nutrients. From the rooting habit and the root activity pattern of a crop the rate at which the root system accomplishes its task as a water and nutrient absorbing organ and the importance of separate layers of the soil for crop production may be derived. This knowledge is a basis for the development of appropiate crop husbandry. It gives practical indications on the one hand about the agricultural value of the soil and on the other hand about management practices such as soil cultivation, fertilization, crop selection, plant competition and additional water supply.
This study emphasizes the great importance of the subsoil in plant production. A larger root system and an increase in activity may not always result in an increase in yield, but ensures a reasonable crop growth. Factors which impede root growth in the subsoil increase the risk of lower yields, thus diminishing the agricultural value of the soil.

LITERATUUR

ARNON, D.I., P.R. STOUT and F. SIPOS — Radioactive phosphorus as an indicator of phosphorus absorption of tomato fruits at various stages of development. *Am. J. Bot.* **27** (1940) 791–798.

ATEN, A. H. W. — Bepaling van totale en specifieke activiteit van radioactieve stoffen. *Chem. Weekbl.* **47** (1951) 553–559.

BERGMANN, W. — Wurzelwachstum und Ernteertrag. *Z. Acker- u. Pfl. bau* **97** (1954) 337–369.

BERGMANN, W. — Über die Beeinflüssung der Wurzelbeharung von Roggekeimpflanzen durch verschiedene Aussenfaktoren. *Z. Pfl. ernähr. Düng.* **80** (1958) 218–224.

BERTRAND, A.R. and H. KOHNKE — Subsoil conditions and their effects on oxygen supply and the growth of corn roots. *Soil Sci. Soc. Am., Proc.* **21** (1957) 135–140.

BIDDULPH, O. — Absorption and movement of radiophosphorus in been seedlings. *Plant Physiol.* **15** (1940) 131–136.

BLOHM, G. und H. MAGERS — Die Durchlüftung des Bodens als physikalische Eigenschaft. *Fortschr. Landw.* **5** (1930) 713–719.

BLUME, J. M. — Radiation effects on plants grown in soil treated with fertilizer containing ^{32}P. *Soil Sci.* **73** (1952) 299–303.

BOGGIE, R., R. F. HUNTER and A. H. KNIGHT — Studies of the root development of plants in the field using radioactive tracers. *J. Ecol.* **46** (1958) 621–639.

BOONSTRA, A. E. H. R. — Root systems of seven varieties of peas grown under similar cultural conditions. *Meded. Landbouwhogesch. Wageningen* **35** (1931) 2.

BOONSTRA, A. E. H. R. — Physiologisch onderzoek ten dienste van de plantenveredeling. *Meded. Landbouwhogesch. Wageningen* **38** (1934) 1.

BOONSTRA, A. E. H. R. — Iets over de bruikbaarheid van radio-actieve stoffen bij de bestudering van botanische (landbouwkundige) problemen. *Landbouwk. Tijdschr.* **54** (1942) 29-39.

BOULD, C., D. J. D. NICHOLAS and W. D. E. THOMAS — Radiation effects with radioactive phosphorus in barley and tomato grown in soil. *Plant and Soil* **5** (1953) 36–53.

BOYNTON, D. and O. C. COMPTON — Effect of oxygen pressure in aerated nutrient solution on production of new roots and on growth of roots and tops by fruit trees. *Am. Soc. Hort., Proc.* **42** (1943) 53–58.

BREAZEALE, J. F.	Maintenance of moisture equilibrium and nutrition of plants at and below the wilting percentage. *Ar. Agr. Exp. Sta. Techn. Bull.* **29** (1930) 137–177.
BUESS, O.	Beitrag zur Methodik der Diagnostizierung verdichteter Bodenhorizonten und Ergebnisse von Untergrundlockerungsversuchen auf schweizerischen Ackerboden. *Landw. Jb. Schweiz* **64** (1950) 1–69.
BURRIS, R. H.	Isotopes as tracers in plants. *Bot. Rev.* **16** (1950) 150–180.
BURTON, G. W., E. H. DE VANE and R. L. CARTER	Root penetration, distribution and activity in southern grasses measured by yields, drought symptoms and ^{32}P-uptake. *Agron. J.* **46** (1954) 229–233.
BURTON, G. W.	Role of tracers in root development investigations. In: Atomic Energy and Agriculture ed. C. L. Comar a. o. Washington 1957, 71–80.
BURTON, G. W., G. M. PEINE and J. E. JACKSON	Studies of drought tolerance and water use of several southern grasses. *Agron. J.* **49** (1957) 498–503.
BUSHNELL, J.	Sensivity of potatoes to soil porosity. *Ohio Agr. Exp. Sta. Res. Bull.* 726, 1953.
CARPENTER, P. N.	Mineral accumulation in potato plants. *Maine Agr. Exp. Sta. Bull.* 562, 1957.
CLEVERINGA, C. J.	De ontwikkeling van het wortelstelsel van cultuurgewassen en onkruiden in de Noordoostpolder. (Rapport Directie van de Wieringermeer) Kampen 1943.
CLEVERINGA, C. J.	Grondbewerking. *Bodem*, **19**, (1955) 2–20.
COMAR, C. L.	Radioisotopes in agriculture. Principles and Practice. New York 1955.
CONSTABLE, D. H. and A. G. POLLARD	Effects on soils and crops of varying depth of cultivation. I. Some preliminary observations. *J. Sci. Fd. Agr.* **3** (1952) 157–160.
COOKE, G. W.	Fertilizer placement. *Outlook on Agr.* **1** (1956) 43–52.
CRIST, J. W. and J. E. WEAVER	Absorption of nutrients from subsoil in relation to crop yield. *Bot. Gaz.* **77** (1924) 121–148.
CZERATZKI, W.	Bodenphysikalische Probleme des Bodenwasserhaushaltes und der Feldberegnung. *Landw. Forsch.* **8** (1958) 85–89.
CZERATZKI, W.	Ergebnisse über Bodenbearbeitung mit Zweischichtpflügen. *Meded. Landbouwhogesch. Gent* **34** (1959) 137–145.
DANIELSON, R. E. and M. B. RUSSEL	Ion absorption by corn roots as influenced by moisture and aeration. *Soil Sci. Soc. Am., Proc.* **21** (1957) 2–6.
DEAN, L. A.	Applications of radioisotopes to the study of soils and fertilizers; a review. Int. Conf. peaceful uses atomic energy P/104, Geneve 1955.

DEAN, L. A. and V. H. GLEDHILL — Influence of soil moisture on phosphate absorption as measured by an excised root technique. *Soil Sci.* **82** (1956) 71–79.

DEWEZ, W. J. — De betekenis van de wortel en haar milieu voor de plantenproductie. In: De plantenwortel in de landbouw, 's-Gravenhage, 1955, 9–17.

DUIN, R. H. A. VAN — Over de invloed van grondbewerking op het transport van warmte, lucht en water in de grond. Diss. Wageningen 1956.

DUNN, S. and W. H. LYFORD — Influence of soil structure upon growth of plants. *N. H. Agr. Exp. Sta. Techn. Bull.* 90, 1946.

FEHRENBACHER, J. B. and R. H. RUST — Corn root penetration in soil derived from various textures of Wisconsin-age glacial Till. *Soil Sci.* **82** (1956) 369–379.

FEHRENBACHER, J. B., J. P. VAVRA and A. L. LANG — Deep tillage and deep fertilization experiments on a claypan soil. *Soil Sci. Soc. Am., Proc.* **22** (1958) 553–557.

FLAIG, W. — Die Chemie organischer Stoffe im Boden und deren physiologische Wirkung. Trans. 2nd and 4th Comm. Int. Soc. Soil Sci. Hamburg 1958, 11–45.

FLOCKER, W. F., J. C. LINGLE and J. A. VOMOCIL — Influence of soil compaction on phosphorus absorption by tomato plants from an applied phosphate fertilizer. *Soil Sci.* **88** (1959) 247–250.

FRIED, M. and L. A. DEAN — A concept concerning the measurement of available soil nutrients. *Soil Sci.* **73** (1952) 263–272.

FOX, R. L. and R. C. LIPPS — Subirrigation and plant nutrition. *Soil Sci. Soc. Am., Proc.* **19** (1955) 468–473.

FRÖHLICH, H. — Die Bodendurchwurzelung seitens verschiedener Gemüsearten. *Arch. f. Gartenbau* **4** (1956) 389–417.

GILBERT, S. G. and J. W. SHIVE — The significance of oxygen in nutrient substrates for plants. I. The oxygen requirement. *Soil Sci.* **53** (1942) 143–152.

GILE, P. L. and J. O. CARRERO — Absorption of nutrients as affected by the number of roots supplied with the nutrient. *J. Agr. Res.* **9** (1917) 73–75.

GINGRICH, J. R. and M. B. RUSSEL — A comparison of effects of soil moisture and osmotic pressure on root growth. *Soil Sci.* **84** (1957) 185–195.

GLIEMEROTH, G. — Die Wasserhaushalt einer Loszlehmbodens und seine Beeinflüssung durch Pflanzenbestand und Bodenbearbeitung. *J. Landw.* **89** (1943) 1–31 en 150–160.

GLIEMEROTH, G. — Bearbeitung und Düngung des Unterbodens in ihre Wirkung auf Wurzelentwicklung, Stoffaufnahme und Pflanzenleistung. *Z. Acker- u. Pfl. bau* **96** (1953) 1–45.

GLIEMEROTH, G. Möglichkeiten der beeinflüssung von Wurzelmassa und Wurzeldifferenzierung. *Landw. Forsch. Sonderh.* **6** (1955) 69–85.

GOEDEWAAGEN, M. A. J. De waterhuishouding van de grond en de wortelontwikkeling. *Landbouwk. Tijdschr.* **53** (1941) 118–146.

GOEDEWAAGEN, M. A. J. Het wortelstelsel der landbouwgewassen. 's-Gravenhage 1942.

GOEDEWAAGEN, M. A. J. De oecologie van het wortelstelsel. In: De plantenwortel in de landbouw. 's-Gravenhage 1955 31–68.

GOEDEWAAGEN, M. A. J. e. a. Wortelgroei in gronden, bestaande uit een bovengrond van klei en een ondergrond van zand. *Versl. Landbouwk. Onderz.* 61. 7, 1955.

GOEDEWAAGEN, M. A. J. en A. H. DE WILLIGEN Over de beworteling van verschillende aardappelrassen en de invloed, die de zuurgraad van de grond daarop uitoefent. *Landbouwk. Tijdschr.* **59** (1947) 504–510.

GOEDEWAAGEN, M. A. J. en P. K. PEERLKAMP Verslag van het structuur- en bewortelingsonderzoek op het grondbewerkings- en bemestingsproefveld RaNOP 123 bij Kuinre in de jaren 1950 en 1951. Rapp. Landbouwproefst. en Bodemk. Inst. T. N. O. Groningen 1952.

HALL, N. S., et al. A tracer technique to measure growth and activity of plant root systems. *N. C. Agr. Exp. Sta. Techn. Bull.* 101, 1953.

HARRIS, D. G. and C. H. M. VAN BAVEL Nutrient uptake and chemical composition of tobacco plants as affected by the composition of the root atmosphere. *Agron. J.* **49** (1957) 176–181.

HERBST, W. Radiophosphor als Hilfsmittel zur Bestimmung der Auswaschung von Bodenphosphorsäure durch Niederschläge. *Z. Pfl. ernähr. Düng.* **59** (1952) 139–144.

HUNTER, A. S. and O. J. KELLEY The extension of plant roots into dry soil. *Plant Physiol.* **21** (1946) 445–451.

ITALLIE, Th. B. VAN Het verloop van de opname van stikstof, fosforzuur en kali door verschillende gewassen te velde. *Versl. Landbouwk. Onderz.* 43.2 A 1937.

JAMISON, V. C. Changes in air-water relationships due to structural improvement of soils. *Soil Sci.* **76** (1953) 143–151.

JONKER, J. J. Bewortelingsonderzoek en ondergrondbewerking in de Noordoostpolder. Diss. Wageningen 1958.

JORDAN, J., C. SIMKINS, C. COREY, R. KNIGHT and G. O. BAKER Uptake and movement of fertilizer phosphorus. *Soil Sci.* **73** (1952) 305–313.

KAMPE, K. Studien über Bewurzelungsstärke und Wurzeleindringungsvermögen verschiedener Kulturpflanzen. Diss. Halle 1929.

KING, F. H. — Natural distribution of roots in field crops. *Rep. Wis. Agr. Exp. Sta.* **10** (1894) 160–164.

KLITSCH, C. und W. STRACKE — Neuere Fragen um die Herbstfurche. *Z. Acker- u. Pfl. bau* **101** (1956) 114–134.

KMOCH, H. G., R. E. RAMIG, R. L. FOX and F. E. KOEHLER — Root development of winterwheat as influenced by soil moisture and nitrogen fertilization. *Agron. J.* **49** (1957) 20–25.

KOHNKE, H. and A. R. BERTRAND — Fertilizing subsoil for better water utilization. *Soil Sci. Am., Proc.* **20** (1956) 581–586.

KRAMER, P. J. — Plant and soil water relationships. New York 1949.

KUIPERS, H. — Pore space on three experimental fields with different plowing depths. *Meded. Landbouwhogesch. Gent* **34** (1959) 146–151.

KULLMANN, A. — Zur Intensität der Bodendurchwurzelung. *Z. Acker- u. Pfl. bau* **103** (1957) 189–197.

LARSEN, S. — The use of ^{32}P in studies on the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil* **4** (1952) 1–10.

LEENHEER, L. de et M. de BOODT — Est-il indiqué d'améliorer la structure du sol par un labour profond ou par un labour normal avec sous-solage. *Meded. Landbouwhogesch. Gent* **34** (1959) 154–165.

LIESHOUT, J. W. VAN — Wortelconcurrentie. In: De plantenwortel in de landbouw, 's-Gravenhage 1955 a, 126–138.

LIESHOUT, J. W. VAN — Bepaling der wortelactiviteit met behulp van radioactieve isotopen. In: De plantenwortel in de landbouw, 's-Gravenhage 1955 b, 199–204.

LIESHOUT, J. W. VAN — De beworteling van een aantal landbouwgewassen. *Versl. Landbouwk. Onderz.* 62. 16, 1956.

LIESHOUT, J. W. VAN — De invloed van de wortelontwikkeling op de waterhuishouding van een hoge zondgrond. *Landbouwk. Tijdschr.* **69** (1957 a) 165–179.

LIESHOUT, J. W. VAN — Wortelontwikkeling van haver in jeugdstadium bij verschillende vocht- en voedingstoestand van de grond. *Landbouwk. Tijdschr.* **69** (1957 b) 317–325.

LIESHOUT, J. W. VAN — De toepassing van radioactieve isotopen, in het bijzonder van ^{32}P, bij het wortelonderzoek. *Landbouwk. Tijdschr.* **71** (1959) 22–29 en 48–55.

LIPPS, R. C. and R. L. FOX — Subirrigation and plant nutrition II. *Soil Sci. Soc. Am., Proc.* **20** (1956) 28–32.

LIPPS, R. C., R. L. FOX and F. E. KOEHLER — Characterizing root activity of alfalfa by radioactive tracer techniques. *Soil Sci.* **84** (1957) 195–204.

LORENZ, O. A. — Studies on potato nutrition, chemical composition and uptake of nutrients by Kern Country potatoes. *Am. Potato J.* **24** (1947) 281–293.

LUNDEGÅRDH, H. — Der Kreislauf der Kohlensaure in der Natur. Jena 1924.

MICHAEL, G. und W. BERGMANN — Bodenkohlsaure und Wurzelwachstum. *Z. Pfl. ernähr. Düng.* **65** (1954) 180–194.

MILLAR, C. E. — Availability of nutrients in subsoils. *Soil Sci.* **19** (1925) 69–73.

MOSSOLOWA, L. W. — Die Ausbreitung des Wurzelsystems der Pflanzen in Abhängigkeit von Bodenbearbeitung und Düngung (russisch). Ref. in *Z. Pfl. ernähr. Düng.* **77** (1957) 179.

PAAUW, F. van der — Opname, vorming en verdeling van de stof door de aardappelplant bij gevariëerde fosfaatvoeding. *Versl. Landbouwk. Onderz.* 45. 3, 1948.

PAVLYCHENKO, T. K. — Root systems of certain forage crops in relation to the management of agricultural soils. *Rep. Nat. Res. Counc. of Canada and Dom. Dept. Agr.* no. 1088, 1942.

PENMAN, H. L. — Water and plant growth. *Agr. Progr.* **27** (1952) 147–154.

PENNER, E. — The effect of ^{32}P-radiation on crop growth and phosphorus uptake. *Can. J. Agr. Sci.* **34** (1954) 41–47 en 214–221.

PHILIPP, L. — Ein Beitrag zur Morphologie der Wurzel von Avena sativa L. *Z. Acker- u. Pfl. bau* **97** (1953) 71–100.

PRUMMEL, J. — Fertilizer placement experiments. *Plant and Soil* **8** (1957) 231–253.

RAUHE, K. — Vergleichende Untersuchungen der Wirkung verschiedener Bearbeitung zu Stoppelpflügen auf leichten Boden. *Z. Acker- u. Pfl. bau* **102** (1956) 27–51.

ROO, H. C. DE — Subsoiling, plowing and deep placement of lime or fertilizer in one operation. *Agron. J.* **48** (1956) 476–477.

ROTMISTROFF, W. G. — Das Wesen der Dürre, ihre Ursache und Verhütung. Dresden 1926.

RUSSEL, E. J. — Soil conditions and plant growth. 8th ed. London, 1950.

RUSSEL, E. W. — The effects of methods of cultivation on crop yield. *Landbouwk. Tijdschr.* **65** (1953) 169–184.

RUSSEL, E. W. — The effects of very deep ploughing and of subsoiling on crop yields. *J. Agr. Sci.* **48** (1956) 129–145.

RUSSEL, R. SCOTT and R. P. MARTIN — Use of radioactive phosphorus in plant nutritional studies. *Nature* **163** (1949) 71–72.

RUSSEL, R. SCOTT, J. B. RICKSON and S. N. ADAMS — Isotopic equilibria between phosphates in soil and their significance in the assessment of fertility by tracer methods. *J. Soil Sci.* **5** (1954) 85–105.

SAALBACH, E. Einfluss von Humusstoffen auf den Stoffwechsel der Pflanzen. VI Congr. Int. Sci. du Sol, Paris 1956. Rapp. IV 107–112.

SANDE BAKHUYZEN, H. L. VAN DE Wetten bij de groei van tarwe en andere landbouwgewassen. *Landbouwk. Tijdschr.* **49** (1937) 885–900.

SCHEUERPFLUG, G. Wurzelstudien an Lucerneherkünften unter Berücksichtigung bodenphysikalischen und bodenbiologischen Faktoren. *Bayer. Landw. Jb.* **34** (1957) 458–485.

SCHULZE, B. Wurzelatals I en II. Berlin, 1911 en 1914.

SCHUURMAN, J. J. Korte samenvatting van de resultaten van het bewortelingsonderzoek bij 15 bonenrassen. Versl. 1958 van Meerjarenplan P. S. C. Wageningen 1959, 9–15.

SCHUURMAN, J. J. en L. A. H. DE SMET De wortelontwikkeling van zomertarwe op verschillende Dollardkleiprofielen. *Boor en Spade* **8** (1957) 73–83.

SEELHORST, C. VON Beobachtungen über die Zahl und den Tiefgang der Wurzeln verschiedener Pflanzen bei verschiedener Düngung des Bodens. *J. Landw.* **50** (1902) 91–104.

SHOCKLEY, D. R. Capacity of soil to hold moisture. *Agr. Engng.* **36** (1955) 109–112.

SIERP, H. und A. BREWIG Quantitatieve Untersuchungen über die Wasserabsorptionszone der Wurzeln. *Jb. Wiss. Bot.* **82** (1935) 99–122.

SINGH, K. Effects of cultivation on the growth and yield of winterwheat. IV. Effects of cultivation on root development. *J. Sci. Fd. Agr.* **3** (1952) 514–525.

STOLP, D. W. en J. C. J. MOHRMANN Droogtekansen en beregening op hoge zandgronden. *Meded. Dir. Tuinb.* **16** (1953) 363–378.

SWIETOCHOWSKI, B. and J. GLABISZEWSKI Studies on the uptake of ^{32}P from dry layers of soil by using moisture from other places in the medium. Ref. in: *Soils and Fertilizers* **23** (1960) 2 (april) p. 123 no. 761.

TUCKER, M. und C. VON SEELHORST Der Einflusz welchen der Wassergehalt und der Reichtum des Bodens auf die Ausbildung der Wurzeln und der Oberirdischen Organe der Haferpflanzen ausüben. *J. Landw.* **46** (1898): 52–63.

VEIHMEYER, F. J. and A. H. HENDRICKSON Soil density and root penetration. *Soil Sci.* **65** (1948) 487–493.

VERVELDE, G. J. Het doel van de grondbewerking. Literatuuroverzicht. *Landbouwk. Tijdschr.* **59** (1947) 704–705.

VERVELDE, G. J. en G. C. MEYERMAN Onderploegen of ineggen van kunstmest. *Landbouwvoorl.* **7** (1950) 12–15.

WEAVER, J. E. The ecological relations of roots. Carn. Inst. Wash. Publ. Washington 1919.

WEAVER, J. E. Root development of field crops. New York 1926.

WIERSUM, L. K. The relationship of the size and structural rigidity of pores to their penetration by roots. *Plant and Soil* **9** (1957) 75–85.

WIERSUM, L. K. Humus en worte lactiviteit. *Meded. V. A. M.* **14** (1959) no. 4.

WIT, C. T. DE A physical theory on placement of fertilizers. Diss. Wageningen, 1953.