DE INVLOED VAN OPGENOMEN ZOUTEN OP DE GROEI EN PRODUCTIE VAN LANDBOUWGEWASSEN OP ZOUTE GRONDEN

THE INFLUENCE OF ABSORBED SALTS ON GROWTH AND YIELD OF AGRICULTURAL CROPS ON SALTY SOILS

L'INFLUENCE DES SELS ABSORBÉS SUR LA VÉGÉTATION ET LE RENDEMENT DES PLANTES CULTURALES DANS DES SOLS SALÉS

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD
VAN DOCTOR IN DE LANDBOUWKUNDE,
OP GEZAG VAN DE RECTOR MAGNIFICUS A. KRUIDHOF,
HOOGLERAAR IN HET LANDMETEN EN WATERPASSEN,
TE VERDEDIGEN TEGEN DE BEDENKINGEN
VAN EEN COMMISSIE UIT DE SENAAT
VAN DE LANDBOUWHOGESCHOOL TE WAGENINGEN
OP DINSDAG 1 JULI 1952, TE 16 UUR

DOOR

CORNELIS VAN DEN BERG

STAATSDRUKKERIJ UITGEVERIJBEDRIJF
'S-GRAVENHAGE 1952

STELLINGEN

I

Op gronden met een hoge zoutconcentratie in het bodemvocht, wordt de slechte groei van de gewassen voor een belangrijk deel veroorzaakt door een storing in het calciumregime van de plant.

II

Na een overstroming met zout water is de invloed van geadsorbeerd magnesium op de structuurverslechtering van de grond onbetekenend in vergelijking met de invloed van geadsorbeerd natrium.

III

De gewoonlijk hoge waterstanden in tuinbouwgebieden hebben in belangrijke mate bijgedragen aan de verzilting van de grond in kassen.

IV

De conclusie van VEENENBOS en VAN SCHUYLENBORGH, dat de knipklei in Friesland afgezet zou zijn in brak water, is onjuist.

J. S. VEENENBOS en J. VAN SCHUYLENBORGH, *Boor en Spade* IV, 1951, blz. 24–39.

V

De opvatting, dat gewassen op zoute gronden het gevoeligst zijn gedurende het kiemingsstadium, is in vele gevallen onjuist.

VI

De verschillen in humusgehalte tussen de zandgronden in Oost-Nederland en die in Zuid-Nederland zijn een gevolg van de vooral vroeger bestaande verschillen in afwatering van deze gebieden.

VII

Voor de verbetering van kalkarme kleigronden verdient een gecombineerde toediening van gips en kalk de voorkeur boven de aanwending van kalk alleen.

VIII

In de meeste gevallen geeft de grondwaterstand in de zomer een beter oorzakelijk verband met de productie van akkerbouwgewassen dan enig ander gegeven van de grondwaterstand.

IX

Zonder de productie van de akkerbouwgewassen te schaden, is het vaak mogelijk aanzienlijk te besparen op de egalisatiekosten van cultuurgronden door matiging van het streven naar een perfect vlakke ligging.

X

Uitbreiding van de suikerbietenteelt op zandgronden is alleen verantwoord, indien de nevenproducten op de desbetreffende bedrijven volledig als veevoeder benut kunnen worden.

XI

Het stichten van een sociaal-economische afdeling aan instituten, die algemeen landbouwkundig of bodemkundig onderzoek verrichten, is gewenst, vooral met het oog op onderzoekingen met een regionaal karakter.

XII

Het is gewenst, dat spoedig een vorm gevonden wordt voor coördinatie van het landbouwkundig onderzoek in West-Europees of Atlantisch verband.

VAN DEN BERG, 1952

INHOUD[1]

		Blz.
WOORD VOORAF		
INLEIDING		1
I.	MATERIAAL, METHODEN EN BETROUWBAARHEID DER CIJFERS	3
	1. De opzet der proeven	3
	2. De methoden van grond- en gewasonderzoek	6
	3. Opmerkingen over de betrouwbaarheid der gevonden cijfers	7
II.	DE GESTELDHEID VAN DE GROND	11
	1. Veranderingen in de grond door een inundatie met zout water	11
	2. De kationen in het bodemvocht	13
	3. De kationen-bezetting van het adsorptiecomplex	14
III.	DE GROEI VAN GEWASSEN ONDER INVLOED VAN ZOUT	17
	1. Kieming	17
	2. Ontwikkeling	22
	3. Morphologische oogstanalyse	25
	4. Mogelijke oorzaken van verminderde groei en productie	27
IV.	DE OSMOTISCHE DRUK VAN HET SUBSTRAAT EN DE GROEI	29
V.	DE INVLOED VAN DE ZOUTACCUMULATIE IN PLANTEN OP DE GROEI	37
	A. Enkele aspecten van de zoutopname	37
	1. Theorieën	37
	2. Het verloop met de groeistadia	41
	3. Variaties in verschillende jaren	45
	4. Karakteristieke verschillen in anionen-opname	50
	5. Karakteristieke verschillen in kationen-opname	57
	6. Relaties tussen anionen- en kationen-opname	63
	B. Zoutaccumulatie en groei	67
	1. De relatie tussen zoutaccumulatie en zoutgevoeligheid	67
	2. Calcium en zoutgevoeligheid	70
VI.	DE INVLOED VAN DE KATIONEN OP DE GROEI	74
	1. De verhouding der kationen en de groei	74
	2. Antagonismen	80
	3. Zoutbeschadigingen, veroorzaakt door bepaalde kationen	84
VII.	BESCHOUWINGEN EN CONCLUSIES	100
SUMMARY		105
RÉSUMÉ		108
LITERATUUR		111

[1] Dit proefschrift verschijnt tevens als No 58.5 in de reeks Verslagen van Landbouwkundige Onderzoekingen.

WOORD VOORAF

Bij het gereedkomen van dit proefschrift wil ik gaarne mijn dank betuigen aan allen, die bijgedragen hebben aan mijn wetenschappelijke vorming en aan het tot stand komen van dit proefschrift.

U, Hoogleraren, Oud-Hoogleraren en Docenten aan de Landbouwhogeschool ben ik veel dank verschuldigd voor Uw leiding op het brede terrein van de Landbouwwetenschap.

In het bijzonder wil ik U, Hooggeleerde HUDIG, danken voor de wijze waarop U Uw grote kennis van landbouwkundige vraagstukken hebt doorgegeven. Moge het U voldoening geven, in dit proefschrift verschillende van Uw opvattingen over landbouwscheikundige problemen te herkennen.

Hooggeachte Promotor, Hooggeleerde SCHUFFELEN, niet alleen zeg ik U dank voor Uw belangstelling voor het hier beschreven onderzoek en de critische bestudering van dit proefschrift, maar ook voor wat ik van U geleerd heb over fundamentele physischchemische processen, die voor de landbouw van belang zijn. Mijn belangstelling voor landbouwkundig onderzoek is er sterk door gestegen.

Hooggeleerde EDELMAN, met vele anderen heb ook ik geprofiteerd van de door U op enthousiaste wijze overgedragen kennis van de bodemkunde. Mijn erkentelijkheid daarvoor is groot.

Waarde HERWEIJER, je hebt mij bij dit onderzoek, dat een onderdeel vormde van de onderzoekingen ten behoeve van de Rijksdienst voor Landbouwherstel, veel vrijheid gelaten en mij bovendien aangemoedigd om het verslag van dit onderzoek als proefschrift te gebruiken. Wees overtuigd van mijn waardering voor deze loyale medewerking.

Waarde RIETBERG, zowel voor de in het laboratorium van het Instituut voor Rationele Suikerproductie verrichte analyses van bieten, de correctie van de Engelse samenvatting, als voor de verleende morele steun, zeg ik je dank. Deze dank geldt ook je medewerkers, waaronder in het bijzonder de Heer MOLENDIJK, die zich met de Franse vertaling van de samenvatting heeft willen belasten.

Onze prettige samenwerking in Zeeland, waarde VERHOEVEN, en je voortvarendheid bij het afwerken van analyses, ook voor dit proefschrift, zal ik niet gauw vergeten.

Waarde WESTERHOF, je belangstelling voor dit onderzoek en je in alle opzichten verleende steun maakten het mij gemakkelijk verschillende werkzaamheden aan je over te dragen gedurende de tijd, dat ik met de samenstelling van dit proefschrift bezig was. Daarvoor ben ik je veel dank verschuldigd.

Voor de toewijding, waarmee mijn medewerkers VAN DEN BOSCH, MULDER en VAN DE PAREL, hebben gewerkt aan de verzameling van gegevens voor dit proefschrift, ben ik zeer erkentelijk. Ook jullie, GEENSE en DICKY DE VLIEGER, dank ik voor de uitstekende verzorging van de tekeningen en het manuscript. Niet minder waardeer ik de goede zorgen, die mijn assistenten en verschillende medewerkers van de Rijkslandbouwvoorlichtingsdienst aan de proefvelden besteed hebben.

Geachte Heer VAN ESSEN, Uw steeds getoonde bereidwilligheid om Uw vrije tijd op te offeren teneinde voor mij te fotograferen, heb ik zeer gewaardeerd.

Tenslotte dank ik allen, die op de verschillende laboratoria hun medewerking hebben verleend bij het verrichten van analyses van grond en gewas.

INLEIDING

De ervaring, opgedaan bij de teelt van landbouwgewassen op gronden, die met zout water geïnundeerd waren geweest, had reeds lang geleerd, dat de achteruitgang van groei en productie op dergelijke gronden voor de verschillende gewassen sterk uiteenliep. Voorzover deze achteruitgang een gevolg was van hoge zoutgehalten in de grond, is het steeds van groot practisch belang geweest, voor de meest verbouwde gewassen de grootte van de opbrengstdepressie en de volgorde van resistentie tegen zout nauwkeuriger te leren kennen. Na alle overstromingen, die in de afgelopen vijftig jaar in ons land voorkwamen, werd aan deze kwestie aandacht geschonken en ook na de jongste inundaties leverde het onderzoek een bijdrage aan de oplossing van deze problemen. Thans is de mate van resistentie tegen zout van de meeste landbouwgewassen dan ook vrij nauwkeurig bekend.

Aan de beantwoording van de vraag naar de dieper liggende oorzaak of oorzaken van de verminderde stofproductie en de verschillen in zoutresistentie was het onderzoek, althans in Nederland, niet toegekomen. De snelle ontzilting van geïnundeerde gronden in ons land maakte een onderzoek in deze richting moeilijk.

De uitgebreide inundaties in 1944–1945 en de door allerlei oorzaken vertraagde ontzilting schiepen de gelegenheid voor een nader onderzoek.

Een van de gevolgen van een hoge zoutconcentratie in het milieu voor de plant is: afname van de hoeveelheid beschikbaar water. Deze omstandigheid laat echter geen volledige verklaring van alle verschijnselen toe en het vermoeden bestond, dat daarvoor de kennis van de zoutopname door verschillende gewassen onontbeerlijk was.

Daarom werd besloten tot een onderzoek naar de chemische samenstelling van een aantal gewassen in enkele groeistadia met de bedoeling een algemeen beeld te verkrijgen van de zoutopname van verschillende cultuurplanten onder de vrij extreme omstandigheden, die door een inundatie met zout water teweeggebracht worden. Uit deze analyses zou men bovendien aanwijzingen kunnen verkrijgen over de invloed van bepaalde ionen of ionen-verhoudingen op groei en productie en zo mogelijk de oorzaak van de uiteenlopende gevoeligheid der verschillende gewassen leren kennen.

Voor dit onderzoek vormden de gewassenproefvelden, aangelegd op percelen met verschillende zoutcijfers in de jaren 1946, 1947 en 1948 met het doel, de zoutgevoeligheid van belangrijke gewassen te toetsen, het uitgangspunt. Daarnaast dienden inundatieproeven in 1947 en 1948, waarbij kleine vakken met uiteenlopende zoutgehalten van de grond op een perceel verkregen werden en waarop enkele gewassen werden verbouwd, voor het gemakkelijker vergelijken van sommige details. Een potproef met erwten in 1948 verschafte o.a. inlichtingen over de wortelgroei. Van negen gewassen zijn gegevens verzameld over de gehalten aan kalium, natrium, calcium magnesium, chloor, stikstof en fosfor.

De resultaten van het onderzoek zijn weergegeven in de hierna volgende zeven hoofdstukken. De opzet van de proeven is beschreven in hoofdstuk I, terwijl ook de beschrijving van methoden en fouten daar een plaats vond. Welke reacties zich afspelen in de grond tijdens en na een inundatie is in hoofdstuk II kort behandeld; hoofdstuk III bevat beschrijvingen van de groeiverschijnselen van gewassen op de zoute gronden. In de daarna volgende hoofdstukken wordt ingegaan op de mogelijke oorzaken van verminderde groei en productie en is achtereenvolgens de invloed van de osmotische druk van het substraat (IV), van de zoutaccumulatie in de plant (V) en van de kationen-

huishouding (VI) behandeld. De karakteristieke verschillen van de zoutopname door de gewassen onder invloed van enkele factoren zijn in hoofdstuk V ondergebracht. Tenslotte worden de conclusies uit het onderzoek in hoofdstuk VII getrokken.

Het aantal uitgevoerde analyses was groot en niet alles is weergegeven. Om een bepaald onderdeel te belichten, zijn vaak de resultaten van enkele gewassen als voorbeeld gebruikt; de overige gegevens zullen in het archief van het Landbouwproefstation en Bodemkundig Instituut T.N.O. te Groningen een plaats vinden en kunnen daar eventueel worden opgevraagd.

Vele medewerkers van diensten en instituten, die de landbouwkundige gevolgen van inundaties gezamenlijk hebben onderzocht, verleenden hulp bij het hier beschreven onderzoek en aan hen wordt gaarne dank gebracht.

Aan de directie en medewerkers van het Instituut voor Rationele Suikerproductie te Bergen op Zoom is veel dank verschuldigd voor de oogst en chemische analyse van suikerbieten, afkomstig van verschillende proefvelden.

I. MATERIAAL, METHODEN EN BETROUWBAARHEID DER CIJFERS

1. De opzet der proeven

De leidende gedachte bij de opzet der gewassenproefvelden was, de cultuur zo goed mogelijk te doen aansluiten bij de practijk. Onder dergelijke omstandigheden kunnen verschillende problemen echter niet voldoende nauwkeurig onderzocht worden. Daarom werden later andere proeven ter aanvulling opgezet, om betere inlichtingen te krijgen over bepaalde details. Zodoende stonden uiteindelijk de gegevens van drie series proeven (gewassenproefvelden, inundatieproeven en potproeven) ter beschikking.

a. Gewassenproefvelden 1946, 1947, 1948

Op percelen, die tengevolge van een verschillende ontzilting zodanig in zoutgehalte varieerden, dat een serie velden met regelmatig oplopend gehalte aanwezig was, werden 12 tot 20 gewassen in tweevoud gezaaid. De oppervlakte per gewas bedroeg ca 0,5 are, zodat de proefvelden een oppervlakte van 12 tot 20 are hadden.

Na de normale grondbewerkingen in najaar en voorjaar, werden de gewassen met een handzaaimachine gezaaid of met de hand gepoot. Het onderhoud en de ziektebestrijding der gewassen sloot zo nauw mogelijk aan bij de gebruikelijke methoden. De geoogste oppervlakte per gewas bedroeg $\frac{1}{4}$ are, omdat randstroken uitgeschakeld werden.

In 1946 en 1947 werden de gewassenproefvelden zowel aangelegd op percelen met slechte, als met goede structuur; in 1948 hadden alle proefvelden een goede structuur. Voor het hier behandelde onderzoek zijn de gegevens van proefvelden met goede structuur gebruikt.

In ieder proefjaar werden gewassen van niet-geïnundeerde gronden ter vergelijking gebruikt, hetzij van practijkpercelen hetzij van speciaal aangelegde proefvelden.

De analyses van de grond omvatten:

1e Een normaal vruchtbaarheidsonderzoek van de bouwvoor van ieder proefveld, waarbij pH, humus, $CaCO_3$, afslibbare delen, P-citroenzuur en K-HCl bepaald werden.

2e Een bepaling van zout- en watergehalte van de lagen 0–5 en 5–20 cm en 2 of 3 daaronder liggende lagen, elk ter dikte van 20 cm. De bemonstering voor dit onderzoek vond zowel bij het zaaien in het voorjaar als in de zomer plaats. In 1946 werden 3 monsters per proefveld geanalyseerd, in 1947 en 1948 werd ieder veldje apart onderzocht.

3e De bezetting van het adsorptiecomplex met de kationen K, Na, Ca en Mg. De bemonstering die in het voorjaar plaats vond, werd meestal tot de bouwvoor beperkt; in 1948 werd evenwel ook de laag van 20–40 cm onderzocht.

4e De voornaamste kationen van het bodemvocht (K, Na, Ca, Mg). Deze werden alleen van de proeven in 1946 onderzocht van de bouwvoor.

In zeven verschillende gewassen (in 1948: negen) werden K, Na, Ca, Mg, N, P en Cl geanalyseerd. Deze analyses werden uitgevoerd in verschillende groeistadia. Zo werden bij de granen de volgende vier stadia onderscheiden:

I. voor het schieten;
II. tijdens het schieten;
III. in volle bloei;
IV. in afgerijpte toestand.

In verband met moeilijkheden om het omvangrijke materiaal te laten onderzoeken, werd het onderzoek later beperkt tot een kleiner aantal stadia, zodat tenslotte het volgende materiaal voor de analyse ter beschikking stond:

in 1946: stadia I–IV van 7 gewassen,

in 1947: stadia I, II en III van 7 gewassen,

in 1948: stadia III en IV (gedeeltelijk) van 9 gewassen.

Helaas is een groot deel van het materiaal uit 1946 en 1947 voor het chemisch onderzoek verloren gegaan, zodat de conclusies voornamelijk gebaseerd zullen worden op de resultaten in 1948.

Behalve deze chemische analyse vond in vele gevallen een morphologische analyse van de geoogste gewassen plaats, terwijl aan de kieming en wortelontwikkeling in een jong stadium enige, en aan de beschrijving van typische zoutbeschadigingen veel aandacht werd geschonken.

De oogstresultaten van de verschillende gewassen op deze proefvelden zijn door de schrijver elders uitvoerig behandeld (VAN DEN BERG 1950).

b. Inundatieproeven 1947, 1948

Om de reactie van de gewassen op het zout meer onafhankelijk van de bodemgesteldheid te leren kennen en bovendien enkele detailproblemen nader te bestuderen, werd in 1947 en in 1948 een proef aangelegd met kunstmatig verkregen verschillen in zoutgehalte op eenzelfde perceel.

In 1947 werd dit doel bereikt door middel van een perceel dat tengevolge van een dijkval in de Oost-Bevelandpolder bij Goes overstroomd was geweest en daarna gedurende een winter was ontzilt. Door verschillende hoeveelheden zoet water te brengen op vakken van 25 m² oppervlakte, die door een grondwalletje omgeven waren, ontziltte de bovenlaag in de vakken verschillend. Enkele vakken ontvingen geen zoet, doch zout Ooster-Scheldewater, zodat ook hoge zouttrappen vertegenwoordigd waren.

In 1948 werd een dergelijke proef aangelegd op een normaal, niet-geïnundeerd perceel in de Wilhelminapolder. Ditmaal werd op de vakken uitsluitend zout water gebracht in verschillende hoeveelheden en met een verschillend zoutgehalte.

De grondwalletjes werden na wegzakken van het water weer geslecht.

Het is niet eenvoudig om, werkend volgens deze methode, nauwkeurig het zoutgehalte van de grond te regelen. De series waren dan ook niet zo regelmatig volgens zoutgehalten verdeeld, als gehoopt was.

Na opdrogen van de vooraf zo vlak mogelijk gemaakte grond werden verschillende gewassen per vak gezaaid of gepoot. Voor de fijnere zaden werd een plankje met pennen gebruikt, dat, in de grond gedrukt, op regelmatige afstanden een gaatje in de grond maakte tot een bepaalde diepte, waarna 1 korrel per gat werd gezaaid. De grotere reproductie-organen als wierbonen en aardappels werden met behulp van grondboren met een geschikte diameter op regelmatige afstanden en diepten gezaaid of gepoot.

Op deze wijze kwamen in 1947 zeven en in 1948 zes gewassen per vak voor. Al naar het gewas bedroeg de oppervlakte per gewas en per vak 1 à 3 m².

Het grondonderzoek vond op dezelfde wijze plaats, als bij de gewassenproefvelden is beschreven. Alleen het onderzoek van zout- en watergehalte was intensiever. In ieder vak werden per gewas nl. de bodemlagen 0–5, 5–10 en 10–20 cm onderzocht en bovendien van ieder vak de lagen 20–40 en 40–60 cm. Kationen in het bodemvocht werden niet bepaald.

Een chemische analyse van het gewas werd in 1947 alleen van het rijpe gewas gedaan, terwijl in 1948 de stadia III en IV (zie de beschrijving bij de gewassenproefvelden) onderzocht werden.

De gevolgde methode bij het zaaien gaf ditmaal gelegenheid tot een nauwkeurig onderzoek van de kieming. Ook de verdere phasen van de groei werden nagegaan, de uitstoeling aan de hand van tellingen, de groeisnelheid door lengtemetingen, terwijl tenslotte een morphologische analyse volgde.

Bij deze waarnemingen moest vaak rekening worden gehouden met randrijen, zodat de meest betrouwbare gegevens geleverd werden door twee rijen in het midden. Ook de oogstgegevens werden op deze rijen gebaseerd.

c. Potproef 1948

Zoals nog nader zal blijken, wordt het zoutgehalte van de bouwvoor veelal als basis gebruikt bij de beoordeling of verwachting ten aanzien van de reactie van gewassen. Om nadere gegevens te verkrijgen over de invloed van een meer of minder zoute ondergrond op het gewas werd een potproef met erwten uitgevoerd.

Daarvoor werden asbest golfplaten gebruikt, die twee aan twee zo tegen elkaar werden bevestigd, dat rijen van kokers ontstonden. Reeksen van 4 kokers ter diepte van ruim 90 cm werden bij het onderzoek gebezigd. Door entwas werden bestaande openingen tussen twee „potten" gedicht.

De reeksen werden $\pm$ 50 cm in de grond gegraven en in 3 lagen opgevuld met grond van uiteenlopend zoutgehalte. Er werd uitgegaan van 4 verschillende zoutgehalten in de gebruikte grond en wel: normale grond en gronden die resp. 0,5, 6,5 en 14 gram zout per liter bodemvocht bevatten. De grond was afkomstig van verschillende niet-bezaaide vakgedeelten van de inundatieproef 1948 en steeds uit de bouwvoor genomen.

Omdat de potten in 3 lagen werden opgevuld en 4 verschillende gronden waren uitgekozen, waren $4^3 = 64$ potten nodig om alle mogelijke combinaties vertegenwoordigd te doen zijn. Bovendien werden nog 8 potten geheel met normale grond gevuld.

Daarna werden 4 zaden van Mansholt's Gekruiste Extra Korte erwten per pot gezaaid en de grond in de potten bedekt met een zandlaagje van 2 cm, om verslemping bij het begieten en uitdroging van de onderliggende grond te voorkomen. Na het opkomen der erwten werd 1 plant verwijderd. De potten, waarin de grond een oppervlakte van ongeveer 155 cm^2 besloeg, ontvingen zoveel water als overeenkomt met de regenval in een vrij nat jaar. Een dak van Windolite kunstglas was aangebracht om regenval op de potten te verhinderen. De temperatuur was door de open kanten gelijk aan de buitentemperatuur.

Na de oogst werden de asbestplaten losgemaakt en op een spijkerplank de wortels blootgespoeld, waarna deze gefotografeerd en per laag van 30 cm gedroogd en gewogen werden. Stro en zaden werden afzonderlijk geoogst.

De gebruikte grond werd geanalyseerd op de normale vruchtbaarheidsfactoren, het zout- en watergehalte (zowel bij het opvullen der potten als voor het spoelen der wortels) en de bezetting van het adsorptiecomplex.

Van het gewas werden gegevens verzameld over de kieming, de lengtegroei, de morphologische analyse en de chemische analyse van stro en wortels, voorzover voldoende materiaal geoogst werd.

Helaas had het uitgekozen gewas in 1948 bijzonder sterk van voetziekten te lijden,

zodat maar een deel der gegevens bruikbaar was. Wel waren de wortels in de meeste gevallen al volledig ontwikkeld voor de ziekte-aantasting van belang werd.

2. De methoden van grond- en gewasonderzoek

De grond- en gewasmonsters werden al naar de aard van het onderzoek door verschillende instanties onderzocht, t.w. door:

1. Het Bedrijfslaboratorium voor Grondonderzoek te Goes en te Oosterbeek.
2. De Noordoostpolderwerken (Directie Wieringermeer) te Goes en te Kampen.
3. Het Bedrijfslaboratorium voor Gewasonderzoek (Centraal Instituut voor Landbouwkundig Onderzoek) te Wageningen.
4. Het Landbouwscheikundig laboratorium der Landbouwhogeschool te Wageningen.
5. Het Instituut voor Rationele Suikerproductie te Bergen op Zoom.

Bovendien werden door de schrijver zelf analyses uitgevoerd als medewerker van de Rijksdienst voor Landbouwherstel.

Een korte aanduiding van de gevolgde methoden volgt hieronder.

a. Vruchtbaarheidsonderzoek van de grond

De bepalingen van pH, humus, afslibbare delen, $CaCO_3$, P-citr en K-HCl werden op de gebruikelijke wijze door het Bedrijfslaboratorium voor Grondonderzoek verricht (De Vries en Dechering 1948).

b. Zout-onderzoek van de grond

Dit onderzoek, verricht in laboratoria van de Noordoostpolderwerken te Goes en te Kampen omvat bepalingen van vocht- en chloorgehalte, waarna het chloor wordt omgerekend tot NaCl.

Het vochtgehalte (A) en het zoutgehalte (B) worden berekend op 100 gram droge grond. Uit $\frac{1000\ B}{A}$ volgt dan het zout- of C-cijfer. Deze laatste grootheid stelt dus het aantal grammen NaCl per liter bodemvocht voor en wordt weergegeven als: C of $C_{5\text{-}20}$, waarbij de indices de bodemlaag aanduiden, waarop het zoutcijfer betrekking heeft (Hissink 1929, Zuur 1938).

c. Samenstelling van het bodemvocht

Het onderzoek werd in het laboratorium van de Noordoostpolderwerken te Kampen verricht.

Een hoeveelheid natte grond wordt uitgeperst en de zo verkregen bodemoplossing geanalyseerd op kat- en anionen, waarbij natrium en kalium met de vlamfotometer, de overige componenten op de gebruikelijke wijze chemisch worden bepaald. Indien de grond droog is, vindt eerst bevochtiging plaats waarna gelegenheid tot evenwichtsinstelling wordt gegeven (Domingo *).[1]

d. Kationen van het adsorptiecomplex

In het laboratorium van de Noordoostpolderwerken te Kampen wordt een hoeveelheid zoute grond gepercoleerd met NH_4NO_3 1.N en worden in het percolaat natrium en kalium vlamfotometrisch bepaald. Een ander gedeelte van het grondmonster wordt gepercoleerd met NaCl 1.N, terwijl in dit percolaat calcium en magnesium bepaald worden. De aldus gevonden hoeveelheden kationen worden verminderd met de in het perssap (zie c) aanwezige kationen.

Een andere methode is door de schrijver gevolgd. De ionen van de bodemoplossing werden verwijderd door uitwassen met alcohol. De uitgewassen grond werd daarna eveneens gepercoleerd met NH_4NO_3 en NaCl, waarna de kationen in het percolaat bepaald werden.

e. Gewasonderzoek

De analyses van het materiaal uit 1948 werden verricht door het Bedrijfslaboratorium voor Gewasonderzoek te Wageningen volgens de daar gebruikelijke methode (Bosch en Deijs 1947).

Het materiaal uit de jaren 1946 en 1947 werd geanalyseerd in het Landbouwscheikundig Laboratorium van de Landbouwhogeschool te Wageningen. De ionen natrium, kalium en calcium zijn

[1] Literatuuraanhalingen met * verwijzen naar nog niet verschenen publicaties.

spectraal-analytisch bepaald (SCHUFFELEN 1940), magnesium colorimetrisch met titaangeel, chloor volgens VOLHARD, stikstof colorimetrisch met NESSLER's reagens en fosfor colorimetrisch met de molybdeenblauw-methode.

Tenslotte zijn de meeste suikerbieten-monsters onderzocht door het Instituut voor Rationele Suikerproductie te Bergen op Zoom. Hier worden natrium en kalium vlamfotometrisch bepaald, magnesium met oxychinoline en de overige componenten volgens gebruikelijke methoden (BARTSTRA en VERBURGT 1947).

De methoden die bij ander dan chemisch onderzoek zijn toegepast zullen aangegeven worden bij de bespreking van de betreffende resultaten.

3. OPMERKINGEN OVER DE BETROUWBAARHEID DER GEVONDEN CIJFERS

Bij proeven op zoute gronden verdient het principe, waarbij parallellen van eenzelfde object worden opgeofferd voor objecten die een opklimmende serie vormen (DE VRIES 1936) om verschillende redenen de voorkeur. In de eerste plaats is het bijzonder moeilijk meer veldjes, die als parallel beschouwd kunnen worden, aan te leggen vanwege de variatie in zoutgehalte van de grond over kleine afstanden (VERHOEVEN 1950). Bovendien wenst men veelal bij deze soort proeven de grenswaarden van zoutgehalten in de grond vast te stellen, waarbij vermindering of stagnatie van de plantengroei optreedt (zie b.v. VAN DEN BERG 1950); de noodzakelijke beperking van de omvang der proeven moet dan tot een keuze van proefopzet leiden.

Om deze redenen is bij de hier beschreven proeven gestreefd naar een vergelijking van objecten waarbij een continu verloop van de belangrijkste onafhankelijk veranderlijke, het zoutcijfer van de grond, voorkwam.

Een inzicht in betrekkingen tussen onafhankelijk en afhankelijk veranderlijken is in dit geval van meer belang dan een nauwkeurige vaststelling van de fouten der individuele waarnemingen (VISSER 1942). Niettemin is kennis van de standaardafwijking gewenst, te meer daar het aantal waarnemingen, waarop conclusies gebouwd moeten worden, betrekkelijk gering was bij de hier behandelde proeven.

Bij de opzet der proeven is met deze wenselijkheid geen rekening gehouden, maar er zijn voldoende duplicaatmonsters en monsters van proeven met geringe systematische verschillen voorhanden, om een inzicht in de grootte van de standaardafwijkingen te verkrijgen.

De fouten zijn opgebouwd uit die van bemonstering en analyse; daarbij valt te bedenken dat een grondmonster was samengesteld uit 12–15 boringen per object en de analyse in duplo werd verricht, terwijl een gewasmonster bestond uit een mengsel van minstens 10 grepen en eveneens in duplo geanalyseerd werd.

Bodemvocht. Van de componenten in het bodemvocht is niet voldoende bekend om een schatting van de fout te maken. Slechts over de zoutbepalingen is meer bekend; volstaan worde met de vermelding, dat de relatieve fout meestal op 5 à 10 % gesteld kan worden. De fout hangt sterk samen met de grootte van het zoutcijfer, overschrijdt bij hoge zoutcijfers nooit 10 %, maar kan bij zoutcijfers beneden 1 wel eens oplopen tot 10 à 20 % (VERHOEVEN 1951).

Adsorptiecomplex. Uit verschillende proeven is gebleken, dat systematische verschillen in zoutcijfers niet steeds parallel lopen met afwijkingen in ionenbezetting van het adsorptiecomplex. Het overzicht in tabel 1 is samengesteld aan de hand van resultaten van dergelijke proeven, waarvan verwacht mag worden dat de systematische verschillen verwaarloosd kunnen worden.

TABEL 1. Uiterste waarden van geadsorbeerd K, Na, Ca en Mg in mg aeq per 100 gram droge grond bij verschillende proeven, met standaardafwijkingen (σ)

Proef	Jaar	Aantal waarnemingen	K[1]	Na[1]	Ca[2]	Mg[3]
Gw. 51	1948	4	1,49–1,62	4,94–5,67	13,1–14,2	–
σ			0,06	0,33	0,45	–
σ(%)			*4*	*7*	*3*	–
Potproef	1948	6	0,62–0,80	1,96–2,51	9,2–10,2	2,05–2,73
σ			0,07	0,23	0,43	0,30
σ(%)			*9*	*11*	*4*	*13*
Inundatie-proef	1948	6	0,69–0,97	1,97–2,26	10,4–12,5	1,11–1,81
σ			0,11	0,11	0,86	0,31
σ(%)			*14*	*6*	*8*	*21*
Inundatie-proef	1947	6	1,79–2,38	4,19–4,83	5,53–6,80	3,96–4,81 [4]
σ			0,20	0,25	0,48	0,30
σ(%)			*10*	*6*	*8*	*7*

Experiment	*Year*	*Number of observations*	*K*[1]	*Na*[1]	*Ca*[2]	*Mg*[3]

[1] Vlamfotometrisch — *Flamephotometric*
[2] Titrimetrisch — *Titrimetric*
[3] Colorimetrisch — *Colorimetric*
[4] Titrimetrisch — *Titrimetric*

TABLE 1. *Extreme values of adsorbed K, Na, Ca en Mg in m.e. per 100 grams of dry soil in different experiments, with standard-deviations* (σ)

De berekende fouten zijn in de orde van 5–10 %; alleen bij de colorimetrische Mg-bepalingen loopt de fout hoger op, wat wel voornamelijk aan de minder nauwkeurige analyse-methodiek toegeschreven moet worden.

Gewas. Op enkele gipsproefvelden [1] zijn gewasmonsters genomen, die geanalyseerd zijn op hun chemische samenstelling. Systematische afwijkingen in deze samenstelling kunnen optreden tengevolge van verschillende gipshoeveelheden, die aan de verschillende objecten waren toegediend. Soms is echter gebleken, dat de afwijkingen in chemische samenstelling weinig beïnvloed werden door de toegediende gipshoeveelheid, zodat de fout bij benadering geheel aan het toeval toegeschreven kan worden.
Deze gevallen zijn in tabel 2 samengevat, om een indruk te geven van de standaardafwijking van de afzonderlijke componenten.

Door SCHUFFELEN (1940) werd een onderzoek ingesteld naar de nauwkeurigheid van bepalingen met vlamspectra, waaruit bleek dat analyse-fouten bij K-, Na- en Ca-bepalingen tot ca 10 % normaal zijn; bij K-bepalingen zijn de fouten gewoonlijk wat geringer. Uit het feit dat de totale fout der gevonden cijfers volgens de formule

$$\sigma = \sqrt{\sigma_m{}^2 + \sigma_a{}^2}$$

is samengesteld uit monstersfout (σ_m) en analysefout (σ_a) valt af te leiden dat monsterfout en analysefout afzonderlijk bezien, voor kalium, natrium en calcium in dit

[1] Gipsproefvelden waren proefvelden met opklimmende hoeveelheden gips.

TABEL 2. Uiterste waarden van gehalten in gewassen op gipsproefvelden. Standaardafwijking = σ

Proefveld	Jaar	Aantal waarne mingen	mg-aeq per 100 gram droge stof					% van droge stof		Gewas
			K[1]	Na[1]	Ca[1]	Mg[2]	Cl[3]	N[4]	P_2O_5[5]	
A.G. 4	1946	4	–	26–35	10–15,5	–	76–85	–	–	gerst (jong)
σ				3,9	2,3		4,1			*barley (young)*
σ (%)				*12*	*17*		*5*			
A.G. 4	1946	4	40–57	–	8,5–10,5		39–44			gerst (in aar)
σ			7,1		1,8		2,1			*barley (earing)*
σ (%)			*14*		*10*		*5*			
A.G. 10	1946	4	–	–	19,5–26,5	–	–	2,41–2,76	0,74–0,92	suikerbieten (loof)
σ					2,9			0,16	0,08	*sugar beets (tops)*
σ (%)					*13*			*6*	*10*	
A.G. 10	1946	4	17,4–20,8	12,2–17,0	9,0–12,5	24,2–29,2	6,1–7,4		0,23–0,30	suikerbieten (wortel)
σ			1,4	2,0	1,6	2,7	0,6		0,03	*sugar beets (root)*
σ (%)			*8*	*14*	*15*	*10*	*9*		*11*	
A.G. 13	1947	6	32–41	18–24	9,5–12,5	9,2–13,3	33–43	1,61–1,92	0,66–0,74	haver
σ			2,9	2,1	1,2	1,5	4,3	0,12	0,03	*oats*
σ (%)			*8*	*10*	*11*	*15*	*12*	*7*	*5*	
A.G. 4	1947	6	57–75	–	45–76	44–53	57–85	3,10–3,85	0,89–1,10	erwten
σ			7,6		11,7	3,1	10,0	0,26	0,08	*peas*
σ (%)			*13*		*20*	*7*	*15*	*8*	*8*	
A.G. 10	1947	13	93–124	1,3–1,7	96–179	73–123	55–71	3,02–4,00	0,45–0,66	aardappelen (loof)
σ			7,9	0,2	20,4	13,3	5,9	0,34	0,06	*potatoes (tops)*
σ (%)			*7*	*14*	*17*	*13*	*9*	*10*	*9*	
VARIATIE			**7–14%**	**10–14%**	**11–20%**	**7–15%**	**5–15%**	**6–10%**	**5–11%**	
Experimental field	*Year*	*Number of observations*	*K[1]*	*Na[1]*	*Ca[1]*	*Mg[2]*	*Cl[3]*	*N[4]*	*P_2O_5[5]*	*Crop*
			m.e. per 100 grams dry matter					*% of dry matter*		

[1] K, Na en Ca: met vlamspectra *with flamespectra*
[2] Mg colorimetrisch *colorimetric*
[3] Cl titrimetrisch *titrimetric*
[4] N colorimetrisch *colorimetric (Nessler's reagent)*
[5] P_2O_5 colorimetrisch *colorimetric*

TABLE 2. *Extreme values of contents in crops on experimental fields with gypsum. Standard-deviation* = σ

geval van dezelfde groottè-orde zijn. Omdat de fouten der Cl-, N- en P_2O_5-cijfers meestal kleiner zijn dan die van K, Na en Ca, en het redelijk is gelijke monsterfouten aan te nemen, volgt hieruit dat de fouten der Cl-, N- en P_2O_5-analyses wat kleiner zijn dan van spectraalanalytische bepalingen, een feit dat algemeen bekend is en slechts werd gecontroleerd om de juistheid van de gevolgde foutenberekening nader te toetsen.

Ofschoon aangenomen is, dat de systematische afwijkingen in de hier beschouwde gevallen verwaarloosd konden worden, waren ze soms toch nog wel aanwijsbaar; dit betekent dat de toevallige fout wel eens wat te hoog werd berekend. Globaal zal dan ook de standaardafwijking tot ongeveer 10 % bedragen, maar voor Ca en Mg wel tot 15 % kunnen oplopen. Deze foutengrens van 10 à 15 % wijst op een zorgvuldige perceelskeuze en een nauwkeurige monstername.

Tenslotte wordt er nog op gewezen dat alle gewasanalyses uit het jaar 1948, die in dit onderzoek het uitgangspunt zullen vormen omdat ze het meest volledig zijn, volgens titrimetrische of gravimetrische methoden verricht zijn; alleen P_2O_5 werd colorimetrisch bepaald. De standaardafwijking der eindcijfers zal in dit geval dus slechts zelden een percentage van 10 overschreden hebben.

De fouten, op zichzelf beschouwd, kunnen soms van gering belang zijn, zodra het gaat om het vaststellen van de relatie tussen twee factoren, bijvoorbeeld een gehalte van een gewas en het zoutcijfer van de grond, indien deze relatie afgeleid zal moeten worden uit gegevens van verschillende gronden. A priori kunnen in dit geval systematische verschillen verwacht worden, een gevolg van invloeden van niet-beschouwde factoren. Nu zal blijken dat in vele gevallen dergelijke niet-opgenomen factoren in het onderzochte materiaal slechts geringe invloed uitoefenen, een gelukkige omstandigheid voor de interpretatie der gegevens.

Bovendien levert de onderlinge vergelijking van verschillende gewassen op dezelfde reeks proefvelden een belangrijke bijdrage aan de betrouwbaarheid der te trekken conclusies; zoals nog zal blijken geven verwante gewassen vaak gelijke of gelijksoortige relaties te zien en steunen deze dus elkaar bij de interpretatie der gevonden resultaten.

II. DE GESTELDHEID VAN DE GROND

De gronden, waarop de hier besproken proeven werden genomen, lagen alle in het zuidwestelijk zeekleigebied van Nederland. De geschiedenis van de inundaties in deze streek is uitvoerig beschreven door WESTERHOF (1947).

Verschillende gegevens van de proeven zijn in tabel 3 samengebracht.

TABEL 3. Analyses van de grond; proefvelden 1946, 1947, 1948

No proef	Ligging	Jaar	pH	% Humus	% $CaCO_3$	% Afslibb. (< 16 µ)	P-citr	% Kali
Fl.	Overflakkee	1946	7,6	2,4	12,4	20	40	0,010
ZB.	's-H. Abtskerke	1946	7,0	4,0	0,1	37	33	0,024
W.P.	Wilhelminapolder	1946	7,5	2,3	13,0	35	47	0,030
Gw 19	Ouwerkerk	1946/1947	7,9	1,8	2,8	23	27	0,037
Gw 5	Ossendrecht	1946/1947	8,3	2,8	7,5	59	32	0,041
Gw 28	Herkingen	1946/1947	8,2	2,0	5,5	37	56	0,061
Gw 12	Ellemeet	1946	7,6	2,5	2,5	43	27	0,039
Gw 37	Koudekerke (W)	1946/47/48	6,7	3,4	0,1	27	27	0,042
Gw 39	Oostkapelle	1946	6,1	3,3	–	22	35	0,019
Gw 46 (56)	Kleverskerke	1947/1948	7,5	2,1	1,4	31	39	0,020
Gw 47	Krabbendijke	1947/1948	7.8	2,7	4,8	45	49	0,024
Gw 43	Ritthem	1947	8,1	1,6	0,9	23	46	0,049
Gw 40	Grijpskerke	1947	6,3	2,7	–	30	35	0,050
Gw 45	Middelburg	1947	7,2	3,0	0,3	26	31	0,042
Gw 44	Middelburg	1947/1948	7,5	5,5	1,2	46	55	0,061
Gw 55	O. Souburg	1948	7,9	2,9	0,3	25	36	0,044
Gw 49	Ritthem	1948	7,9	4,6	7,8	42	36	0,086
Gw 53	O. Souburg	1948	7,6	4,8	8,9	52	61	0,075
Gw 52	Ritthem	1948	7,8	2,7	4,5	39	45	0,056
Gw 48	Ritthem	1948	7,7	2,8	10,1	25	38	0,051
Gw 51	Ritthem	1948	7,7	3,2	12,3	33	55	0,066
Gw 50	Ritthem	1948	7,7	1,6	9,1	18	34	0,046
Inundatieproef	Wilhelminapolder	1947	8,2	3,0	8,3	27	56	0,079
Inundatieproef	Wilhelminapolder	1948	7,1	2,8	5,9	24	33–85	0,037
Potproef	Wilhelminapolder	1948	7,2	2,7	5,9	23	57	0,042

Nr. exper.	*Position*	*Year*	*pH*	% *Humus*	% $CaCO_3$	% < 16 µ	*P-citr*	% K_{HCl}

TABLE 3. *Analyses of the soil; experimental fields 1946, 1947, 1948*

In het kort volgt hieronder een overzicht van de processen, die zich in de grond tijdens en na een inundatie afspelen, waarna de feitelijke toestand van bodemvocht en adsorptiecomplex van de onderzochte gronden weergegeven zal worden.

1. VERANDERINGEN IN DE GROND DOOR EEN INUNDATIE MET ZOUT WATER

Zout overstromingswater beïnvloedt zowel de samenstelling van het bodemvocht, als die van het adsorptiecomplex. Deze beïnvloeding is uiteraard afhankelijk van het zoutgehalte van het water, de duur van de inundatie, het vochtgehalte van de grond, de tevoren bestaande samenstelling van bodemwater en complex etc. Het bodemwater zal tenslotte maximaal dezelfde hoeveelheid zouten en dezelfde verhouding van de

verschillende zouten bevatten als het overstromingswater. ZUUR (Rapport Kruiningen 1945) vond, dat wanneer zeewater door een kleigrond percoleerde, de geadsorbeerde kationen kalium, natrium en magnesium maximaal resp. 10 %, 39 % en 36 % van het adsorptiecomplex konden innemen, terwijl calcium nog 15 % van het complex bezette.

Deze maximale verzouting is bij de jongste inundaties echter nooit opgetreden, omdat de volgende beperkende factoren voorkwamen:

a. De inundatie vond nooit met zuiver, maar steeds met enigszins verdund zeewater plaats.

b. Het in de grond aanwezige zoete water bracht verdunning van het zoute overstromingswater te weeg.

c. Tengevolge van uitwisselingsreacties tussen ionen in het bodemvocht en die in het complex veranderde de samenstelling van het inundatiewater en werd de „verzouting" van het adsorptiecomplex afgeremd.

d. In zeer fijne poriën in de grond die al met water gevuld zijn dringt moeilijk inundatiewater door, zodat daar ook minder verzouting zal plaats vinden.

Na inundatie vindt in perioden met een regenoverschot uitspoeling van het zoute bodemwater plaats. Reeds tijdens dit proces kan de samenstelling van het bodemvocht veranderen o.a. door levering van Ca-ionen uit $CaCO_3$ of H-ionen uit H_2CO_3 Ook de geadsorbeerde ionen, die in evenwicht moeten zijn met de ionen van de bodemoplossing, bereiken tenslotte weer normale verhoudingen, al duurt dit proces vele jaren. De onderbrekingen van de aldus optredende verzoeting door concentratiestijgingen in het bodemvocht gedurende warme, droge perioden zijn slechts tijdelijk en relatief van geringe invloed op het verloop der processen.

Als gevolg van de gedeeltelijke vervanging van geadsorbeerd calcium door natrium stijgt de pH van de grond. Deze stijging is vooral merkbaar, zodra de overmaat zouten in het bodemvocht is uitgespoeld. Dan komt natrium nl. door hydrolyse van het complex vrij en vormt alkalisch reagerende verbindingen in de bodemoplossing (DOMINGO 1946). De uiterste waarden van de pH der proefvelden waren 6,1 en 8,3. In 1948 was de variatie 6,7–7,9.

Van belang is ook, dat vooral na langdurige inundaties een toename van het N-gehalte van de grond geconstateerd is. De mogelijke verklaring van deze verrijking wordt in hoofdstuk V besproken.

De hier beschreven chemische veranderingen in de grond kunnen door physische afwijkingen begeleid worden. De laatste vinden hun oorzaak in de verhoogde Na- en Mg-bezetting van het adsorptiecomplex. Vooral het geadsorbeerde Na-ion verhoogt de ζ-potentiaal, waardoor de neiging tot peptiseren van de bodemcolloïden toeneemt; de bindingen tussen de fijne grond- en humusdeeltjes worden losser en de door calcium bevorderde stabiliteit van de kruimels gaat verloren. Dit blijkt, zodra mechanische druk op de kruimels wordt uitgeoefend. Wanneer dan ook op de onbedekte grond regen valt, worden vooral de aan de oppervlakte liggende kruimels uiteengeslagen en vindt over kleine afstand transport van gescheiden klei-, zand- en humusdeeltjes plaats, zodat deze componenten in afzonderlijke ophopingen teruggevonden worden. Tengevolge van de peptisatie ontstaat, voornamelijk in de bewerkte grondlaag, een dichte pakking. De nadelen hiervan zijn: slechte doorlatendheid, moeilijk opdrogen en hard worden na drogen. Naarmate de afzonderlijke deeltjes kleiner zijn, komen de bedoelde verschijnselen sterker tot uiting m.a.w. de gronden hebben meer te lijden van deze verschijnselen, die onder de naam structuurverval worden samengevat, naarmate ze zwaarder zijn.

Hoge humusgehalten werken remmend op het structuurverval, terwijl bemesting met gips de genezing sterk bevordert omdat het Ca-ion uit gips uitwisselt tegen het Na-ion van het complex en zo de terugkeer tot normale kationen-verhoudingen bespoedigt ten gevolge van de hoge Ca-concentratie in het bodemvocht.

Tenslotte wordt er nog op gewezen, dat dit structuurverval pas gaat optreden, wanneer de zouten in het bodemvocht tot een zodanig niveau gedaald zijn, dat ze niet langer in staat zijn een beschermende werking uit te oefenen. Hoge zoutgehalten in het bodemvocht veroorzaken namelijk een verlaging van de ζ-potentiaal en bevorderen daardoor de uitvlokking van de bodemcolloïden.

In hoofdstuk I werd reeds vermeld, dat het onderhavige onderzoek vrijwel steeds werd uitgevoerd op gronden, waarvan het structuurverval gering was. Het constateren van deze omstandigheid vond plaats volgens visuele methoden, aangezien een afdoende meetmethode voor de structuurbepaling op zoute gronden vooralsnog ontbreekt (DOMINGO*, WESTERHOF*).

2. DE KATIONEN IN HET BODEMVOCHT

De samenstelling van het bodemvocht is, voorzover het de kationen aangaat, alleen bekend van de gewassenproefvelden in 1946. De resultaten zijn vermeld in tabel 4; de gehalten van zeewater zijn ter vergelijking opgenomen.

TABEL 4. Kationen in de bodemoplossing van proefvelden in 1946

Proefveld	Zoutcijfer	mg aeq per liter			
		K	Na	Ca	Mg
Gemiddeld van 3 normale velden . .	–	0,3	2,6	8,7	2,2
Gw 19	0,7	2,4	38,0	11,1	7,6
Gw 5	0,7	0,9	26,1	13,9	1,3
Gw 28	1,0	0,9	35,1	4,5	3,5
Gw 12	6,4	4,1	124,0	45,2	35,6
Gw 37	8,1	3,5	139,8	31,8	30,5
Gw 39	9,8	2,4	172,2	38,0	37,0
Zeewater	32,0	9,9	466,8	21,1	108,5
Experimental field	*Salinity figure*	*K*	*Na*	*Ca*	*Mg*
		m.e. per liter			

TABLE 4. *Cations in soil-solution of experimental fields in 1946*

De zoutcijfers van de proefvelden geven hier een idee van de verdunning die zeewater ondergaan heeft op het moment van bemonstering en analyse. Het valt op, dat de kationen kalium, natrium en magnesium, globaal genomen even sterk verdund zijn als het chloor. Voor calcium is de situatie echter geheel anders. Immers, het bodemwater waarin veel minder chloor per liter voorkomt dan in zeewater, bevat soms toch meer calcium.

Voor deze toename bestaan verschillende oorzaken:

a. Het inundatiewater bevatte nooit 32 gram NaCl per liter, maar maximaal 27 gram en was dus reeds enigszins verzoet. Deze verzoeting, die in hoofdzaak door rivierwater plaatsvond had reeds een relatieve vermeerdering van calcium tengevolge.

b. Tijdens de inundatie treden de aan het bodemcomplex geadsorbeerde ionen in

wisselwerking met de ionen in het overstromingswater. Terwijl kalium, natrium en magnesium worden geadsorbeerd, komt calcium in oplossing, zodat het bodemvocht rijker aan calcium wordt. Ook tijdens de later volgende ontziltingsperiode zal het bodemvocht rijker aan calcium blijven dan het inundatiewater was.

c. Tijdens de ontzilting ontstaat door verschillende processen CO_2, dat $CaCO_3$ in oplossing kan brengen.

Allerlei verschillen tussen de onderzochte gronden zijn oorzaak, dat de cijfers voor de kationen in tabel 4 niet in een vaste verhouding staan tot de zoutcijfers. Ruwweg nemen echter alle kationengehalten toe met hoger wordende zoutcijfers.

3. De kationen-bezetting van het adsorptiecomplex

De verhouding der geadsorbeerde ionen op de proefvelden in tabel 4 genoemd, is in tabel 5 weergegeven.

Tabel 5. Geadsorbeerde kationen, proefvelden 1946

Proefveld	Zoutcijfer	Geadsorbeerde kationen in mg aeq per 100 g grond	%			
			K	Na	Ca	Mg
Gemidelde van 3 normale velden . .	–	12,6–18,8	3	2	85	10
Gw 19	0,7	14,4	7	12	53	28
Gw 5	0,7	30,4	4	15	60	21
Gw 28	1,0	18,3	8	19	42	31
Gw 12	6,4	26,2	7	18	44	31
Gw 37	8,1	16,5	4	17	52	27
Gw 39	9,8	12,3	5	23	41	31

Experimental field	*Salinity figure*	*Adsorbed cations in m.e. per 100 g soil*	*K*	*Na*	*Ca*	*Mg*
			%			

Table 5. *Adsorbed cations, experimental fields 1946*

Omdat vaak gegevens van de gewassenproefvelden 1948 gebruikt zullen worden, volgen daarvan in tabel 6 eveneens de cijfers voor de geadsorbeerde ionen.

Uit het feit dat in de beide tabellen 5 en 6 de verhouding der geadsorbeerde ionen bij lage zoutcijfers betrekkelijk weinig verschilt van die bij hoge zoutcijfers volgt dat omwisselingsreacties tijdens de ontzilting slechts in beperkte mate plaatsvinden. Dit hangt samen met de omstandigheid dat de ontzilting door regenwater wel concentratieveranderingen in het bodemvocht teweegbrengt, maar waarschijnlijk weinig wijzigingen in de onderlinge verhouding der ionen. Wanneer uiteindelijk deze verhouding weer meer nadert tot die in de bodemoplossing van normale gronden, hetgeen na een voldoend lange ontziltingsperiode het geval is (zie tabel 4), is de concentratie der ionen in het bodemwater der zoute gronden zo laag geworden, dat de omwisseling weinig effectief is. Een versnelling van deze omwisseling in de goede richting maakt toevoeging van grote hoeveelheden Ca-ionen noodzakelijk. In de practijk wordt dit bereikt door middel van gipsbemestingen.

De hierboven besproken gegevens hebben betrekking op gronden, die alle gedurende minstens 3 maanden overstroomd waren geweest met water, dat meer dan 15 gram

TABEL 6. Geadsorbeerde kationen, proefvelden 1948

Proefveld	Zoutcijfer	Geadsorbeerde kationen in mg aeq per 100 g grond	%			
			K	Na	Ca	Mg
Gw 47	–[1]	27,8	3	3	90	4
Gw 56	–[1]	17,1	2	4	87	7
Gw 37	0,7	13,9	5	17	52	26
Gw 55c	1,2	13,2	7	21	52	20
Gw 44	1,5	20,2	8	23	46	23
Gw 55a	2,0	12,4	8	22	46	24
Gw 49	3,5	22,7	8	25	44	23
Gw 53	4,2	28,9	7	27	42	24
Gw 52	4,9	19,3	7	23	52	18
Gw 48	7,3	19,7	6	15	56	23
Gw 51a	8,0	25,5	6	19	52	23
Gw 50	10,7	16,4	6	18	52	24
Gw 51c	12,3	26,1	6	20	50	24
Experimental field	*Salinity figure*	*Adsorbed cations in m.e. per 100 g soil*	*K*	*Na*	*Ca*	*Mg*
			%			

[1] niet geïnundeerd *not inundated*

TABLE 6. *Adsorbed cations, experimental fields 1948*

NaCl per liter bevatte. Een korter durende overstroming of minder zout water heeft natuurlijk een geringer effect op de verhouding der geadsorbeerde ionen. Dit kan blijken uit de cijfers van de inundatieproef 1948, waarbij water met variërend zoutgehalte werd gebruikt, dat slechts enkele dagen op de vakken bleef staan (zie tabel 7). De ontziltingsperiode was bovendien voor de verschillende vakken ongelijk.

TABEL 7. Geadsorbeerde kationen, inundatieproef 1948

Vak	Zoutcijfer	Geadsorbeerde kationen in mg aeq per 100 g grond	%			
			K	Na	Ca	Mg
1 en 14	–[1]	15,8	5	3	86	6
2	0,6	15,6	5	5	81	10
7	1,3	17,8	4	10	69	17
6	1,5	16,3	4	10	72	15
5	2,2	16,9	5	13	73	9
10	2,4	16,4	5	13	71	11
13	5,0	15,1	6	13	66	15
9	12,6	16,2	6	18	61	15
8	15,0	16,2	5	15	62	18
Plot	*Salinity figure*	*Adsorbed cations in m.e. per 100 g soil*	*K*	*Na*	*Ca*	*Mg*
			%			

[1] niet geïnundeerd *not inundated*

TABLE 7. *Adsorbed cations, inundation-experiment 1948*

In dit geval liep het percentage natrium aan het adsorptiecomplex meer parallel met het zoutcijfer, terwijl ook de calciumcijfers verband met de zoutcijfers vertonen. De veranderingen ten opzichte van de normale grond waren alle veel kleiner dan bij overeenkomstige zoutcijfers van de gewassenproefvelden.

Voorzover proefvelden vergeleken worden met gelijke inundatiegeschiedenis, is het mogelijk het zoutcijfer te kiezen als een maat om de toestand van de grond te karakteriseren. Dit cijfer geeft, blijkens het voorgaande, naast het chloorgehalte een indruk over de kationen in het bodemvocht en de verhouding der geadsorbeerde kationen.

Men is in Nederland gewoon vooral het zoutcijfer van de laag 5–20 cm te gebruiken, bepaald in monsters, die in het voorjaar genomen zijn. Het cijfer van deze laag vertoont namelijk, behalve het hierboven genoemde verband met de kationen in het bodemvocht en aan het adsorptiecomplex, ook een nauwe relatie met de in het algemeen hogere zoutcijfers van de ondergrond (ZUUR 1946, VAN DEN BERG 1950).

De bemonstering in het voorjaar brengt mee, dat de zoutcijfers hoger zullen oplopen gedurende de zomer. In de droge, regenarme zomer van 1947 was dat in sterke mate het geval; in de vrij vochtige zomers van 1946 en 1948 was de stijging ten opzichte van het voorjaar echter zeer gering.

Ook in deze verhandeling zullen als regel de in het voorjaar bepaalde zoutcijfers van de laag 5–20 cm dienen als karakteristiek van de zouttoestand van de grond.

III. DE GROEI VAN GEWASSEN ONDER INVLOED VAN ZOUT

De beschrijvingen, die thans volgen, geven een beeld van de groei der gewassen op zoute gronden, afgeleid uit het onderzoek van kieming, ontwikkeling en morphologische analyse.

Over bedoelde onderwerpen was tot dusverre weinig onderzoek verricht en ook zijn de ervaringen, die in dit opzicht reeds bij vroegere inundaties in Nederland werden opgedaan, nooit systematisch beschreven. In de literatuur komen slechts verspreid opmerkingen voor over groeiverschijnselen (SMEDING 1921, RAPPORTEN ANDIJKER PROEFPOLDER II 1932, RAPPORT KRUININGER-, NIEUW-OLZENDE- en SINT PIETERSPOLDER 1945).

Hoewel de typische zoutbeschadigingen ook karakteristiek genoemd kunnen worden voor het groeibeeld, zijn ze niet in dit hoofdstuk, maar in hoofdstuk VI opgenomen, zulks in verband met de daar besproken oorzaken van deze beschadigingen.

De invloed van zout op de opbrengst is geheel weggelaten uit deze verhandeling, omdat die invloed elders al uitvoerig is behandeld (VAN DEN BERG 1950).

In het laatste deel van dit hoofdstuk wordt ingegaan op de vraag, wat de feitelijke oorzaak kan zijn van de verminderde groei. De beantwoording van die vraag is het onderwerp van de hoofdstukken IV, V en VI.

1. KIEMING

De techniek, die voor het zaaien der gewassen bij de inundatieproeven is gevolgd (Hoofdstuk I), maakte het mogelijk op eenvoudige wijze informaties te verzamelen over de invloed van verschillende zouthoeveelheden op de kieming. Omdat alle zaden van een gewas op gelijke diepte waren gezaaid, kon volstaan worden met periodieke tellingen van opgekomen plantjes, waarbij als criterium gold dat een groen plantendeel bovengronds zichtbaar moest zijn.

Volgens FRANCK (1949) is het onjuist een zaad als gekiemd te beschouwen, zodra het worteltopje door de zaadhuid heenbreekt, maar kan de kieming pas als geëindigd beschouwd worden als een normaal stengeltje en worteltje gevormd is, waarvan verwacht mag worden dat zij onder gunstige groeivoorwaarden hun ontwikkeling zullen kunnen vervolgen.

Dat de gevolgde werkwijze inderdaad geleid heeft tot kiemingswaarnemingen die in overeenstemming zijn met FRANCK's criterium, volgt uit het groeiverloop der kiemplanten op de normale vakken van de inundatieproef 1948. In deze vakken werden bijvoorbeeld van zomergerst, zomertarwe en bruine bonen resp. 735, 681 en 207 kiemen geteld, waarvan later slechts resp. 1, 1 en 0 planten afstierven.

Gedurende de kiemingsperiode traden wisselingen in zoutcijfer op tengevolge van verdamping en neerslag, vooral in de bovenste bodemlaag. Het C-cijfer was daardoor in dit geval minder geschikt om het zout in de bovenlaag te karakteriseren. Daarom is het B-cijfer van de laag 0–10 cm gekozen om de relatie tussen zout en kieming na te gaan. Dit cijfer, dat het zoutgehalte op droge grond berekend voorstelt, is uiteraard onafhankelijk van vochtveranderingen en varieerde dan ook weinig tijdens de kieming, zoals uit enkele vergelijkende cijfers bleek. De analyses tijdens de kieming gaven verder vochtcijfers die schommelden tussen 21 % en 26 % in de laag van 0–10 cm, zodat uit de constante B-cijfers en de uiterste waarden der A-cijfers de maximale variatie van de C-cijfers nagegaan kan worden.

De laag van 0–10 cm werd gekozen omdat uit een in 1947 uitgevoerd oriënterend kiemingsonderzoek, waarbij nog niet bovengekomen kiemplantjes werden opgegraven, was gebleken dat bij stengellengten van 1 à 2 cm graanwortels een diepte van 5 à 7 cm, erwtenwortels een diepte van 9 à 10 cm beneden maaiveld bereikt hadden. Het lag dus voor de hand de groeivoorwaarden in de bovenste 10 cm als beslissend te beschouwen voor de kieming.

De schommelingen in zoutcijfer zijn bij deze veldproeven onvermijdelijk; de keuze van het vrijwel constante B-cijfer als indicator van de zouttoestand leidt echter zeker niet tot onnauwkeuriger resultaten dan bij vele laboratoriumproeven bereikt worden. Bij laatstbedoelde proeven is immers regelmatig bevochtiging nodig van de gebruikte grond of het gebezigde filtreerpapier, waardoor snelle en vaak grote veranderingen in concentratie optreden. Slechts bij de door ZIJLSTRA (1946) beschreven en toegepaste techniek, waarbij zaden op een met tule bespannen raampje op de cultuurvloeistof drijven, kunnen de concentratiewisselingen gering geacht worden.

In de figuren 1 en 2 zijn de belangrijkste resultaten van de kieming in 1947 en 1948 weergegeven van de gewassen zomergerst en bruine bonen. Om het beeld niet te storen, zijn enkele krommen weggelaten, die binnen de weergegeven curvenbundels vallen.

FIG. 1. Kieming van zomergerst, inundatieproeven 1947 en 1948

1947		1948	
Vak	Zoutgehalte (B) 0-10 cm	Vak	Zoutgehalte (B) 0-10 cm
5	0,09	14	0,02 (niet geïnundeerd)
6	0,12	5	0,04
4	0,07	7	0,03
9	0,18	13	0,12
8	0,26	9	0,30
1	0,37		
10	0,41		
Plot	*Salt-content 0-10 cm*	*Plot*	*Salt-content 0-10 cm*

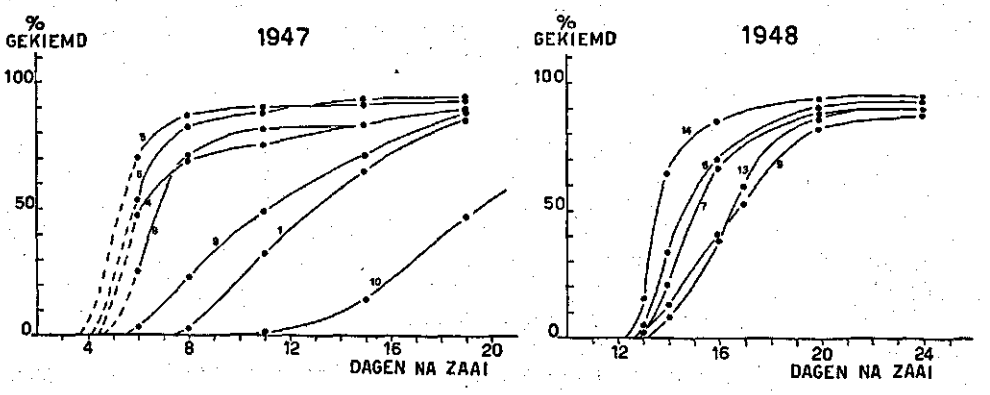


FIG. 1. *Germination of spring barley, inundation-experiments 1947 and 1948*

FIG. 2. Kieming van bruine bonen, inundatieproeven 1947 en 1948

1947		1948	
Vak	Zoutgehalte (B) 0-10 cm	Vak	Zoutgehalte (B) 0-10 cm
3	0,03	14	0,02 (niet geïnundeerd)
5	0,05	2	0,01
4	0,07	5	0,03
6	0,12	13	0,13
9	0,17	9	0,24
8	0,28	8	0,35
Plot	*Salt-content 0-10 cm*	*Plot*	*Salt-content 0-10 cm*

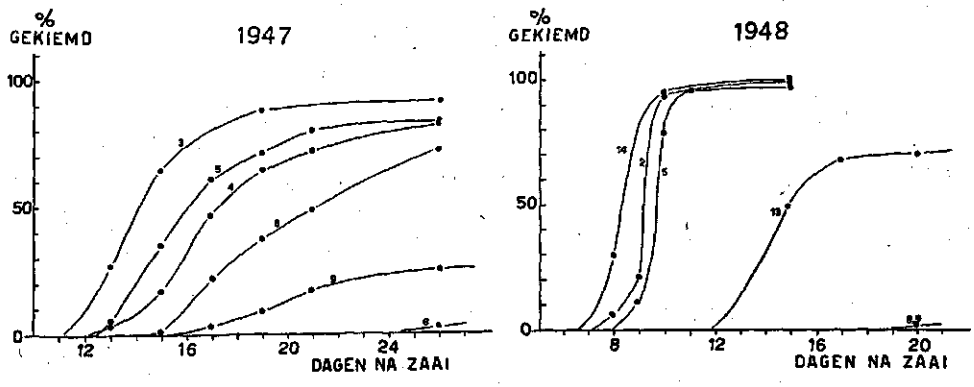


FIG. 2. *Germination of red kidney beans, inundation-experiments 1947 and 1948*

Twee kenmerkende trekken van de zout-invloed op de kieming zijn:

a. vertraging van de kieming, vooral in de eerste dagen;

b. onvermogen tot kieming.

Het onder *a* genoemde verschijnsel doet zich vaak reeds voor in die gevallen, waarbij uiteindelijk toch nog het normale percentage kiemen wordt bereikt. Alleen de gemiddelde kiemduur is in dergelijke gevallen groter.

Onvermogen tot kieming treedt pas op bij hoge zoutgehalten en hangt sterk samen met het gewas. Zomergerst en bruine bonen bleken in dit opzicht uitersten te zijn.

Om nader ingelicht te worden over de aard van dit verschijnsel, zijn in 1947 op enkele zoute vakken de nietgekiemde zaden van peulvruchten opgegraven. Daarbij is gebleken, dat de kiem bij dergelijke zaden soms nog wel door de zaadhuid heen gebroken was, maar dat de groeikracht onvoldoende was om de kiem boven de grond te brengen. Op het zeer zoute vak 8 vertoonden 77 opgegraven zaden van bruine bonen 38 dagen na zaai het volgende beeld:

5 zaden met flinke kiem, die juist niet boven de grond kwam.
16 zaden met kleine kiem, gezond.
16 zaden met kleine kiem, in rotting.
40 zaden zonder kiem, ten dele verrot, ten dele onveranderd.

Hoewel de vertraging van de kieming goed tot uiting komt in de figuren 1 en 2, zijn dergelijke voorstellingen minder geschikt om de gewassen onderling te vergelijken, vooral niet wanneer gewassen vergeleken worden, die in zoutgevoeligheid minder ver

uiteenliggen dan zomergerst en bruine bonen. Daarom is van alle gewassen de gemiddelde kiemduur op ieder veldje berekend en zijn deze cijfers uitgezet tegen de B-cijfers van de laag 0–10 cm. De daaruit samengestelde curven zijn in fig. 3 en 4 weergegeven.

FIG. 3. Invloed van het zoutgehalte op de gemiddelde kiemduur van enkele gewassen. Inundatieproef 1947

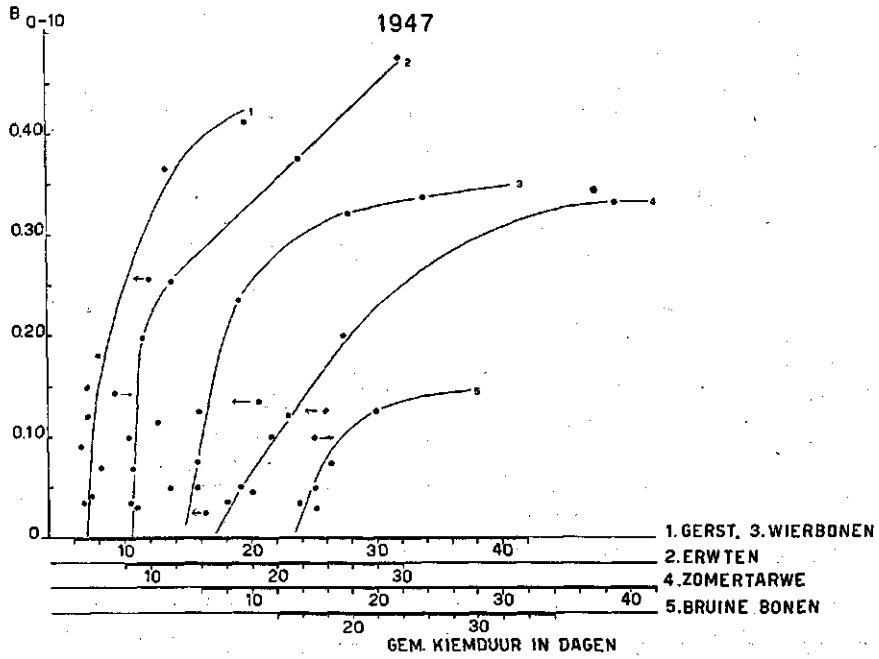


FIG. 3. *Influence of salt-content on average duration (in days) of germination. Inundation-experiment 1947*
1. Spring barley, 2. Peas, 3. Horse-beans, 4. Spring wheat, 5. Red kidney beans.

Uit deze figuren kan in de eerste plaats afgeleid worden dat voor bijna alle gewassen de kieming bij hoge zoutgehalten in 1948 gunstiger verliep dan in 1947. Zeer waarschijnlijk was dit een gevolg van de lagere temperatuur in 1948. Bij hoge temperaturen wordt een extra nadelig effect uitgeoefend, wanneer planten in zout milieu groeien (VAN DEN BERG 1950). De kieming bij bruine bonen verliep in beide jaren ongeveer gelijk, wat toegeschreven kan worden aan de late zaaitijd van dit gewas in beide jaren en ongeveer gelijke temperaturen ten tijde van het zaaien en kiemen.

De relatieve zoutgevoeligheid der onderzochte gewassen in het kiemingsstadium kan uit bovenstaande figuren gevonden worden door de kromming der lijnen te vergelijken. In beide jaren was de volgorde van toenemende zoutgevoeligheid:

zomergerst-erwten-wierbonen-zomertarwe-bruine bonen

Wanneer dezelfde gewassen op grond van de zaadopbrengst naar zoutgevoeligheid gerangschikt worden (VAN DEN BERG 1950) ontstaat een geheel andere volgorde.

FIG. 4. Als fig. 3. Inundatieproef 1948

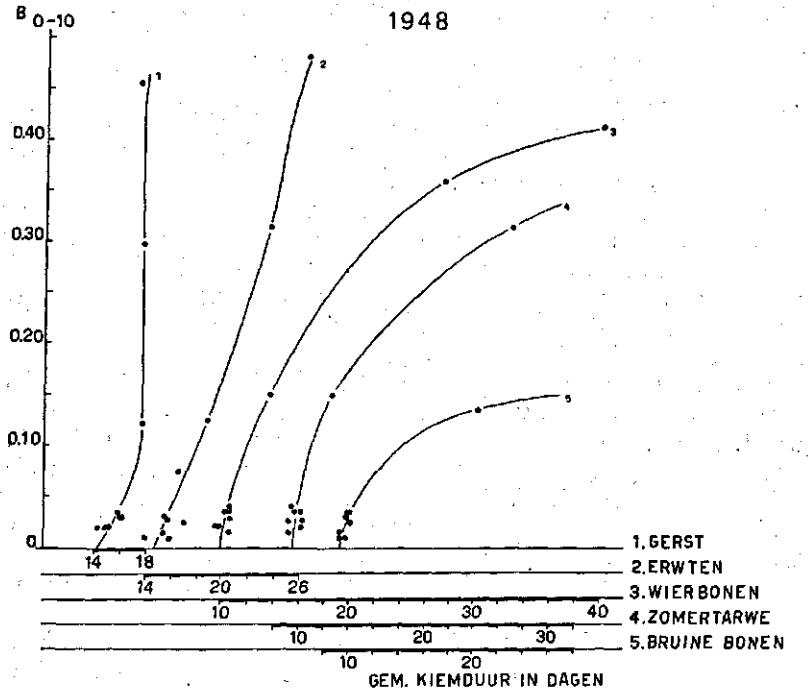


FIG. 4. *Like fig. 3. Inundation-experiment 1948*

In het laatste geval behoren bijvoorbeeld erwten tot de zeer zoutgevoelige gewassen, zomertarwe tot de matig gevoelige. Dit wijst er op, dat zoutgevoeligheid een begrip is, dat slechts gebruikt mag worden in samenhang met de ontwikkelingsphase van een gewas. De veel-verbreide opvatting dat de kiemingsperiode steeds de phase zou zijn waarin de gevoeligheid voor hoge zoutconcentraties bijzonder op de voorgrond treedt, is dus onjuist. Deze conclusies wordt op grond van hun proeven ook getrokken door AYERS en HAYWARD (1948)

Het is mogelijk op enkele punten vergelijkingen te treffen met in de literatuur beschreven proeven, ondanks de verschillen in methodiek.

Zo werd door verschillende onderzoekers eveneens de volgorde van resistentie tegen zout bij de kieming bepaald of kan deze volgorde uit hun gegevens worden afgeleid.

HARRIS (1915/16) vond bij de kieming op zoute substraten volgens afnemende zoutresistentie de reeks:

gerst, haver, mais, tarwe, suikerbieten, lucerne, erwten

DUPONT (1924) constateerde dat de kieming onder invloed van zout trager verliep in de volgorde: tarwe, vlas, boekweit, wikke, mosterd. RUDOLFS (1925) vond hetzelfde voor: tarwe, mais, erwten, lucerne, lupine, boekweit. PRINGSHEIM (1930) onderzocht de kieming van zaden, die na voorweken in NaCl-oplossingen te kiemen gelegd waren

in water en stelde afnemende resistentie vast in de volgorde: koolzaad, vlas, mosterd, tarwe, wikke. ZIJLSTRA (1946), die zaden in al of niet verdund zeewater liet kiemen, vond afnemende resistentie volgens de reeks: zomertarwe, Engels raaygras, ruwbeemdgras, gerstgras, erwten, terwijl bij SCHARRER en SCHROPP (1949) de gevoeligheid toenam in de volgorde: gerst, rogge, haver, tarwe.

Deze onderzoekingen stemmen hierin overeen, dat de kieming bij zouttoevoeging aan het substraat steeds beter verliep bij gerst dan bij tarwe. Dit is in overeenstemming met de resultaten van de inundatieproeven. Bij alle onderzoekingen waren echter erwten gevoeliger voor zout dan tarwe en dit resultaat wijkt af van dat, gevonden bij de inundatieproeven. Uiteraard kunnen ras- of zelfs soortverschillen bij de verschillende proeven een rol gespeeld hebben, maar deze verklaring is niet afdoende bij vergelijking met de proeven van ZIJLSTRA (1946), die met het zelfde ras werkte als schrijver. Waarschijnlijk moet de verklaring van de afwijkende resultaten dan ook meer gezocht worden in verschillen in substraat.

De aangehaalde onderzoekers deden hun proeven meestal in watercultures of in potten met zand; slechts HARRIS (1915/1916) en SCHARRER en SCHROPP (1949) werkten met een leemgrond. De grond op de inundatievelden bestond daarentegen uit kalkrijke zavelgrond; het bodemvocht bevatte vrij veel calcium, evenals het adsorptiecomplex, zoals bleek in hoofdstuk II. Zodoende was het relatieve calcium-tekort geringer dan het bij de proeven van de meeste andere onderzoekers geweest zal zijn en deze factor, van veel belang bij de kieming (evenals trouwens bij de latere groei), kan zeer goed oorzaak zijn van de relatief gunstige reactie van erwten bij de inundatieproeven.

De gunstige invloed van calcium bij de kieming is vaak beschreven, ook in de reeds aangehaalde literatuur. HARRIS (1915/16), LE CLERC en BREAZEALE (1920) en SCHARRER en SCHROPP (1949) hebben bijvoorbeeld bij verschillende gewassen een veel kleinere kiemingsgevoeligheid tegen zout gevonden in leem- of kleigronden dan in zand, wat toegeschreven wordt aan de invloed van geadsorbeerd calcium. Toevoeging van een calciumzout aan een NaCl-rijk substraat bevordert de kieming, zoals MAQUENNE en DEMOUSSY (1918) en LE CLERC en BREAZEALE (1920) aangetoond hebben.

In enkele dezer gevallen is nu tevens gevonden, dat de volgorde van resistentie tegen zout veranderde onder invloed van calcium-toevoeging.

Reeds bij de kieming ontstaat dus voor de gewassen op zoute velden een achterstand in ontwikkeling. Hierna zal blijken dat deze vertraging niet gemakkelijk wordt ingehaald.

2. ONTWIKKELING

Het beeld van de groei vertoont soortgelijke karakteristieken als bij de kieming tot uiting komen. De lengtegroei, de overgang van het ene groeistadium in het ander en allerlei andere verschijnselen, die samen de ontwikkeling van een gewas karakteriseren, blijven op zoute gronden achter bij die op normale gronden. Dientengevolge ontstaan dwergplanten, waarbij tenslotte alle vertragingen tijdens de verschillende groeiphasen zijn geaccumuleerd.

De groeiremmingen komen duidelijk tot uiting bij de in 1948 regelmatig uitgevoerde lengtemetingen, waarvan in fig. 5 voorbeelden van wierbonen zijn gegeven.

De indruk wordt gewekt, dat niet uitsluitend het zoutcijfer bepalend is voor de lengtegroei. Immers, bij ongeveer gelijke zoutcijfers bleef de lengte bij de inundatieproef minder achter dan op de gewassenproefvelden. Dit kan wijzen op invloed van

FIG. 5. Groeikrommen van wierbonen bij verschillende zoutcijfers
A: inundatieproef 1948, B: gewassenproefvelden 1948.

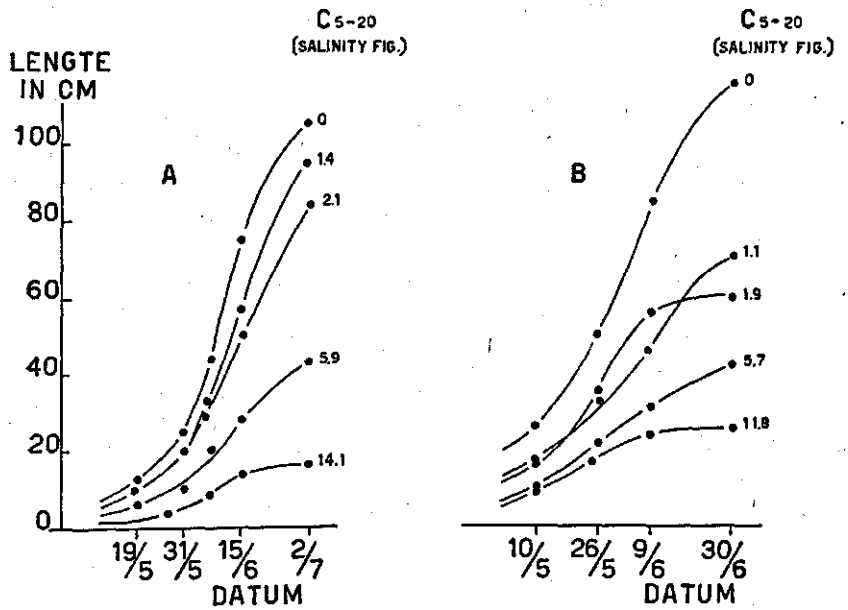


FIG. 5. *Growing-curves of horse-beans under influence of different salinity figures*
A: inundation-experiment 1948, B: experimental fields 1948

de complexbezetting, die bij de inundatieproef minder van de normale afweek dan bij de gewassenproeven (zie tabel 6 en 7).

Overeenkomstige resultaten zijn voor de andere gewassen gevonden, zij het dat minder zoutgevoelige gewassen een geringere lengtevermindering tonen dan de vrij gevoelige wierbonen

Niettegenstaande de sterke lengtevermindering, is na vele tellingen bij allerlei gewassen nooit gebleken, dat het aantal stengelleden terugliep op zoute gronden. Tengevolge van deze constantheid van het aantal der internodiën bleef derhalve het aantal bladeren per plant gelijk. De uiteindelijke lengtevermindering was dus uitsluitend een gevolg van het minder uitgroeien der stengelleden.

De vertragingen bij intrede van een nieuwe groeiphase kunnen het best aan een graangewas gedemonstreerd worden. Een voorbeeld daarvan volgt in tabel 8.

Met toenemend zoutgehalte van de grond zetten de verschillende groeistadia later in. Deze vertragingen veroorzaken dat een volgend stadium aanbreekt, als bij alle planten het vorige nog niet volledig is ontwikkeld, zodat verschillende groeistadia naast elkaar kunnen voorkomen. Dit leidt tot een verzameling planten, die ook bij de oogst inhomogener is dan onder normale omstandigheden.

De verschillen in uitstoeling en verdere groei komen ook tot uiting in de uitstoelingscoëfficiënten en het percentage spruiten dat tot halm uitgroeide. Voor de in tabel 8 genoemde gevallen was de uitstoelingscoëfficiënt resp.:

$$6{,}3 - 6{,}5 - 8{,}9 - 6{,}8 - 5{,}2$$

terwijl van alle spruiten resp.

$$71 - 79 - 51 - 63 - 35\ \%$$

tot aardragende halm uitgroeide. Vooral op het zoutste veld werd het aantal aren dus sterk gereduceerd.

TABEL 8. Gemiddeld aantal dagen na zaai, benodigd voor uitstoeling (1 spruit), schieten en bloei bij zomergerst op vakken met verschillend zoutgehalte. Inundatieproef 1947

Stadium		Zoutcijfers, laag 5–20 cm					*Stage*	
		3,0	5,0	7,1	9,2	12,7		
Uitstoeling:	begin	15	15	15	16	21	*Tillering:*	*beginning*
	50 %	17	18	16	23	26		*50 %*
	volledig	23	23	23	40	48		*complete*
Schieten:	begin	39	43	44	46	48	*Shooting:*	*beginning*
	volledig	53	57	60	63	78		*complete*
Bloei:	begin	58	58	60	63	70	*Flowering:*	*beginning*
		3,0	*5.0*	*7.1*	*9.2*	*12.7*		
		Salinity figures 5–20 cm layer						

TABLE 8. *Average number of days after sowing, required for tillering (1 sprout), shooting and flowering of spring barley on plots with different salinity figures. Inundation-experiment 1947*

Dat ook bij wortels vertraging in de groei optrad, blijkt uit een vergelijking van wortellengten van erwten bij de potproef 1948.

FIG. 6. Wortelontwikkeling van erwten onder invloed van zout. Potproef 1948

Laag (*Layer*)	Zoutcijfer (*Salinity figure*)				
	Pot 65–68	9	10	11	12
0–30 cm . . .	normale grond	0	0	0	0
30–60 cm . . .		6,1	12,9	6,1	12,9
60–90 cm . . .	*normal soil*	0	0	1,5	1,5

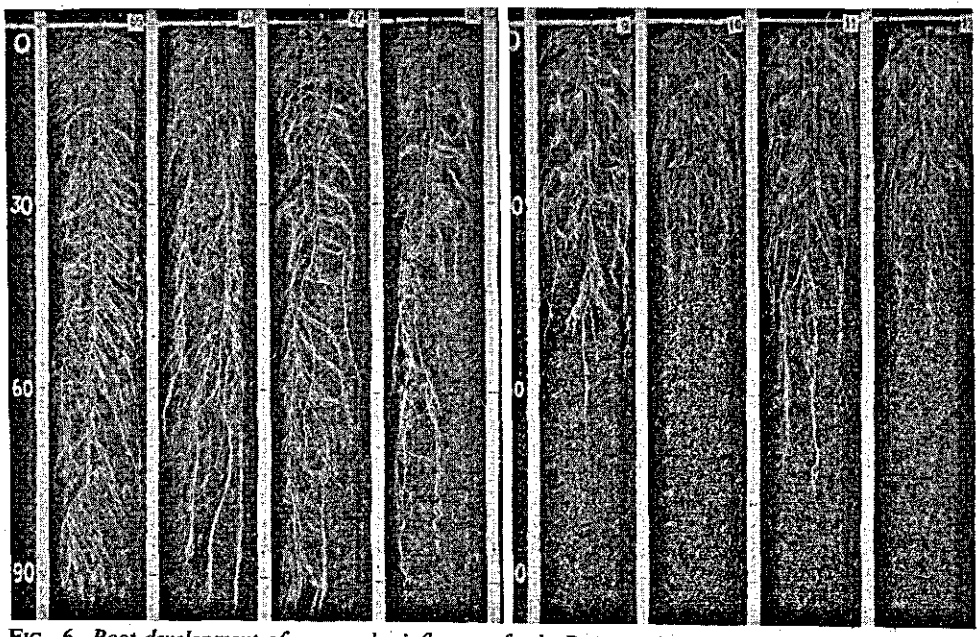


FIG. 6. *Root-development of peas under influence of salt. Pot-experiment 1948*

De foto's geven een beeld van de uitgespoelde wortels uit potten die geheel met normale grond gevuld waren (no. 65–68) naast potten, waarvan de bovenste 30 cm normale grond bevatte en de 2e laag grond met zoutcijfers van resp. 6–13–6–13 (no. 9 t/m 12) terwijl de 3e laag weer veel minder zout was. De wortels hebben ook in de potten 9 en 11 maar nauwelijks kans gezien de 3e grondlaag te bereiken, terwijl ze in de geheel met normale grond gevulde potten 65–68 gemakkelijk de bodem bereikten. (In pot 68 had het gewas last van voetziekte). In de laag, die 6 gram NaCl per liter bodemvocht bevatte, is de groei van de wortels dus sterk geremd.

Behalve de verschillen in lengtegroei, vallen ook andere morphologische kenmerken van gewassen op zoute gronden op. Zo is in het algemeen de bladstand steiler, naarmate de grond meer zout bevat; dit kwam sterk tot uiting bij vlas, waarvan de bladeren niet de normale horizontale stand aannamen bij het uitgroeien maar tegen de stengel aangedrukt bleven, een bladstand die normaliter alleen in het begin van de groei voorkomt. Bieten gedragen zich in dit opzicht afwijkend; bij dit gewas vindt men juist veelal een sterk horizontale spreiding van de bladeren bij toenemend zoutgehalte van de grond. Door LEHR (1947) werd bij bieten gevonden dat door bemesting met chilisalpeter eveneens een meer horizontale bladstand voorkwam dan bij bemesting met kalksalpeter. Bovendien nam bij de hoogste zoutconcentraties in de grond het aantal bladeren bij bieten toe, zij het dat de bladeren veel kleinere afmetingen hadden.

Algemeen was weer het kenmerk dat de bladeren bij hoge zoutcijfers veel minder soepel aanvoelden. Veelal was dit een gevolg van een bladverdikking, die echter niet bij alle gewassen optrad. Een zekere stugheid van blad was evenwel algemeen.

De ijle, sprieterige stand der graangewassen op zoute grond werd versterkt door de kleinere afmetingen der bladeren en soms door de neiging van het blad om te krullen om zijn lengte-as.

Tenslotte moeten nog de afwijkende kleuren genoemd worden, die planten op zoute substraten vertonen. In verschillende gevallen was de bladkleur loodachtig groen, veelal veroorzaakt door een sterke verdikking van de waslaag, zoals bijvoorbeeld bij bieten, wierbonen en haver voorkwam. Bij andere gewassen verschoof de kleur meer naar zeegroene tinten.

3. MORPHOLOGISCHE OOGSTANALYSE

Van enkele gewassen werd na de oogst een analyse gemaakt van de oogst-opbouw. Bij een dergelijke analyse krijgt men een inzicht in de factoren die de oogst samenstellen (BROEKEMA 1933, WELLENSIEK 1941).

Als voorbeeld wordt in tabel 9 een analyse gegeven van zomergerst, afkomstig van de inundatieproef 1948. Door de bij deze proef gevolgde zaaitechniek (Hoofdstuk I) stonden alle planten op gelijke afstand van elkaar in de rijen. De analyse vond plaats aan 4 rijen ($\pm$ 200 planten). Verschillen in plantenaantal zijn dus een gevolg van uitvallen der planten.

Van de vier factoren in deze tabel werden de uitstoeling en het aantal korrels per aar het sterkst beïnvloed door het zoutcijfer van de grond. De vertraging van de uitstoeling en de beïnvloeding bij het vormen van een aardragende halm werd reeds in de vorige paragraaf besproken. Het aantal halmen per oppervlakte-eenheid (te vinden door vermenigvuldiging van aantal planten en uitstoeling) begon hier bij een zoutcijfer van 4,7 minder te worden, voornamelijk veroorzaakt door een geringere uitstoeling.

Aan tabel 9 kan verder ontleend worden, dat naast een vermindering van het aantal korrels, een stijging van het korrelgewicht optrad; dit veroorzaakte een gewichts-

TABEL 9. Oogstanalyse van zomergerst, inundatieproef 1948

No veldje	Zoutcijfer 5–20 cm Voorjaar '48	% Aantal planten	Uitstoeling	Aantal korrels per aar	Korrelgewicht	Relatieve opbrengst
1	–[1]	99	101	94	100	94
14	–[1]	101	99	106	100	106
2	0,6	101	94	89	119	99
7	1,0	104	90	88	110	90
6	1,1	111	84	88	126	104
10	2,3	93	106	92	132	113
5	2,5	114	94	96	121	124
13	4,7	107	75	87	143	100
9	12,3	95	55	70	112	41
8	15,2	68	51	68	119	28
Nr plot	*Salinity figure 5–20 cm Spring 1948*	*Number of plants*	*Tillering*	*Number of grains per ear*	*Weight of grain*	*Relative yield*
		%				

[1] niet geïnundeerd *not inundated*

TABLE 9. *Yield-analysis of spring barley, inundation-exp. 1948*

toename per aar tot een zoutcijfer van 4,7. Boven dit zoutcijfer bleef het korrelgewicht hoog, maar daalde het aantal korrels per aar sterker, zodat ook het gewicht per aar beneden 100 % kwam.

Het was, uit metingen van het 1000-korrelgewicht, al eerder opgevallen dat de reproductie-organen van de granen niet spoedig in gewicht verminderen (VAN DEN BERG 1950), maar zelfs zo gunstig kunnen reageren op vrij hoge zoutcijfers dat de gewichtstoename der korrels de belangrijkste bijdrage vormt voor de hogere totaalopbrengst van enkele gewassen op zoute gronden. Zelfs onder de ongunstige invloeden van droogte en hitte in 1947 bleef het korrelgewicht ongeveer constant.

De meer zoutgevoelige gewassen gaven uiteraard een ander beeld, zoals blijkt uit het voorbeeld in tabel 10, ontleend aan de analyse van enige rijen erwtenplanten (maximaal 68 planten), afkomstig van de inundatieproef 1948.

TABEL 10. Oogstanalyse van erwten, inundatieproef 1948

No veldje	Zoutcijfer 5–20 cm Voorjaar '48	% Aantal planten	Aantal peulen per plant	Aantal erwten per peul	Korrelgewicht	Relatieve opbrengst
1	–[1]	100	100	100	100	100
2	0,6	97	83	102	93	77
7	1,2	96	85	114	95	88
6	1,7	75	92	108	87	65
5	2,0	59	94	114	87	55
13	5,2	21	56	70	66	5
Nr plot	*Salinity figure 5–20 cm Spring 1948*	*Number of plants*	*Number of pods per plant*	*Number of seeds per pod*	*Seedweight*	*Relative yield*
		%				

[1] niet geïnundeerd *not inundated*

TABLE 10. *Yield-analysis of peas, inundation-experiment 1948*

De grootste depressie viel bij dit gewas waar te nemen bij aantal planten en korrelgewicht. In dit geval bleef dus juist het aantal aangelegde zaadknoppen per plant (uit: aantal peulen per plant × aantal erwten per peul) het langst op peil. Er bestaat tussen erwten en granen dus een tegenstelling in de wijze waarop onder invloed van zout de opbrengst verandert.

Ook andere zoutgevoelige gewassen slaagden er niet in het korrelgewicht op peil te houden als de grond zouter werd.

Wanneer men de verschillende gewassen rangschikt naar beïnvloeding van hun korrelgewichten door zout, ontstaat ongeveer dezelfde volgorde als bij rangschikking van de zaadopbrengst naar zoutgevoeligheid, maar wel is bij gelijke zoutcijfers de totale opbrengstdepressie groter dan de achteruitgang der korrelgewichten.

4. Mogelijke oorzaken van verminderde groei en productie

Reeds lang hebben onderzoekers, die onderzoek verrichtten op zoute gronden, zich de vraag gesteld op welke wijze de door zout teweeggebrachte schade physiologisch verklaard moet worden.

Uit de literatuur komen twee opvattingen naar voren. De eerste houdt in, dat de schade aan planten op zoute substraten een rechtstreeks gevolg is van beschadiging der cellen door opgehoopte zouten, in ernstige gevallen tot uiting komend in zichtbare beschadiging van de wortels. De specifieke werking van bepaalde zouten is volgens deze theorie veelal een gevolg van de giftige werking van een der componenten, hetzij door ophoping daarvan in de plant, hetzij doordat de verhouding der ionen sterk gestoord is.

De tweede opvatting beschouwt niet de directe werking der zouten als oorzaak van de groeidepressies, maar veel meer het tekort aan water, dat een gevolg is van de door de zouten verhoogde osmotische waarde van de voedingsoplossing.

Aangezien geen der beide hypothesen volledig in staat schijnt te zijn, alle phenomena te verklaren, komen in de literatuur meestal opvattingen voor, die, hoewel ze de nadruk leggen op de ene theorie, toch ook elementen van de andere bevatten.

Het verst in een richting gaan wellicht de moderne Amerikaanse onderzoekers. Zij hebben de neiging om de storing in het groeiproces van planten op zoute substraten vrijwel uitsluitend te wijten aan de in die substraten gestegen osmotische druk.

De in het voorafgaande beschreven groeiverschijnselen laten niet a priori een keuze tussen de verschillende hypothesen toe. Zonder twijfel wijzen bepaalde symptomen (bladverdikking, waslaag e.d.) op de mogelijkheid van dreigend watertekort. Andere waarnemingen, zoals de bladkleur en de later nog te beschrijven zoutbeschadigingen, laten zich daaruit echter niet of veel moeilijker verklaren.

Indien de opvatting, dat de overmaat zouten rechtstreeks een nadelige invloed uitoefent, nader wordt gedetailleerd, komen voor een physiologische verklaring van „zoutschade" de volgende oorzaken in aanmerking:

1. Watertekort van de plant tengevolge van de hoge osmotische druk in het milieu.
2. Zoutophoping in de plant.
3. a. Ongunstige ionen-verhoudingen in de plant, of meer in het bijzonder:
   b. Overmaat of tekort van een bepaald ion in de plant.

In de hierna volgende hoofdstukken zullen deze mogelijke oorzaken nader onderzocht worden.

De relatie tussen osmotische druk en groei zal vooral aan de hand van literatuurgegevens behandeld worden. Uit het feit, dat het zoutcijfer van de grond tevens een maat is voor de osmotische druk van de bodemoplossing, vloeit voort dat ook de eigen onderzoekingen hierbij in beschouwing genomen kunnen worden.

De nadruk zal in deze verhandeling echter vallen op de onder 2 en 3 genoemde factoren, die in de hoofdstukken V en VI uitgewerkt zijn.

IV. DE OSMOTISCHE DRUK VAN HET SUBSTRAAT EN DE GROEI

Zoals reeds werd vermeld, komt onder de huidige onderzoekers steeds meer de opvatting naar voren, dat door de verhoging van de osmotische druk in het milieu de afgifte van water uit het substraat zodanig wordt bemoeilijkt, dat de afwijkende plantengroei een gevolg is van watertekort.

In dit hoofdstuk zal deze opvatting van „zoutschade" nader getoetst worden. Daartoe worden vooral literatuurgegevens besproken en zal critisch worden nagegaan of deze de bovenbedoelde mening rechtvaardigen.

Het is bekend dat planten slechts over een gedeelte van de door een grond vastgehouden hoeveelheid water kunnen beschikken; slechts zolang de zuigkracht van de wortels de bindingskrachten van het water in de grond overtreft, vindt opname van water door de plant plaats.

De krachten, die hierbij in het spel zijn, kunnen uitgedrukt worden in de pF (SCOFIELD 1935) of in atmosferen. Met afnemend vochtgehalte van de grond nemen beide grootheden toe. Boven een pF-waarde van ongeveer 4,2 of een zuigkracht van ca 15 atmosferen (RICHARDS en WEAVER 1943) zijn de meeste planten niet meer in staat water aan het substraat te onttrekken en verwelken. Wateropname door plantenwortels wordt dus opgevat als een osmoseproces en kan slechts plaatsvinden zolang de waterattractie van de celinhoud groter is dan die van de voedingsoplossing.

Op zoute gronden moeten nu niet alleen de hydrostatische en adsorptieve bindingskrachten overwonnen worden bij de wateropname, maar speelt eveneens de osmotische druk, die door de opgeloste zouten teweeggebracht wordt, een rol. Planten hebben in dit geval te maken met de som dezer krachten, die alle belemmerend werken op de waterafgifte van de grond (RICHARDS en WEAVER 1944, WADLEIGH 1946). In watercultures hebben planten uiteraard alleen de osmotische druk te overwinnen bij de wateropname.

Het is nu gebleken, dat niet alleen de wateropname geheel stopt bij voldoende hoge osmotische waarden in zoute substraten, maar ook dat de opname bij lagere osmotische waarden reeds vertraagd wordt. Aangezien de stofproductie in deze gevallen eveneens vermindert heeft dit geleid tot de opvatting dat de osmotische waarde van zoute substraten bepalend is voor de plantengroei.

Er zijn vele proeven bekend, die verband leggen tussen de plantengroei in verschillende phasen en de osmotische druk van gebruikte substraten. Hieronder zullen de belangrijkste gegevens worden besproken en vergeleken met de in het vorige hoofdstuk verkregen resultaten bij kieming en groei. Daarbij zal de nadruk vallen op die literatuurgegevens waaruit de relatie tussen osmotische druk en wateropname op de voorgrond staat.

Allereerst volgen enkele gegevens, verkregen bij kiemingsonderzoek.

De kieming van gerst in zoutoplossingen werd onderzocht door BROWN (1909). Hij vond de volgende hoeveelheden opgenomen water (tabel 11).

Bij verschillende andere zaden vond RUDOLFS (1921) de volgende relatieve cijfers voor de wateropname (tabel 12).

Bij langere duur der proeven werden de verschillen in opgenomen hoeveelheid tussen lage en hoge zoutconcentraties steeds hoger, zoals door BROWN was gevonden.

Analoge resultaten vond UHVITS (1946) bij lucernezaden. Bij een vergelijking van oplossingen, die een osmotische waarde hadden van resp. 0.1, 3, 7, en 12 atm. waren

TABEL 11. Opgenomen water in gewichts- % van droge gerstkorrels volgens BROWN (1909)

Kiemmilieu	Na:		
	10 uur	50 uur	90 uur
Water	25	46	60
2 % NaCl-oplossing	20	36	41
4 % „	18	33	36
8 % „	16	28	31
24 % „	10	16	18
32 % „	9	13	14
Solution	*10 hours*	*50 hours*	*90 hours*
	After		

TABLE 11. *Water-uptake in % of dry barley-grain according to* BROWN (1909)

TABEL 12. Opgenomen relatieve hoeveelheden water door verschillende zaden na 15 uur volgens RUDOLFS (1921)

Kiemmilieu	Tarwe	Sojabonen	Erwten
Water	100	100	100
NaCl-opl. 1 atm.	104	97	100
„ 4 „	101	93	94
„ 7 „	95	91	92
Solution	*Wheat*	*Soybeans*	*Peas*

TABLE 12. *Relative water-uptake by different seeds after 15 hours according to* RUDOLFS (1921)

de volgende hoeveelheden water geabsorbeerd (in grammen per gram zaad):
na 2 dagen: 3,01 g – 2,12 g – 1,48 g – 1,34 g
na 6 dagen: 9,20 g – 7,78 g – 5,29 g – 1,34 g.

De kieming der lucernezaden bedroeg na 6 dagen resp.:

86 % – 84 % – 66 % – 8 %

cijfers, die na enkele dagen nog wat hoger opliepen.

Uit deze gegevens volgt, dat de wateropname van zaden in een zout milieu sterke vertraging ondergaat, terwijl na een lange proeftijd vaak nog niet eenzelfde vochtgehalte van de zaden bereikt werd als in oplossingen met weinig zout. Maar daardoor wordt ook de kieming beïnvloed. Immers het kiemproces, waarvan de wateropname door de zaden als de eerste phase beschouwd kan worden, kan pas de volgende stadia doorlopen als een minimum-hoeveelheid water is opgenomen. Door MÜNTZ (1910) werd b.v. gevonden, dat tarwe minstens 36 % van het luchtdroge zaadgewicht aan water moest hebben opgenomen, voor kieming kon plaatsvinden. FILTER (1914) onderzocht verschillende zaadsoorten in zand bij 25° en constateerde dat zaden nog

kiemden, indien ze minstens de volgende percentages water geabsorbeerd hadden:

tarwe: 21,8 %
gerst : 24,7 %
haver: 23,3 %

Hoewel de percentages, door MÜNTZ en FILTER gevonden, niet gelijk zijn, is de tendenz dezelfde en volgt uit hun proeven dus de grote invloed van een behoorlijke watervoorziening op de kieming.

De wateropname van groeiende planten onder invloed van toenemende osmotische waarden van het substraat is eveneens door verschillende onderzoekers nagegaan. TAGAWA (1934) vond reductie in opname bij *Phaseolus*, terwijl EATON (1941) een techniek gebruikend, waarbij de twee helften van het wortelstelsel van maïs of tomaten in verschillende media groeiden, een sterk geremde wateropname constateerde in de wortels, die in een zout milieu groeiden.

Rechtstreekse metingen van de wateropname werden gedaan door ROSENE (1941) in uienwortels en HAYWARD en SPURR (1943/44, 1944/45) in maiswortels. De laatste onderzoekers vonden o.a., dat de wateropname over een tijdsduur van enkele uren resp. 100 %, 35 % en 12 % bedroeg, indien oplossingen met een osmotische druk van resp. 0,8, 2,8 en 4,8 atmosfeer werden vergeleken. De hogere osmotische waarden werden verkregen door toevoeging van NaCl aan een basisoplossing. Hun proeven van 1944/45 met verschillende anorganische en organische stoffen bevestigden dat bij isosmotische waarden van het substraat, veroorzaakt door verschillende stoffen in oplossing, ook vrijwel gelijke depressies in wateropname voorkomen.

Bij dergelijke proeven is ook soms de maximum osmotische druk vastgesteld, waarbij nog water werd opgenomen. Uit een van de proeven van HAYWARD en SPURR (1944/45) kan afgeleid worden, dat geen wateropname door maiswortels meer plaatsvond bij een oplossing met een osmotische waarde van 6,8 atmosfeer. ROSENE (1941) vond bij uien een cijfer van 6,5 atmosfeer als maximum voor de wateropname.

Voor verschillende gewassen zijn in dit opzicht nogal uiteenlopende cijfers gevonden door WADLEIGH c.s. (1947). Als critische osmotische waarden vermelden deze

voor bonen	8 à 9 atm.
voor mais	10,5 à 11,5 atm.
voor lucerne	12 à 13 atm.
voor katoen	16 à 17 atm.

Uit het cijfer voor mais blijkt een aanzienlijk verschil met de gegevens van HAYWARD en SPURR, die voor mais immers 6,8 atm. vonden. Verschillen in groeistadium, temperatuur en vooral in substraat (HAYWARD gebruikte een NaCl-oplossing, WADLEIGH zoute grond) spelen hierbij een rol.

Ook uit de resultaten van de potproef 1948 kan ruwweg een critische osmotische druk voor de groei van erwtenwortels berekend worden. Bij vergelijking van de eerder opgenomen figuur 6 waarin erwtenplanten de normale grond tot 90 cm diepte doorworteld hadden met de onderstaande figuur 7, blijkt dat de wortels vrijwel niet in staat waren door te dringen in een laag, die 13 à 14 gram NaCl per liter bodemvocht bevatte.

Zoals reeds uit deze figuur vermoed kan worden, werd door de wortels uit de laag 30–60 cm in de potten 30 en 32 slechts een geringe hoeveelheid water onttrokken, hetgeen uit de vochtgehalten bij begin en eind van de proef bleek. Uit alle gegevens

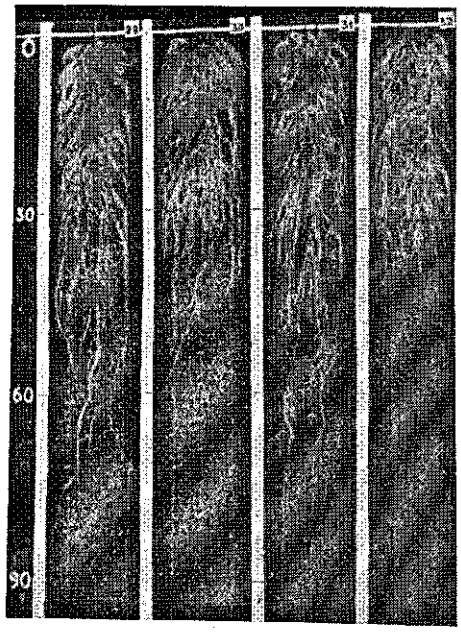


FIG. 7. Groei van erwtenwortels in potten, die zoute grond bevatten. Potproef 1948. Zoutcijfers:

	Pot no			
Laag	29	30	31	32
0–30 cm	1,5	1,5	1,5	1,5
30–60 cm	6,9	14,5	6,9	14,5
60–90 cm	6,5	6,5	13,2	13,2

FIG. 7. *Growth of pea-roots in pots, containing soil with different salinity figures. Pot-experiment* 1948.

van deze proef kon een gemiddeld zoutcijfer van 13,8 worden berekend als grens, waarbij de wortelgroei ophield. Dit cijfer komt overeen met een osmotische waarde van het bodemvocht van ca 8,5 atmosfeer. De omrekening is ontleend aan gegevens van het U. S. REGIONAL SALINITY LABORATORY, RIVERSIDE, CAL. (1947) en is blijkens de daar gevonden correlaties tussen opgeloste zouten en osmotische waarden geoorloofd.

Het cijfer van 8,5 atmosfeer is in goede overeenstemming met de door WADLEIGH c.s. (1947) genoemde critische waarde voor bruine bonen, welk gewas ongeveer even zoutgevoelig is als erwten.

Een sterk geremde of zelfs geheel opgehouden opname van water door de wortels kan dus bij stijgende osmotische waarden van de voedingsoplossing overtuigend worden aangetoond.

Het verband tussen osmotische druk van de oplossing en stofproductie heeft vooral de aandacht van medewerkers van het U. S. Regional Salinity Laboratory. Vele proeven met allerlei gewassen en verschillende zouten gaven een ongeveer rechtlijnig verband te zien tussen productie en osmotische waarde van de gebruikte zoutoplossing. Te vermelden vallen de proeven van MAGISTAD, AYERS, WADLEIGH en GAUCH (1943) met uien, bonen, erwten, kroten e.a. gewassen, van HAYWARD en LONG (1943) met tomaten, van GAUCH en WADLEIGH (1943/44, 1945) met bruine bonen, van HAYWARD en SPURR (1944) met vlas en van HAYWARD, LONG en UHVITS (1946) met perziken.

Een dergelijk verband, ditmaal tussen opbrengst en waterspanning (osmotische druk van de bodemoplossing + zuigkracht van de grond) is ook gevonden door WADLEIGH (1946).

Ook kan nog op de lijnen die VAN DEN BERG (1950) opstelde voor de samenhang tussen zoutcijfers van de grond en opbrengsten van verschillende gewassen gewezen worden, omdat het concentratietraject waarmee in deze veldproeven gewerkt werd zodanig was, dat een rechte evenredigheid tussen zoutcijfers en osmotische druk waarschijnlijk is geweest.

Bij bovengenoemde onderzoekingen wordt er door de Amerikaanse onderzoekers steeds op gewezen, dat de osmotische druk van de bodemoplossing of cultuurvloeistof een overheersende rol speelt bij de droge-stofproductie en voornamelijk watertekort de groei op zoute substraten remt.

Het lijdt na het vorenstaande geen twijfel, dat planten op zoute gronden aan „physiologische" droogte kunnen lijden. Verschillende in het vorige hoofdstuk beschreven verschijnselen zouden mogelijk met deze gegevens verklaard kunnen worden.

Het ligt dan voor de hand, de sterk geremde lengtegroei toe te schrijven aan onvoldoende water- of onvoldoend snelle wateraanvoer in critische perioden van sterke celdeling en vooral celstrekking, processen waarbij voldoende water essentiëel is zowel voor groei van ondergrondse als bovengrondse plantendelen. Dezelfde oorzaak kan het vervoer van voedingsstoffen naar de zich vormende korrels belemmeren en daardoor een geringere korrelvulling of vorming van minder korrels veroorzaken.

De verminderde wateropname van planten op zoute substraten vindt in zekere mate een tegenwicht in de eveneens afgenomen transpiratie. Een sterke teruggang van de transpiratie in zoute milieus werd b.v. geconstateerd door HARTER (1908) bij tarwe, door LIPMAN, DAVIS en WEST (1926) bij gerst en erwten, door VAN EYK (1939) bij *Salicornia* en door EATON (1942).

Deze verminderde verdamping van water kan tot stand komen dank zij verschillende middelen die de plant daartoe aanwendt. De vorming van een waslaag en de steile bladstand of het omkrullen van bladeren werden reeds eerder vermeld.

De laatstgenoemde verschijnselen, die wel de transpiratie beperken, maar overigens niet de hoeveelheid beschikbaar water vergroten, kunnen een verklaring vormen voor het vaak geconstateerde feit, dat op zoute gronden minimaal ontwikkelde planten zonder zichtbare groei te vertonen toch niet verwelken, maar hun leven rekken tot de normale cyclus is volbracht. Dit werd ook in de jaren waarin het hier beschreven onderzoek plaatsvond vaak geconstateerd, vooral in niet te warme perioden. Treedt een droge, hete periode op tijdens de groei, dan nemen sommige verschijnselen in hevigheid toe (de vorming van een waslaag bijvoorbeeld) of de planten sterven af. Vooral bij zoutgevoelige gewassen als erwten vond na iedere hitteperiode afsterven van een aantal planten plaats na voorafgaande verwelking.

Een andere opmerkelijke verandering kan optreden in de anatomische bouw. Het is opvallend, dat deze bouw bij sommige gewassen verschuift in de richting van xerophytische planttypen, terwijl andere gewassen meer een halophytische structuur krijgen onder invloed van zout. Van het eerste geeft HARTER (1908) tarwe, haver en gerst als voorbeeld: kleinere cellen en dikkere celwanden zijn hierbij karakteristiek; ook tomaten (HAYWARD en LONG 1943) en vlas (HAYWARD en SPURR 1944) behoren tot deze categorie.

Uit eigen onderzoek is gebleken, dat bieten met toenemende zoutcijfers van de grond grotere cellen krijgen; de palissaden-cellen kunnen bijvoorbeeld wel tweemaal zo lang worden als onder normale omstandigheden. De bladdikte neemt dan ook aanzienlijk toe. Verder verdwijnen de intercellulaire holten van het sponsweefsel vrijwel geheel. Blijkens het onderzoek van DE JAGER (1933) behoort ook koolzaad tot deze categorie van halophytisch reagerende gewassen.

Ook deze veranderde anatomische bouw leidt tot beperking van de waterafgifte.

De aanpassing van de planten aan het zoute milieu gaat zo ver, dat in verschillende gevallen een economischer gebruik van het beschikbare water uit zoute substraten vastgesteld kon worden. Zowel door LIPMAN, DAVIS en WEST (1926) als door EATON (1942) werd gevonden, dat verschillende gewassen bij het toenemen van de zouthoeveelheid in het milieu een steeds geringere hoeveelheid water nodig hadden voor de vorming van een eenheid droge stof. Tot een bepaald zoutgehalte kon daardoor, ondanks de verminderde wateropname, de droge-stofvorming op peil blijven. Bij hoge zoutgehalten verminderde tenslotte toch de hoeveelheid droge stof.

Dit economischer gebruik van water door planten op zoute substraten doet twijfel rijzen of de opvatting, dat de osmotische waarde van de voedingsoplossing bepalend is voor het groeiproces, wel juist is.

Een nadere beschouwing van de resultaten van verschillende onderzoekers leidt tot de overtuiging, dat, hoewel door zout veroorzaakt watertekort vaak samengaat met groeivertragingen en oogstdepressies, dit watertekort niet de enige, soms zelfs niet de belangrijkste factor kan zijn die de vertragingen in kieming of droge-stofvorming veroorzaakt.

Hieronder volgen een aantal feiten, die strijdig zijn met de bovenbedoelde opvatting.

a. Bij de kieming heeft de aard van het zout invloed.

Wanneer uit RUDOLFS' (1921) gegevens het resultaat van 3 verschillende zouten vergeleken wordt, blijkt daaruit dat soms een gering verschil in wateropname gepaard gaat met een groot verschil in kieming. De wateropname en kieming bij bonen was in oplossingen met een osmotische waarde van 3 atmosferen bijvoorbeeld:

	Oplossing van		
	$Ca(NO_3)_2$	$MgSO_4$	KCl
Opgenomen water in % van normaal	90	99	100
Gekiemde zaden in % van normaal	49	98	95

De aard van het zout is in dit geval blijkbaar belangrijker geweest dan de osmotische druk.

De resultaten van de reeds eerder genoemde proeven van UHVITS (1946) leren, dat de kieming in mannitol beter verliep dan in NaCl-oplossingen van gelijke osmotische druk. Er bestond dus in dit geval een extra nadelige invloed van NaCl.

Ook bij het kiemingsonderzoek 1948 is de indruk verkregen, dat niet alleen de zoutconcentratie in het bodemvocht van belang is bij de kieming, maar andere factoren invloed uitoefenen. Bij dit onderzoek is het namelijk mogelijk vakken met ongeveer gelijke C-cijfers (afgeleid uit B-cijfers en gemiddelde vochtcijfers) te vergelijken, waarvan twee niet en twee wel geïnundeerd geweest waren. De gegevens zijn in tabel 13 samengevat.

Met een oogopslag is duidelijk, dat de verschillen in gemiddelde kiemduur tussen wel- en niet-geïnundeerde vakken niet voldoende betrouwbaar zijn, daar ze meestal binnen de foutengrenzen vallen. Maar de tendenz is bij alle gewassen steeds dezelfde: een kortere kiemduur op de niet-geïnundeerde vakken. Het is niet mogelijk deze verschillen te verklaren uit verschillen in zoutgehalte (zeker niet bij vergelijking van de vakken 1 en 14 met vak 2) zodat de waarschijnlijkheid naar voren komt, dat de veranderde complexbezetting invloed uitgeoefend heeft op de kiemingssnelheid.

TABEL 13. Gemiddelde kiemduur (in dagen) met middelbare fout op enkele niet- en wel- geïnundeerde vakken van inundatieproef 1948

Gewas	Gem. kiemduur met middelbare fout			
	Niet geïnundeerd		Wel geïnundeerd	
	Vak 1	Vak 14	Vak 2	Vak 7
Zomergerst	14,2 ± 0,80	14,9 ± 0,71	15,2 ± 0,98	16,1 ± 0,77
Erwten	15,3 ± 0,77	13,9 ± 0,62	15,8 ± 0,85	15,6 ± 0,73
Zomertarwe	9,4 ± 0,47	9,4 ± 0,37	10,4 ± 0,50	9,8 ± 0,41
Wierbonen	9,6 ± 0,33	9,7 ± 0,43	10,6 ± 0,65	10,4 ± 0,73
Bruine bonen	9,4 ± 0,55	9,5 ± 0,60	9,8 ± 0,36	9,9 ± 0,37
Zoutcijfer	0,9	0,9	0,7	1,3
% Bodemcomplex:				
K	5		4,5	4
Na	2,5		5,0	10,0
Ca	86,0		81,0	69,0
Mg	6,5		9,5	17,0

b. De katabolische stofwisselingsprocessen die bij het kiemproces volgen op de minimum-wateropname ondergaan in een zout milieu vertragingen, die moeilijk op rekening van watertekort geschreven kunnen worden.

Bij een van deze processen nl. de omzetting van endospermzetmeel in suikers werd de invloed van NaCl en andere zouten nagegaan door DAHM (1924). Uit zijn proeven bleek duidelijk een sterk remmende invloed op het proces door toegevoegde zouten aan het kiemmilieu. Zo werd in maiskorrels in een oplossing van 0,1 mol. NaCl na drie dagen maar 1/5 à 1/3 van de hoeveelheid suiker, die in zuiver water door maiskorrels gevormd werd, gevonden. SMIRNOW en ALISSOWA (1924) onderzochten de invloed van zouten op de katalase-activiteit in kiemende zaden. Een 0,05 mol. oplossing van NaCl of KCl bleek deze activiteit tot 50 % van normaal te reduceren.

Deze onderzoekingen wijzen eerder op een verminderde activiteit van enzymen door zout, dan op invloed van watertekort. De remmingen bij deze processen zijn mede oorzaak van de kiemingsvertraging.

c. Bij gelijke osmotische waarden van verschillende zouten of zoutmengsels in oplossing is noch de oogstdepressie, noch de wateropname steeds gelijk.

Voorbeelden van specifieke werkingen van bepaalde componenten komen veelvuldig voor. Bij gelijke osmotische waarden constateerden HAYWARD, LONG en UHVITS (1946) bij perziken een grotere gevoeligheid voor chloriden dan voor sulfaten, HAYWARD en SPURR (1944) een sterkere oogstdepressie door Na_2SO_4 dan door NaCl of $CaCl_2$ bij vlas, terwijl GAUCH en WADLEIGH (1943/44) grotere depressies en sterkere beschadigingen bij bruine bonen vonden door $MgCl_2$ en vooral $MgSO_4$ dan door Na- of Ca-zouten.

Bijzonder duidelijk kwam de betekenis van de samenstelling der oplossing tot uiting bij proeven van TRELEASE (1917). Deze vond een optimum in de opbrengst van tarwe bij een osmotische waarde van 1,6 atmosfeer, wanneer in de voedingsoplossing een zout overheerste, maar een optimum bij 4,4 à 5,5 atmosfeer, toen een meer gebalanceerd mengsel van zouten gebruikt werd.

Ook in gevallen dat de wateropname gemeten werd, bleek deze uiteen te lopen bij verschillende zouten. TAGAWA (1934) mat geringere opname van water bij bonen indien KCl in de proefoplossing aanwezig was, dan wanneer een geschikt mengsel van KCl en $CaCl_2$ of een geconcentreerde Knop-oplossing werd gebruikt.

d. Uit het verband tussen osmotische waarde van de voedingsoplossing en de stofopbrengst valt niet altijd een sterke relatie tussen opbrengst en verminderde vochtvoorziening af te leiden.

Bij verschillende onderzoekingen is een rechtlijnig verband gevonden tussen opbrengst en osmotische waarde van de oplossing, waaruit dan geconcludeerd wordt tot het bestaan van een eveneens rechte evenredigheid tussen stofvorming en watervoorziening. Veelal zijn echter de lijnen samengesteld op grond van drie of vier waarnemingen (HAYWARD en SPURR 1944; MAGISTAD, AYERS, WADLEIGH en GAUCH 1943). Onderzoekingen met veel zouttrappen duiden echter vaak een andere relatie aan; met name wordt dan de optimale opbrengst niet bij de laagste zouttrappen gevonden, maar bij oplossingen die een osmotische waarde van enige atmosferen hebben. (HARRIS en PITTMAN 1918, VAN DEN BERG 1950).

e. Er bestaat geen algemene samenhang tussen droogte- en zoutgevoeligheid.

Terwijl de meeste gewassen op normale gronden niet sterk verschillen in de kracht waarmee ze water uit de grond kunnen opnemen of m.a.w. bij ongeveer gelijke vochtspanning verwelken (BRIGGS EN SHANTZ 1912), zijn de osmotische waarden waarbij de wateropname op zoute substraten stagneert sterk verschillend (WADLEIGH, GAUCH EN STRONG 1947).

De dieper liggende oorzaken van deze anomalieën hangen vooral samen met het feit, dat in strikte zin met het begrip osmotische druk het voorkomen van een semipermeabele wand verbonden is, welke wel water, maar geen opgeloste stoffen doorlaat. Aan deze voorwaarde voldoet de plasmamembraan niet geheel, omdat ook zouten worden doorgelaten

Deze beperkte doorlatendheid voor zouten blijkt nu niet zonder invloed te zijn op de permeabiliteit van celmembranen voor water en andere stoffen, doch deze kan, afhankelijk van bepaalde ionen, veranderingen ondergaan (HANSTEEN–CRANNER 1914, KAHO 1926, DE HAAN 1935).

Voor de verklaring van groeidepressies op zoute gronden zullen dus buiten de osmotische druk nog andere mechanismen verantwoordelijk gesteld moeten worden en het ligt voor de hand, hiervoor het eerst het oog te richten op de zoutopname door de planten.

V. DE INVLOED VAN DE ZOUTACCUMULATIE IN PLANTEN OP DE GROEI

Een verhoogd aanbod van zouten in het substraat zal in het algemeen een stijging van de zoutopname door de plant tengevolge hebben. De mogelijk nadelige invloed van een dergelijke toename der zouten in de plant op de groei van gewassen na te gaan is het doel van dit hoofdstuk.

Het is evenwel gewenst vooraf enige karakteristieken van de zoutopname in beschouwing te nemen. Na een overzicht van het proces der zoutopname, ontleend aan verschillende theorieën wordt dan ook vervolgens aandacht geschonken aan enige factoren, die de opname beïnvloeden. Dergelijke karakteristieke factoren zijn onder meer: het groeistadium, de weersgesteldheid in een bepaald jaar en de plantensoort. De wisselingen in kationen- en anionen-gehalten, alsmede hun samenhang zullen in verband met deze factoren nagegaan worden.

Dit inleidende gedeelte (A) , waarop het onderzoek naar het verband tussen opgenomen zouten en de groei (B) aansluit, bevat ook bouwstenen voor hoofdstuk VI: „De invloed van de kationen op de groei". In dat hoofdstuk zal dan ook meermalen verwezen worden naar de hieronder volgende uiteenzettingen.

Bij de weergave der cijfers is niet gestreefd naar een volledig overzicht van alle gewassen, maar dienen vaak een of meer gevallen als karakteristiek voorbeeld voor andere gewassen.

A. ENKELE ASPECTEN VAN DE ZOUTOPNAME

1. Theorieën

Het feit, dat vele theorieën zijn opgesteld om een verklaring te geven van het proces der zoutopname, is al een aanwijzing voor de veelheid van problemen die zich voordoen bij de interpretatie van gegevens, verkregen bij het onderzoek van het opnameproces. Een bevredigende hypothese is dan ook nog niet gevonden, al zijn bepaalde physiologische aspecten thans nauwkeuriger bekend geworden en de verklaring daarvan algemeen aanvaard.

De zich voordoende problemen hangen samen met de omstandigheid, dat de verplaatsing van anorganische stoffen uit het milieu naar de plant (nog) niet kwantitatief beschreven kan worden volgens bekende physisch-chemische wetten.

Enkele algemene punten uit de opgestelde theorieën volgen hieronder.

Ionen-aanbod

Het vaststellen van de hoeveelheid ionen, die voor de opname beschikbaar zijn, levert weinig moeilijkheden op, indien met oplossingen gewerkt wordt. In dat geval is de concentratie, of beter nog de activiteit der ionen bepalend voor de beschikbaarheid. Veel moeilijker laat zich de invloed van het milieu vaststellen, wanneer dit door grond gevormd wordt. Dan bestaat er immers aanbod van ionen in de bodemoplossing en van adsorptief gebonden ionen en kan de beschikbaarheid niet eenvoudig afgeleid worden, omdat de bindingstoestand der verschillende ionen sterk uiteenloopt.

Schuffelen en Loosjes (1942A, 1942B, Loosjes en Schuffelen 1941) hebben een maat voor de beschikbaarheid der ionen in overwegend geadsorbeerde toestand gevonden in de activiteit, die zij konden bepalen met behulp van het parallelle verloop der activiteiten in suspensies van H- en andere kat-ionen. Zij konden daardoor o.a.

de selectie-coëfficiënt van ionen bij haver aanzienlijk terugbrengen.

Een bijzonderheid bij de opname van ionen uit grond en ander adsorberend materiaal is, dat rechtstreekse opname van geadsorbeerde ionen door de plant mogelijk is. Deze z.g. contact-uitwisseling is door JENNY en OVERSTREET (1939) aangetoond. Daarbij is tevens gebleken dat zowel opname als afgifte van ionen door de plant plaats kan vinden. De ionen-stroom verloopt dus in principe tweezijdig, wat bevestigd wordt door het vaak gevonden verschijnsel van ionenafgifte aan het milieu (LUNDEGÅRDH 1932, SCHUFFELEN en LOOSJES 1942C, RATNER 1944). Tijdens de groei overheerst uiteraard de opname, maar de bekende teruggang van de totaal-opgenomen hoeveelheid kalium gedurende de rijpingsphase der gewassen (zie o.a. VAN ITALLIE 1937) wijst op de mogelijkheid van omkering van het gewoonlijk eenzijdig gerichte opnameproces.

Adsorptie

De gevonden contact-uitwisseling heeft steun gegeven aan de opvatting, dat althans de eerste phase van de ionen-opname als adsorptie aangeduid kan worden, in het bijzonder van kationen. Deze veronderstelling, ook geuit door BROOKS (1937), wordt o.a. bevestigd doordat SCHUFFELEN en LOOSJES (1946) de opname het best konden formuleren na invoering van een adsorptie-correctie.

Permeabiliteit

De aldus geadsorbeerde ionen moeten bij overgang in de plant de plasmamembraan als eerste hindernis passeren. De studie van dit proces heeft geleid tot opstelling van verschillende permeabiliteitstheorieën (MILLER 1938, BUNGENBERG DE JONG 1942). Bij het onderzoek naar de permeabiliteit meet men snelheden, waarmee stoffen in de vacuole dringen, terwijl mede uit de daarbij optredende weerstanden getracht wordt eigenschappen van de plasmamembraan vast te stellen.

Historisch nemen de onderzoekingen, waarbij de permeatie van organische stoffen en water onderzocht is, de eerste plaats in; later volgde uitvoerig onderzoek over het indringend vermogen van zoutoplossingen.

De permeabiliteitstheorieën bevatten hypothesen over de aard van de plasmamembraan. De meest verbreide opvatting is thans, dat deze membraan niet een geheel uniforme samenstelling heeft, maar een mozaïekachtige verdeling van verdichte plekken waarin stoffen met lipoïdkarakter overwegen naast plekken waarin poriën de overhand hebben. Niet-polaire stoffen zouden dan via de plaatsen met lipoïdkarakter permeëren met snelheden, die samenhangen met de mate waarin ze lipoïd-oplosbaar zijn, polaire stoffen zouden passeren door de poriën met snelheden, voornamelijk afhangend van hun bewegelijkheid en waardigheid. KAHO (1926) vond b.v. voor kationen de regel dat de eenwaardige sneller indrongen dan de meerwaardige, terwijl binnen reeksen van dezelfde waardigheid een volgorde als in lyotrope reeksen te voorschijn kwam.

Beperken we ons tot die membraangedeelten, waarin het poriënkarakter overheerst, dan blijkt dat:

a. niet bij alle objecten dezelfde volgorde van permeatie-snelheid van kat- en anionen wordt gevonden.

b. de passage van ionen de doorlatendheid van de membraan kan veranderen, waarbij o.a. de concentratie der ionen van belang is.

c. de permeabiliteit onder invloed staat van andere factoren, o.a. de temperatuur en de ouderdom van het plasma.

Door BUNGENBERG DE JONG (1942) is de hypothese opgesteld, dat de plasmamembraan opgevat moet worden als een tricomplex film, waarvan phosphatide-amhpoionen, phosphatide-zuur-anionen en kationen deel uitmaken. De kationen zijn adsorptief gebonden aan de negatieve membraancomponenten en uitwisselbaar; de aard en de hoeveelheid der kationen bepalen de opening en verdichting van de membraan en zijn dus bepalend voor de permeabiliteit. Deze onderzoeker bepaalde een aantal gegevens aan de hand van verschillende niet-levende biokolloïden en vond dat bij toevoeging van een zekere hoeveelheid van een zout een punt van maximale attractie tussen kation en negatieve groepen bestond, dat tevens een minimum vormde voor het watergehalte en de permeabiliteit. Bij vergroting of verkleining van de hoeveelheid zout nam de attractie af en het watergehalte en de permeabiliteit toe. Aan levende objecten werd deze opvatting door DE HAAN (1935) geverifieerd door permeabiliteitsmetingen voor water.

De invloed van een bepaald ion bleek vooral met de valentie samen te hangen. Naarmate de waardigheid van het kation hoger was, lag de concentratie die een maximale verdichting bewerkte lager. Voor verschillende objecten bleek bovendien dat de benodigde concentratie voor maximale verdichting verschilde, zo zelfs dat niet voor alle objecten een gelijke volgorde van ionen-concentratie voorkwam, waarbij de verdichting maximaal was. Het laatste vormt een parallel met de per object verschillende permeatie-snelheid bij levende objecten (zie hiervoor onder *a*) en is mede een steun voor de opvatting dat aan de plasmamembraan ook eiwitcomponenten deel kunnen hebben, die dan de phosphatide-zuur-anionen ten dele vervangen. Wanneer men deze opvatting accepteert, is het duidelijk dat de grote variatie in eiwitten een brede verscheidenheid van mogelijkheden voor het opstellen van verschillende permeatiereeksen vormt. In het licht van het gehele zoutopnameproces houdt dit tevens in, dat reeds in deze phase van het proces een selectie van opgenomen ionen plaatsvindt en dat deze voor verschillende objecten onder meer samenhangt met de eiwitconstituenten van de plasmamembraan.

Omdat alle kationen in principe hetzelfde effect hebben, krijgt het ionen-antagonisme, dat bij permeabiliteitsbepalingen o.a. van TAGAWA (1934) sterk naar voren komt, een andere betekenis. Antagonisme moet volgens deze theorie zo opgevat worden, dat de aanwezigheid van het ene ion de werkzaamheid van het andere verschuift naar een hogere concentratie.

Behalve het kation-effect op de permeabiliteit is ook de invloed van de temperatuur belangrijk (HANSTEEN-CRANNER 1914). Door KAHO (1926) werd gevonden, dat de permeatie van een zout des te meer door temperatuursverhoging vergroot werd, naarmate het zout beter binnendrong. BĚLEHRÁDEK (1935) zoekt de verklaring van deze temperatuurinvloed in een verandering van de lipoïde constituenten van de cel.

Een vermindering van de permeabiliteit ontstaat door veroudering van het plasma. MAXIMOV (1944) stelde b.v. vast, dat niet alleen de permeabiliteit van oudere bladeren kleiner was dan van jongere, maar ook dat in een jong, groeiend haverblad de permeatiesnelheid verminderde vanaf de top naar de basis.

„Actieve" opname

De passage van ionen via de celmembraan en het verdere transport door het plantenlichaam is moeilijk te verklaren, omdat de opname meestal plaatsvindt tegen een

concentratieverval in. Voor een dergelijk proces is energie nodig, welke zoals gebleken is, geleverd wordt door de katabolische stofwisselingsprocessen. Uit vele proeven is het belang van een regelmatige zuurstofvoorziening aan de wortels afgeleid en bovendien een correlatie tussen zuurstofverbruik en zoutopname gevonden tot een zeker maximum (LUNDEGÅRDH en BURSTRÖM 1933, HOAGLAND 1937, HOPKINS, SPECHT en HENDRICKS 1950).

Een strijdpunt is, of deze energie benodigd is voor kat- en anionen-opname dan wel alleen voor de accumulatie van anionen; de aanhangers van de laatstbedoelde opvatting menen dat de opname van kationen geen energie eist en beschouwd moet worden als een omwisselings-ketting-reactie (LUNDEGÅRDH 1947). Het mechanisme van dit energieverbruik is niet duidelijk, al zal zonder twijfel de productie van H- of HCO_3-ionen een hoofdrol spelen.

Evenwicht

Veelal vindt de opname van kat- en anionen niet in equivalente hoeveelheden plaats. Daar dit zou leiden tot verstoring van het electrostatisch evenwicht in de cel, moet de ongelijke lading gecompenseerd worden. Hierbij wordt gedacht aan vorming van organische zuren of afgifte van een extra hoeveelheid kationen (vooral waterstof) bij overwegen van de kationenopname en afbraak van organische zuren of vergrote uitscheiding van HCO_3^- bij overmaat anionen-opname (ULLRICH 1941, 1942).

Transport

Wanneer zouten eenmaal in de wortelcellen zijn binnengedrongen worden ze hoofdzakelijk door de naar boven gerichte sapstroom in de houtvaten naar de verschillende plantendelen vervoerd (STOUT en HOAGLAND 1939). Vanuit de houtvaten kunnen zouten door actief levende cellen opgenomen worden. Het is waarschijnlijk dat voor het transport van cel tot cel, ook in de wortels, de fijne capillairen in celwanden dienst kunnen doen (ÁRISZ 1942). Bovendien is het niet onmogelijk dat gewone diffusie een rol speelt in het zouttransport van de peripherie van de wortel naar de centrale cylinder, omdat de zuurstofvoorziening en daarmee waarschijnlijk de accumulatie-activiteit en de zoutconcentratie in die richting afneemt (CRAFTS en BROYER 1938).

Ionen-verdeling

De resultante van adsorptie, permeatie en transport wordt gevormd door de uiteindelijk bereikte ionen-verdeling in de plant. Dat de verhouding der ionen binnen de plant meestal een geheel andere is dan die in het milieu is moeilijk te verklaren. Omdat in verschillende plantensoorten sterk uiteenlopende verhoudingen tot stand komen, ook al zijn ze op hetzelfde substraat gegroeid, moet wel samenhangen met eigenschappen van de soort, waarschijnlijk vooral voorzover deze in de plasmamembraan gelocaliseerd zijn. De proeven van BUNGENBERG DE JONG (1942) over de mogelijke samenstelling van membranen gaven al verschillende attracties van dezelfde ionen te zien bij verschillend samengestelde objecten. Vanwege de samenhang van attractie en permeabiliteit en de overeenkomst tussen levenloze en levende objecten kan hieruit een aanwijzing afgeleid worden voor eigenschappen van de plasmamembranen.

Een verdere poging tot verklaring van het phenomeen volgens physisch-chemische wetten is gedaan door STRAUB (1933). Deze vond, dat diffusie van zouten door een membraan zodanig door een constante energiebron (een door het membraan diffunderend zuur of diffunderende H-ionen met behulp van een electrische stroom) werd beïnvloed, dat na het bereiken van de stationnaire toestand, ongelijke verdelingen

van ionen aan weerszijden van de membraan voorkwamen. Daar deze situatie geen chemisch evenwicht voorstelt, noemde STRAUB dit „harmonie".

Het hier geschetste beeld van de ionen-opname legde de nadruk op enkele, overigens nooit nauwkeurig te scheiden phasen. Meer dan gewoonlijk werd daarbij de aandacht gevestigd op de plasmamembraan; deze schijnt vooral belangrijk door zijn selecterende functie. De accumulatie van zouten zal voornamelijk met de metabolische activiteit samenhangen.

Het is gebleken, dat de selecterende functie verloren kan gaan bij een sterke concentratieverhoging in het milieu. Een fraai voorbeeld daarvan geven BROYER en HOAGLAND (1943) in proeven met jonge gerstplanten. De toenemende concentraties van een NaCl-oplossing veroorzaakten tenslotte, dat een oplossing, geheel gelijk aan de buitenvloeistof werd opgenomen. Dit geval betekent in de theorie van BUNGENBERG DE JONG een volledige opening van de membraan, zodat de controlerende werking ervan verdwenen is. Uiteraard zal een zodanige opname op den duur tot desintegratie van het plasma leiden.

Men mag verwachten, dat een dergelijke situatie van bijzonder belang is voor planten, die op zoute gronden groeien.

2. HET VERLOOP MET DE GROEISTADIA

De totale opname van de meeste mineralen door de plant verloopt in overeenstemming met de droge-stofproductie, evenwel met deze restrictie, dat de voedselopname uit het substraat als het ware vooruitloopt op de vorming van droge stof (VAN ITALLIE 1937). Het laatste betekent, dat het gehalte van de droge stof aan minerale bestanddelen met het verloop van de groei een daling vertoont. In het bijzonder voor de elementen kalium, stikstof en fosfor is deze gehaltedaling aanzienlijk; calcium en magnesium vertonen meestal geen of geringe dalingen tijdens de groei.

De analyses van gewassen in enkele groeistadia geven gelegenheid om na te gaan of deze phenomena op zoute gronden ongewijzigd bleven, dan wel veranderingen ondergingen tengevolge van de extreme omstandigheden.

In het algemeen bleek het verloop van de onderzochte gehalten aan mineralen in het stro van zoute gronden niet af te wijken van het normale gedrag tot aan het bloeistadium (stadium III, zie hoofdstuk I). Dit betekende b.v., dat bij de graangewassen voor de gehalten van kalium, natrium, fosforzuur en chloor vrij regelmatige en tamelijk sterke dalingen gevonden werden en voor de gehalten van calcium en magnesium geringe dalingen vanaf het eerstbemonsterde stadium tot het derde.

In de laatste phase van de groeitijd, tussen bloei- en rijpheidsstadium, bleven stikstof, fosforzuur en kalium zich nog normaal gedragen en het gehalte daarvan daalde steeds regelmatig tot de oogst. Bij enkele andere elementen evenwel begonnen zich op zoute gronden afwijkingen van het normale verloop af te tekenen. Figuur 8 geeft een voorbeeld van het Cl-gehalte van zomertarwe in de stadia van bloei en rijpheid.

In deze figuur komt duidelijk uit, dat het Cl-gehalte op proefvelden met lage zoutcijfers weinig verschillen toonde tussen de beide stadia, maar op proefvelden met hoge zoutcijfers regelmatig hoger was in het rijpheidsstadium. Een gelijk verschijnsel werd ook bij de inundatieproef 1948 gevonden (tabel 14).

Vooral op het zoutste vak steeg het Cl-gehalte sterk, terwijl hier op het normale vak een flinke daling optrad.

FIG. 8. Het verband tussen zoutcijfers en Cl-opname door zomertarwe in 2 groeistadia. Gewassenproefvelden 1948

1. Bloeistadium 2. Rijpheidsstadium

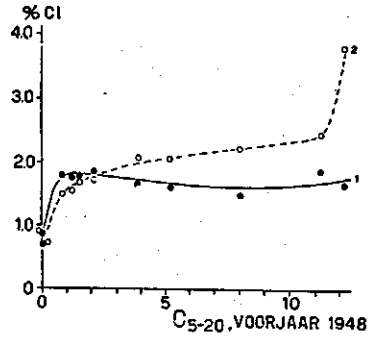


FIG. 8. *The relation between salinity figures and Cl-uptake by spring wheat in 2 growing-stages. Experimental fields 1948*

1. *Flowering-stage* 2. *Maturity-stage*

TABEL 14. Cl-gehalten van zomertarwe-stro in 2 stadia op verschillende vakken van inundatieproef 1948

Vak no.	Zoutcijfer	Cl in % van droge stof	
		Bloei	Rijpheid
1	– [1]	1,16	0,89
2	0,5	1,23	1,25
7	1,3	1,22	1,25
6	1,5	1,24	1,20
5	1,6	1,22	1,16
10	2,7	1,24	1,20
13	5,9	1,09	1,26
9	12,6	1,19	1,65
Plot nr	*Salinity figure*	*Flowering*	*Maturity*
		Cl in % of dry matter	

[1] niet geïnundeerd *not inundated*

TABLE 14. *Cl-content of spring wheat (tops) in 2 stages on several plots of inundation-experiment 1948*

Wat de andere onderzochte graangewassen betreft, stemde de reactie van zomergerst goed met die van tarwe overeen. Ook hier op normale gronden een daling van het Cl-gehalte gedurende de laatste groeiphase en een stijging van dat gehalte op de zoutste velden. De grootte van de gehalte-stijging was echter aanzienlijk kleiner dan die bij tarwe. Haver reageerde enigszins anders en vertoonde al op normale gronden een, zij het matige, stijging van het Cl-gehalte aan het eind van de groeiperiode. Op de zoutste gronden was deze stijging dan naar verhouding groter.

Het verschillend gedrag der gewassen ten aanzien van het verloop van het Cl-gehalte wordt geaccentueerd bij beschouwing van de analyse-resultaten bij enkele vlinderbloemigen, weergegeven in tabel 15.

TABEL 15. Cl-gehalten van vlinderbloemigen-stro in 2 stadia op verschillende vakken van inundatieproef 1948

Vak no.	Zoutcijfer (gemiddeld)	Cl in % van droge stof					
		Erwten		Bruine bonen		Wierbonen	
		III[1]	IV[1]	III	IV	III	IV
1	–[2]	0,65	0,85	0,51	0,34	0,69	0,67
2	0,6	1,21	2,02	0,53	0,32	0,98	0,93
7	1,3	2,18	2,71	1,03	0,57	1,58	1,70
6	1,5	–	–	1,15	0,64	1,61	1,48
5	1,8	3,46	3,43	1,28	0,75	1,57	1,31
10	2,1	–	–	1,50	0,63	1,57	1,51
13	5,4	5,97	4,25	3,12	1,11	2,11	2,04
Plot nr.	*Salinity figure (average)*	*III*	*IV*	*III*	*IV*	*III*	*IV*
		Peas		*Red kidney-beans*		*Horse-beans*	
		Cl in % of dry matter					

[1] III: bloeistadium *flowering-stage* IV: rijpheidsstadium *maturity-stage*
[2] niet geïnundeerd *not inundated*

TABLE 15. *Cl-content of peas, red kidney beans and horse-beans in 2 stages on several plots of inundation-experiment 1948*

Terwijl wierbonen met stijgende zoutcijfers een ongeveer onveranderd gehalte toonden, daalde het Cl-gehalte bij bruine bonen sterker, naarmate de grond zouter was, en sloeg de op normale en weinig zoute gronden voorkomende stijging van het gehalte bij erwten om in een daling bij hoge zoutcijfers.

Wanneer hier nog aan toegevoegd wordt, dat bij aardappels gedurende de laatste groeiperiode een stijging van het Cl-gehalte in het loof optrad, die voor het gewas op normale en zoute gronden van dezelfde grootte-orde was, blijkt wel duidelijk de enorme variabiliteit van het gedrag van verschillende gewassen ten opzichte van de Cl-opname gedurende de afrijping.

Uit analyses, die MASCHHAUPT (1921/22) maakte van tarwe en aardappelen bleek eveneens het eigen karakter der gewassen ten opzichte van de Cl-opname. Terwijl het gehalte bij tarwe op normale gronden regelmatig afnam naarmate de plant ouder werd, vond bij aardappelen na een aanvankelijk constant blijvend Cl-gehalte een toename plaats in de periode voor het rooien. Een zeer grote verscheidenheid van variatie in Cl-gehalte tijdens de groei is ook gevonden door VANDEVELDE (1908, 1909) bij allerlei wilde- en cultuurplanten.

Zowel uit de literatuur-gegevens als uit de resultaten van het hier beschreven onderzoek volgt dus, dat voor het verloop van het Cl-gehalte in de laatste groeiphase de plantensoort van overheersende betekenis is.

De variaties in het verloop van het gehalte aan kationen kunnen weer goed gedemonstreerd worden aan de hand van zomertarwe-analyses (tabel 16).

De daling van het K-gehalte was bij alle zoutcijfers normaal. Op normale gronden daalde dientengevolge de som der kationen in de laatste groeiperiode. Dit gebeurde echter niet op de zoute gronden; daar kon deze som zelfs aanzienlijk stijgen. De oorzaak hiervan lag in het feit, dat de daling van kalium gecompenseerd werd door een

TABEL 16. Kationen-gehalten van zomertarwe-stro in 2 stadia op de gewassenproefvelden 1948

Proefveld	Zoutcijfer	mg aeq per 100 g droge stof									
		K		Na		Mg		Ca		Som	
		III [1]	IV [1]	III	IV	III	IV	III	IV	III	IV
Gw 47	–[2]	24	15	0	1	7	7	11	10	42	33
„ 46	–[2]	21	15	1	2	8	9	12	11	42	37
„ 37	0,8	34	24	2	2	10	9	10	10	56	45
„ 55II	1,2	33	24	2	3	10	19	10	19	55	65
„ 44	1,5	33	26	1	3	10	8	10	8	54	45
„ 55I	2,1	33	23	2	4	11	7	8	9	54	43
„ 53	3,9	30	25	2	11	12	13	14	18	58	67
„ 52	5,2	29	26	1	8	17	11	16	18	63	63
„ 51I	8,0	28	25	2	10	13	14	11	15	54	64
„ 50	11,3	29	16	7	22	14	10	14	17	64	65
„ 51II	12,2	28	20	3	31	10	15	12	20	53	86
Exper. field	*Salinity figure*	*III* [1]	*IV* [1]	*III*	*IV*	*III*	*IV*	*III*	*IV*	*III*	*IV*
		K		*Na*		*Mg*		*Ca*		*Sum*	
		m.e. per 100 g dry matter									

[1] III: bloeistadium *flowering-stage* IV: rijpheidsstadium *maturity-stage*
[2] niet geïnundeerd *not inundated*

TABLE 16. *Cation-content of spring wheat (tops) in 2 stages on experimental fields 1948*

sterke toename van natrium, zulks in afwijking van normale omstandigheden. Het maakt verder de indruk, dat op de zoutste velden ook het Ca-gehalte enigszins steeg, terwijl dit op normale of weinig zoute gronden ongeveer constant bleef. De verschillen in Mg-gehalte tussen bloei en oogst waren te weinig sprekend, om een andere conclusie te trekken dan dat magnesium op normale en zoute gronden ongeveer constant bleef. Zonder alle details te geven, kan vermeld worden, dat het gedrag van de kationen bij de gewassen zomergerst en haver ongeveer gelijk was aan dat bij zomertarwe en kalium en magnesium een normaal verloop vertoonden, terwijl natrium en calcium resp. sterk en matig toenamen op zoute gronden in tegenstelling met normale gronden. Slechts de vrij sterke daling in K-gehalte bij zomergerst was opvallend.

Bij aardappelen week alleen natrium af, doordat een sterke stijging van dit gehalte optrad op zoute gronden, terwijl het op normale gronden constant bleef. De overige kationen vertoonden bij dit gewas weinig afwijkingen, hetgeen inhoudt dat magnesium ongeveer constant bleef, kalium regelmatig daalde en calcium regelmatig steeg gedurende de laatste groeiphase.

In wierbonen en bruine bonen werd wat de kationen-opname betreft een weinig afwijkend verloop in de laatste groeistadia gevonden. Dalende K-gehalten (bij wierbonen wat sterker op zoute gronden), ongeveer constant blijvende Na-gehalten, constant blijvende gehalten aan Mg bij bruine bonen en dalende Mg-gehalten bij wierbonen bleken relatief in gelijke mate op normale en zoute gronden voor te komen. Het Ca-gehalte daalde steeds, maar wel iets minder sterk op zoute gronden. Enkele analyses van erwten zijn gegeven in tabel 17.

Deze gegevens tonen, dat kalium weliswaar steeds lager was bij rijpheid dan bij bloei, maar de verlaging was relatief veel sterker op de zoute vakken. Daartegenover

TABEL 17. Kationen-gehalten van erwten-stro in 2 stadia op verschillende vakken van inundatieproef 1948

Vak	Zoutcijfer	mg aeq per 100 g droge stof									
		K		Na		Mg		Ca		Som	
		III[1]	IV[1]	III	IV	III	IV	III	IV	III	IV
1	–[2]	35	29	1	1	21	16	84	93	141	139
2	0,6	32	24	12	26	22	24	71	81	137	155
7	1,2	35	26	9	20	24	20	68	78	136	144
6	1,7	32	19	14	31	25	19	71	79	142	148
5	1,9	28	19	12	25	28	24	93	97	161	165
13	5,2	30	18	22	35	33	27	102	–	187	–
Plot	*Salinity figure*	*III*[1]	*IV*[1]	*III*	*IV*	*III*	*IV*	*III*	*IV*	*III*	*IV*
		K		*Na*		*Mg*		*Ca*		*Sum*	
		m.e. per 100 g dry matter									

[1] III: bloeistadium *flowering-stage* IV: rijpheidsstadium *maturity-stage*
[2] niet geïnundeerd *not inundated*

TABLE 17. *Cation-content of peas (tops) in 2 growing-stages on several plots of inundation-experiment 1948*

valt de sterke toename van natrium op. Het gedrag van calcium en magnesium was voor alle vakken ongeveer hetzelfde.

Hoewel dus de gevonden resultaten uitwijzen, dat voor kalium, magnesium en calcium het opnameverloop gedurende de groei der gewassen op zoute gronden gewoonlijk niet essentieel verschilde van dat op normale gronden, kwamen graduele verschillen voor, die wellicht niet zonder betekenis waren. De in enkele gevallen gevonden toename van calcium en de afname van kalium gedurende de laatste groeiphasen waren duidelijk groter naarmate de grond zouter was. De grootste afwijking in opname werd evenwel geconstateerd bij natrium, terwijl het verband met de zoutcijfers van de grond hier bijzonder duidelijk was.

In het vervolg zal hoofdzakelijk uitgegaan worden van analyses, die in het bloeistadium verricht zijn. Het voordeel daarvan is, dat de vorming van droge stof en de opname van mineralen dan zijn vertraagd, zodat de gehalten gedurende die periode niet sterk schommelen. Analyses van verschillende velden en jaren zijn daardoor beter vergelijkbaar.

Bovendien zullen bij het nagaan van de invloed van een bepaalde factor vaak de uiteindelijke opbrengsten aan zaad, stro, knollen of wortels ter sprake komen. Voorzover dan chemische gewasanalyses met die opbrengsten in verband gebracht kunnen worden, mag men verwachten dat het bloeistadium een beslissende phase in de minerale huishouding voorstelt.

Voor bieten echter zijn de analyses uitgevoerd bij de oogst van het gewas.

3. VARIATIES IN VERSCHILLENDE JAREN

Bij een vergelijking van de gewas-analyses in het bloeistadium tussen de jaren 1946, 1947 en 1948 traden markante verschillen in gehalten op. In het bijzonder bij de graangewassen konden deze verschillen geconstateerd worden, zoals uit het voorbeeld in tabel 18 blijkt.

TABEL 18. Analyses van de grond en van zomertarwe-stro in het bloeistadium. Gewassenproefvelden 1946, 1947 en 1948

1946

No. Proefveld	Analyses grond					Analyses gewas							
		Geadsorbeerd in %				Opgenomen kationen					%		
	C_{5-20}	K	Na	Ca	Mg	Totaal mg aeq	% K	Na	Ca	Mg	N	P_2O_5	Cl
Z.B.	– [1]	5	3	78	14	71	73	2	11	14	1,24	0,50	0,56
Gw 21	0	2	6	76	16	68	58	2	18	22	1,34	0,50	0,63
„ 19	0,6	6	13	54	27	78	68	2	10	20	1,36	0,59	0,74
„ 12	2,7	6	19	44	31	91	57	4	10	29	1,56	0,67	1,22
„ 37	7,0	5	19	49	27	90	41	3	8	48	1,31	–	1,02
1947													
Gw 47	–[1]	3	3	90	4	101	69	1	11	19	1,90	0,60	0,94
„ 19	0	5	12	57	26	93	74	4	9	13	2,17	0,63	1,00
„ 5	0,5	4	15	63	18	113	67	1	10	22	1,89	0,89	1,10
„ 28	0,7	6	20	47	27	85	63	3	10	24	1,67	0,69	0,94
„ 37	1,3	5	17	52	26	93	63	3	10	24	2,66	0,69	1,08
„ 43	3,7	8	28	38	26	97	61	4	9	26	2,31	0,76	0,97
„ 44	11,5	7	24	45	24	79	60	4	9	27	–	–	–
1948													
Gw 47	–[1]	3	3	90	4	42	58	0	27	15	1,28	0,59	0,70
„ 56	–[1]	2	4	87	7	42	49	3	29	19	1,12	0,58	0,89
„ 37	0,75	5	17	52	26	56	61	3	19	17	1,89	0,55	1,76
„ 55II	11,2	7	21	52	20	56	61	3	17	19	1,86	0,62	1,75
„ 44	1,5	8	23	46	23	54	61	2	18	19	1,74	0,57	1,76
„ 55I	2,0	8	22	46	24	54	61	3	16	20	1,84	0,61	1,82
„ 53	4,2	7	27	42	24	59	53	3	24	20	1,76	0,74	1,66
„ 52	4,9	7	23	52	18	63	46	2	26	26	2,05	0,66	1,61
„ 51I	8,0	6	19	52	23	54	53	3	20	24	1,94	0,71	1,47
„ 50	10,7	6	18	52	24	64	46	11	22	21	2,03	0,69	1,86
„ 51II	12,3	6	20	50	24	53	52	6	22	20	1,84	0,80	1,64
Nr. Exper. field	C_{5-20}	*K*	*Na*	*Ca*	*Mg*	*Total m.e.*	*K*	*Na*	*Ca*	*Mg*	*N*	P_2O_5	*Cl*
		Adsorbed in %					%					%	
	Soil-analyses					*Cation-uptake*					*Crop-analyses*		

[1] niet geïnundeerd *not inundated*

TABLE 18. *Analyses of soil and spring wheat (tops) in flowering-stage. Experimental fields 1946, 1947 and 1948*

Uit dit voorbeeld trekken de volgende verschillen tussen de jaren het meest de aandacht:

a. In 1948 werd veel meer Cl opgenomen dan in 1946 en 1947.
b. In 1948 was de kationen-som belangrijk lager dan in 1946 en 1947.
c. Het percentage calcium was in 1948 belangrijk hoger dan in 1946 en 1947 en kalium of magnesium lager.
d. In 1947 was het N-gehalte hoger, in 1946 lager dan in 1948. Hetzelfde geldt, in mindere mate, ook voor het P_2O_5-gehalte.

Indien voor de kationen-vergelijking tussen de jaren uitgegaan wordt van de absolute hoeveelheden, wordt het duidelijker dat de hogere kationen-som in 1946 en 1947 veroorzaakt werd door een grotere K-opname; de absolute Ca-gehalten verschilden minder, maar waren toch in 1948 ook nog hoger dan in 1946 en 1947.

Bij beschouwing van de resultaten van andere gewassen, kan het volgende opgemerkt worden:

1. Alle gewassen hadden in 1946 en 1947 een hoger K-gehalte dan in 1948. Meestal was ook relatief (K uitgedrukt in % van de kationensom) meer K opgenomen.
2. Het Na-gehalte was bij alle gewassen (behalve suikerbieten) in 1946 en 1947 eveneens hoger dan in 1948. Relatief werd gewoonlijk een ongeveer gelijk percentage natrium opgenomen.
3. Het Ca-gehalte was iets, de relatieve Ca-hoeveelheid veel hoger in 1948, dan in 1946 en 1947. Ook hier vormden suikerbieten een uitzondering.
4. Het Mg-gehalte was in 1946 en 1947 hoger dan in 1948. Relatief werden in alle jaren ongeveer gelijke percentages magnesium opgenomen.
5. In 1947 hadden alle gewassen een hoger gehalte aan stikstof en fosforzuur dan in 1948; de verschillen tussen 1946 en 1948 waren meestal gering.
6. Alleen door de granen werd in 1948 veel meer chloor opgenomen dan in 1946 en 1947. Bij erwten en vlas waren de verschillen gering, terwijl vergelijkingsmateriaal ontbrak bij aardappelen en suikerbieten.

Wat de verschillen in kationen-opname betreft valt uit de in tabel 18 opgenomen analyses van de grond af te leiden, dat verschillen in het adsorptiecomplex niet ter verklaring van de sterkere Ca-opname en lagere K-opname in 1948 kunnen dienen; de bodemverschillen tussen de proefseries waren slechts gering en bovendien bestond ook het verschil in Ca-opname bij de zowel in 1947 als in 1948 voorkomen proefvelden Gw 47, 37 en 44.

Het is verder onwaarschijnlijk dat de grote verschillen in opname veroorzaakt zouden zijn door kleine verschillen in groeistadium, die kunnen zijn opgetreden ondanks de in beide jaren in het bloeistadium uitgevoerde gewasbemonstering. Voorzover deze mochten zijn voorgekomen, blijkt daarvan in ieder geval weinig bij vergelijking van de P- en N-gehalten der gewassen in 1946 en 1948; ook was de kationensom in de laatste groeiperiode tamelijk constant, zoals uit een vergelijking van deze waarde bij bloei en oogst blijkt (zie tabel 16 en tabel 17) en deze som toonde voor de graangewassen aanzienlijke verschillen tussen 1946/47 en 1948.

Dat de verklaring van de differente opname in verschillende jaren gezocht zal moeten worden in de uiteenlopende weersomstandigheden ligt na het voorgaande wel het meest voor de hand.

Allereerst volgt daarom in tabel 19 een overzicht van de temperatuur en de neerslag in de beschouwde jaren.

De weersgesteldheid noopte in 1947 tot laat zaaien, terwijl in 1948 vroeg gezaaid kon worden; in 1946 lag de zaaitijd in tussen die van 1947 en 1948. De data, waarop de gewassen bloeiden liep niet sterk uiteen, zodat de groeitijd der gewassen enigszins verschillend was ten tijde van de monstername. De gemiddelde ouderdom van zomertarwe ten tijde van de volle bloei was bijvoorbeeld in 1946: 85 dagen, in 1947: 70 dagen en in 1948: 90 dagen.

TABEL 19. Gemiddelde dagtemperatuur in °C en neerslag in mm vanaf het begin der zaaiperiode in de jaren 1946, 1947 en 1948 (10-daagse perioden)

Decade	1946		1947		1948	
	Temp.	Neerslag	Temp.	Neerslag	Temp.	Neerslag
Maart II	–	–	–	–	7,9	17
„ III	–	–	–	–	9,5	7
April I	10,2	4	–	–	8,0	31
„ II	10,6	10	–	–	12,5	3
„ III	11,7	13	10,8	9	12,1	5
Mei I	13,6	–	12,9	16	12,9	20
„ II	10,6	20	14,6	9	16,3	2
„ III	15,0	27	17,6	8	12,7	18
Juni I	14,5	47	17,5	14	15,6	23
„ II	13,6	33	16,1	14	17,4	19 [1]
„ III	15,6	15 [1]	19,1	12 [1]	15,0	58 [1]
Juli I	18,4	14 [1]	16,6	18 [1]	13,8	44
„ II	17,0	29	18,4	25	15,6	40
„ III	18,5	32	22,5	4	22,2	–
Aug. I	18,2	8	19,9	16	18,6	25
„ II	16,5	47	24,2	–	16,0	25
„ III	16,6	22	21,5	–	17,3	6
Decade	*Temper.*	*Rainfall*	*Temper.*	*Rainfall*	*Temper.*	*Rainfall*
	1946		*1947*		*1948*	

[1] Periode van bloei en gewasbemonstering der granen.
Period of flowering and sampling of grain-crops.

TABLE 19. *Average day-temperature in °C and rainfall in mm from beginning of sowing-period in the years 1946, 1947 and 1948 (10 days periods)*

Over deze groeitijden waren temperatuur en neerslag gemiddeld:

1946: temperatuur 13,7°C, neerslag 179 mm
1947: temperatuur 15,6°C, neerslag 100 mm
1948: temperatuur 12,5°C, neerslag 145 mm

De groeiperiode was dus in 1948 het koudst, in 1946 het natst. Het temperatuurverschil wordt nog iets pregnanter bij beschouwing van de eerste 60 dagen:

1946: temperatuur 11,9°C, neerslag 74 mm
1947: temperatuur 14,9°C, neerslag 70 mm
1948: temperatuur 10,5°C, neerslag 83 mm

Er is reden om aan te nemen dat deze eerste groeimaanden van beslissende betekenis zijn voor de opname van mineralen, omdat accumulatie daarvan immers voorafgaat aan de vorming van droge stof; dit geldt zeker voor kalium (zie o.a. VAN ITALLIE 1937).

Aangezien de temperatuurverschillen het meest opvallend zijn, is de waarschijnlijkheid groot, dat deze factor verantwoordelijk is geweest voor de uiteenlopende gehalten, die bij de meeste gewassen in verschillende jaren werden aangetroffen. Hierbij moet men denken aan 2 manieren, waarop de temperatuursinvloed tot uiting komt en wel:

1e. door toenemende uitdroging van de grond met stijgende temperatuur, een gevolg

zowel van rechtstreekse indroging van de grond als van indirecte via de verhoogde transpiratie der gewassen;

2e. door rechtstreekse invloed op de physiologie van de plant.

De onder 1e genoemde uitdroging van de grond veroorzaakt een stijging van de zoutconcentratie van het bodemvocht. Deze stijging was in het warme jaar 1947 zeer belangrijk, zoals door VAN DEN BERG (1950) is aangegeven. Vanaf de zaaiperiode tot aan het bloeistadium kunnen de zoutcijfers ongeveer tot het $1\frac{1}{2}$- á 2-voudige van de begincijfers zijn opgelopen; die in de jaren 1946 en 1948 zijn gedurende deze periode weinig veranderd, al is een tijdelijke verhoging gedurende de eerste groeiperiode in het jaar 1946 wel waarschijnlijk.

Men mag aannemen dat de concentratiestijgingen der kationen van dezelfde grootteorde zijn geweest als die van het chloor.

Is het nu mogelijk de opmerkelijke jaarverschillen in ionen-opname te verklaren uit het verschil in vochtgehalte van de grond en de daarmee gepaard gaande concentratievariatie?

Proeven met oplopende watergiften, in de literatuur beschreven, laten geen eensluidende conclusie toe. Wel wordt algemeen een daling van het N-gehalte gevonden bij toediening van meer water. Dit is b.v. bij tarwe, haver en gerst gevonden door GREAVES en CARTER (1923/24), bij suikerbieten door KRÜGER en WIMMER (1927) en door VAN SCHREVEN (1937).

De invloed op de opname der kationen is echter zeer verschillend. GREAVES en CARTER vonden bij hun irrigatie-veldproeven met stijgende hoeveelheden water een toename van K-, Ca- en Mg-gehalten in de korrels van tarwe, haver en gerst; de stijging van het Ca-gehalte was relatief het grootst.

Bij KRÜGER en WIMMER's potproeven met suikerbieten werd in het loof bij ruimere vochtvoorziening meestal een stijging van het Na-gehalte en een daling van het Ca-gehalte gevonden; kalium en magnesium stegen in het ene, maar daalden in het andere jaar. VAN SCHREVEN's potproeven met suikerbieten hadden tot resultaat dat het K-gehalte daalde en het Na-gehalte steeg met een vermeerdering van de hoeveelheid toegediend water. Een duidelijke lijn valt uit deze onderzoekingen dus niet af te leiden, wat wellicht aan allerlei verschillen in proefomstandigheden toegeschreven moet worden.

Ook over de rechtstreekse temperatuursinvloed op de zoutopname zijn de resultaten van in de literatuur beschreven proeven allerminst eensluidend. PETRIE (1927), werkend met 0,1 molaire oplossingen van enkelvoudige zouten vond bij parenchymweefsel uit peenwortels, dat met stijgende temperatuur steeds de opname van anionen steeg, die van kationen daalde. BROYER en HOAGLAND (1943) werkten met watercultures, die een mengsel van zouten bevatten en konden bij temperatuurstijging zowel voor nitraat, als voor kalium, calcium en magnesium een verhoogde opname in gerstplanten vaststellen. Deze proeven liepen steeds over een zeer korte periode. In een andere publicatie wijst HOAGLAND (1944) er op, dat de versnelling van zoutophoping door verhoogde temperatuur niet voor alle ionen gelijk behoeft te zijn en dat voor kalium meestal relatief de sterkste opnamestijgingen optreden bij temperatuursverhoging. Bij vergelijking van de water- en zoutopname wijst de auteur er bovendien op, dat o.a. kalium en nitraat veel sterker dan water worden opgenomen, calcium en fosfaat daarentegen minder. Omdat bij temperatuurstijging de wateropname wordt bevorderd, valt hieruit af te leiden, dat kalium en nitraat bij verhoging van temperatuur relatief meer toenemen dan calcium.

Een relatief sterkere stijging van kalium dan van calcium bij verhoging van de transpiratie is eveneens gevonden door FREELAND (1936). Ook de door GERICKE (1921) gevonden omstandigheid, dat bij hogere temperatuur een voedingsoplossing met een lager K-gehalte beter voldoet, wijst op een relatief sterke stijging van de K-opname bij hogere temperatuur.

Tenslotte kunnen nog enige algemene ervaringen aangehaald worden. RUSSELL (1937) vermeldt, dat bij verschillende gewassen een K-bemesting vooral effectief is in koude, zonloze jaren. Blijkbaar wordt dan kalium moeilijker opgenomen. Ook van stikstof is bekend, dat deze in koude, vochtige jaren en klimaten minder wordt opgenomen. Vooral bij granen is deze klimaatsinvloed geconstateerd (FEEKES 1941).

Uit bovenstaande bespreking van de literatuur mag als vaststaand afgeleid worden dat hoge temperaturen, waardoor in het algemeen de transpiratie van de plant en de uitdroging van de grond toenemen, in ieder geval een stijging van de K- en N-opname veroorzaken in vergelijking met lagere temperaturen. Of in dat geval de Ca-opname vermindert is minder zeker, maar wel schijnt vast te staan, dat de Ca-opname achterblijft bij hogere temperaturen. De gegevens over natrium en magnesium zijn te schaars om daarop conclusies te bouwen.

Deze resultaten geven een goede steun aan de gegevens der proeven in 1946-1948. Slechts het N-gehalte in 1946 gedroeg zich niet geheel overeenkomstig de verwachting; dit gehalte week bij de meeste gewassen weinig af van dat in 1948 en was zelfs bij zomertarwe wat lager. In de eerste plaats moet er echter op gewezen worden dat het temperatuursverschil tussen 1946 en 1948 gering was; verder was de neerslag in 1946 tot aan het bloeistadium ruim, waardoor o.a. de zoutconcentratie in het bodemvocht ongeveer constant bleef. De mogelijkheid is niet uitgesloten, dat de N-voorziening meer samenhangt met de vochtigheidstoestand van de grond dan rechtstreeks met de temperatuur, in die zin dat de N-voorziening ruimer wordt bij uitdroging van de grond. Daarop zou ook de ervaring, dat zandgronden granen met hoger N-gehalte geven dan de vochthoudender kleigronden, kunnen wijzen (FEEKES 1941).

4. KARAKTERISTIEKE VERSCHILLEN IN ANIONEN-OPNAME

Vooral bij de vergelijking van gehalten in enkele groeistadia kwam de grote invloed van de plantensoort op het verloop van die gehalten aan het licht. Er bestaat dus alle aanleiding om nader in te gaan op de opname van zouten door de plantensoorten onder invloed van stijgende zoutgehalten in de grond.

In het onderstaande wordt deze invloed eerst nagegaan bij de opname van chloor, stikstof en fosfor. Het ligt voor de hand, dat de gegevens over de Cl-gehalten het meest beloven voor een nader inzicht in het begrip „zoutgevoeligheid".

Chloor

Op normale gronden komen reeds vrij grote variaties voor in Cl-gehalten van de (verschillende) plantensoorten. Deze gehalten vertonen beperkte schommelingen in de verschillende jaren en varieerden in de proeven bij dit onderzoek op de niet-geïnundeerde gronden tussen de volgende grenzen:

Vlinderbloemigen	15–20	mg aeq Cl per 100 gram droge stof
Zomertarwe	20–30	
Gerst en haver	35–50	
Suikerbieten en aardappelen	45–70	

Op zoute gronden lopen de gehalten uiteraard omhoog, maar de reactie van verschillende gewassen op toenemende zoutcijfers van de grond vertoont een brede variatie. Daarvan getuigt figuur 9, waar verband is gelegd tussen zoutgehalte van de grond en Cl-gehalte van de gewassen erwten en zomertarwe, bij welke gewassen de reactie het sterkst uiteenliep.

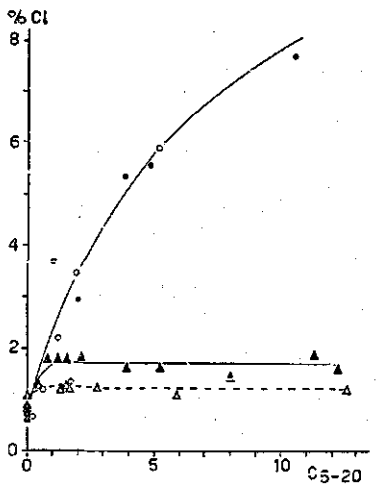


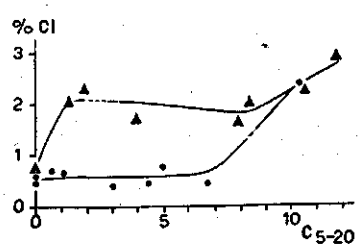
Fig. 9. Het verband tussen Cl-opname en zoutcijfers van de grond in 1948

Fig. 9. The relation between Cl-uptake and salinity figures of the soil in 1948

Gewassenproefvelden / *Experimental fields*: • erwten (*peas*) o ▲ zomertarwe (*spring wheat*) Δ — Inundatieproef / *Inundation-exp.*

De met toenemende zoutcijfers van de grond bijna rechtlijnig stijgende gehalten bij erwten enerzijds en de snel tot een asymptotische waarde oplopende gehalten bij zomertarwe anderzijds vertegenwoordigen als het ware twee extreme reacties. Het merendeel der gewassen vertoonde soortgelijke reacties, zij het op verschillend niveau.

Zo werd het reactietype van zomertarwe ook gevonden bij zomergerst, haver en suikerbieten. Deze gewassen zijn dus in staat, ondanks overvloedig en toenemend aanbod van Cl-ionen in het milieu, de Cl-opname in sterke mate af te remmen. HARMER en BENNE (1941) vonden dit eveneens bij suikerbieten, groeiend op proefvelden met stijgende hoeveelheden keukenzout, terwijl de jong geoogste tarwe in de proeven



▲ wierbonen (*horse-beans*)
• vlas (*flax*)

FIG. 10. Het verband tussen Cl-opname en zoutcijfers van de grond. Gewassenproefvelden 1948.

FIG. 10. *The relation between Cl-uptake and salinity figures of the soil. Experimental fields 1948*

van LIPMAN, DAVIS en WEST (1926) tot 7000 d.p.m. NaCl in de voedingsoplossing zeer effectief was, wat de uitsluiting van chloor betreft.

Geheel anders was in dit opzicht het gedrag van erwten, bruine bonen en aardappelen. Deze soorten kunnen blijkbaar veel minder weerstand bieden aan een overmaat aangeboden chloor, zodat de gehalten bijna rechtlijnig toenamen onder invloed van stijgende zoutcijfers. De resultaten van GAUCH en WADLEIGH'S watercultures (1945) met bruine bonen bevestigen dit gedrag.

Een overgang tussen de bovenbeschreven reactietypen werd bij wierbonen en vlas aangetroffen; bij lagere zoutcijfers reageerden deze beide gewassen als zomertarwe, terwijl bij hoge zoutcijfers een stijging in gehalte optrad (fig. 10).

De beschreven wijzen van Cl-opname kunnen beschouwd worden als te behoren tot een continue reeks van reactietypen, zoals schematisch in figuur 11 is weergegeven.

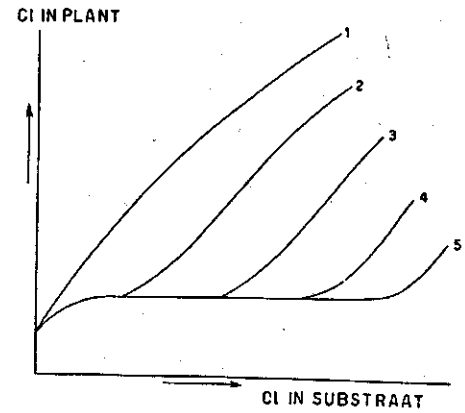


FIG. 11. Cl-opname door verschillende gewassen (1–5) onder invloed van stijgende Cl-gehalten van het substraat (schematisch)

FIG. 11. *Cl-uptake by different crops (1–5) under influence of increasing Cl-content of substratum (schematic)*

Volgens deze opvatting zouden de Cl-gehalten van die gewassen, die de Cl-opname sterk afremmen, tenslotte toch weer stijgen bij zeer hoge zoutgehalten van het milieu. Dat dit bij de proeven niet gevonden is, moet dan ook wel toegeschreven worden aan het nog te beperkte zouttraject, waarover de gewassen onderzocht zijn. Bovendien hangt het blijkbaar van andere uitwendige omstandigheden af, of deze stijging nog gevonden wordt. Uit de gegevens van de proeven van LIPMAN, DAVIS en WEST (1926) kan b.v. afgeleid worden, dat een scherpe stijging van het Cl-gehalte in tarwe optrad boven een NaCl-dosering van 7000 d.p.m. (figuur 12).

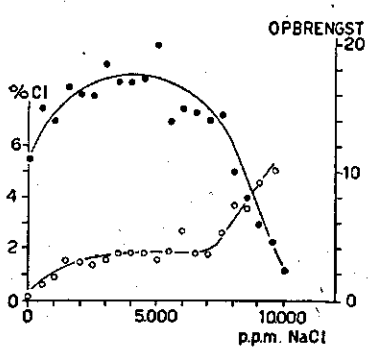


FIG. 12. Cl-opname en opbrengst van tarwe met verschillende NaCl-oplossingen volgens LIPMAN, DAVIS en WEST (1926)

o Cl-opname (*Cl-uptake*)
• opbrengst (*yield*)

FIG. 12. *Cl-uptake and yield of wheat with different NaCl-solutions, according to* LIPMAN, DAVIS *en* WEST *(1926)*

In de reeds eerder opgenomen figuur 8 ziet men eveneens een plotselinge toename van het Cl-gehalte van tarwe in het oogststadium bij een C-cijfer van ± 11,5. Het groeistadium, waarbij de cijfers worden vergeleken, is dus niet zonder betekenis.

Tenslotte moet nog gewezen worden op het verschil in niveau, waarop het Cl-gehalte zich beweegt bij de gewassenproeven 1948 en de inundatieproef 1948. Bij de inundatieproef ligt het Cl-niveau lager dan bij de gewassenproeven, wanneer men gelijke zoutcijfers van deze proefseries vergelijkt (fig. 9). Dit geldt voor verschillende gewassen en wijst waarschijnlijk op de invloed van de kationensamenstelling van bodemvocht en adsorptiecomplex op de Cl-opname. Bij de inundatieproef was immers het Ca-aandeel hoger dan bij de gewassenproeven (tabel 7 en 6). Op de betekenis van deze ionenverhouding voor de Cl-opname zal later teruggekomen worden.

Het blijkt, dat de karakteristiek van de Cl-opname voor een bepaald gewas niet geheel constant is, maar onder invloed van verschillende in- en uitwendige omstandigheden verschuivingen kan ondergaan.

Stikstof

Het is bekend, dat het N-niveau van verschillende gewassen zeer ongelijk is; de vlinderbloemigen bevatten b.v. veel meer stikstof dan de granen, indien gelijke groeistadia vergeleken worden.

Het was reeds spoedig opgevallen, dat het N-gehalte op zoute gronden vaak hoger was dan op normale gronden zonder dat in die gevallen het groeistadium of de N-bemesting (factoren, die beide het N-gehalte sterk beïnvloeden) een rol gespeeld kon hebben. Figuur 13 geeft de N-gehalten van erwten en zomertarwe in het bloeistadium op de gewassenproefvelden 1948, in verband gebracht met de zoutcijfers van de grond.

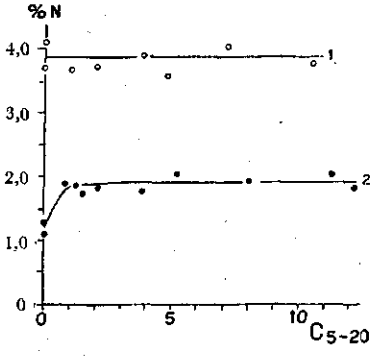


FIG. 13. N-gehalte van gewassen bij toenemende zoutcijfers van de grond
1. erwten 2. zomertarwe

FIG. 13. *N-content of crops with increasing salinity figures of the soil*
1. peas *2. springwheat*

Bij deze proeven werd geen verandering van betekenis gevonden in het N-gehalte van erwten en een vrij sterke verhoging van dit gehalte bij zomertarwe. Hoewel de resultaten niet bij alle proefseries in de verschillende jaren geheel gelijkvormig waren, werd in het algemeen geconstateerd, dat de N-gehalten der vlinderbloemige gewassen vrij stabiel en die van de overige gewassen meestal hoger waren op zoute gronden in vergelijking met normale gronden.

De vraag is nu, waaraan deze verhoging moet worden toegeschreven. Door HARMSEN* is gevonden dat in de met zout water geïnundeerde gronden een N-verrijking optrad, die na verbouw van een gewas in een jaar weer verdwenen was. Mede uit het onderzoek van WESTERHOF c.s. (1951) bleek, dat deze verrijking optrad indien de

grond langdurig geïnundeerd was geweest; als mogelijke oorzaak werd o.a. de afzetting van jong organisch materiaal genoemd.

Voor een verklaring van de stijging der N-gehalten in de gewassen op zoute gronden verdienen nu de volgende oorzaken nadere overweging:

a. Invloed van de bovenbeschreven N-verrijking van de grond.

b. Invloed van de monstername van het gewas.
Omdat op zoute gronden groeivertragingen optreden, kan gelijktijdige bemonstering van gewassen op normale en zoute gronden betekenen dat het gewas op zoute grond als het ware in een jonger stadium (met hoger N-gehalte) wordt bemonsterd, zonder dat dit direct morphologisch zichtbaar is.

c. Beïnvloeding van de N-opname door een of meer componenten van het zout in de grond.

d. Een combinatie van de hierboven genoemde oorzaken.

De eerste factor is zonder twijfel in vele gevallen van betekenis geweest, vooral op gronden die langdurig geïnundeerd waren geweest en waarvan het eerstverbouwde gewas na inundatie werd onderzocht. Dit blijkt ook uit de rechtstreekse bepaling van de hoeveelheid nitraat en nitriet in het bodemvocht, in 1946 uitgevoerd op het laboratorium van de Noordoostpolderwerken te Kampen. Enkele resultaten van deze analyses waren bijvoorbeeld:

Proefveld	C-cijfer	mg aeq NO_3 + NO_2 per 1 bodemvocht
Normale gronden	—	0,2
Gw 21	0,3	0,2
Gw 5	0,7	2,7
Gw 12	6,4	8,4
Gw 37	8,1	1,7
Gw 39	9,8	7,7

Afgezien van de onregelmatige opklimming met stijgende zoutcijfers is een duidelijke verhoging van het gehalte aan nitraat plus nitriet opgetreden. Ook de natuurlijke begroeiing reageerde op de N-verhoging van de grond (BAKKER 1950).

Bij zeer korte inundaties is van een N-verrijking van de grond niets gebleken (HARMSEN 1946 en*). Daarom zal vergelijking van de N-gehalten der gewassen bij de inundatieproef 1948 (duur van de inundatie: enkele dagen) een goed voorbeeld kunnen leveren van de invloed van andere factoren op het N-gehalte. Nu vertoonden deze gehalten op de geïnundeerde vakken slechts geringe afwijkingen van die op de normale vakken, met uitzondering van die gevallen, waarin het zoutcijfer nog hoog was. Bij een zoutcijfer van 15 was het N-gehalte van zomergerst duidelijk hoger, bij C = 12,6 dat van zomertarwe, bij C = 5,5 dat van aardappelloof. Bij de vlinderbloemigen bleef het gehalte ook bij hoge zoutcijfers ongeveer constant.

Bij deze proef kan zich de tweede, onder *b* genoemde mogelijkheid voorgedaan hebben; bij de hierboven vermelde zoutcijfers immers waren groeiremmingen duidelijk merkbaar. Toch blijft de mogelijkheid open dat het zout in de grond op het N-gehalte invloed heeft uitgeoefend.

Meer zekerheid over deze beïnvloeding bestaat bij enkele proefvelden uit de serie

gewassenproeven 1948. Het N-gehalte van de gewassen gerst, tarwe, haver, vlas en suikerbieten steeg bij deze proeven reeds bij de laagste zoutcijfers tot een asymptotische waarde. Groeiremmingen traden bij deze gewassen bij lage zoutcijfers niet op. Bovendien hadden die velden reeds in 1947 een redelijk geslaagd gewas gedragen; op een veld was zelfs in 1946 al een behoorlijk gewas verbouwd. Volgens HARMSEN* en WESTERHOF c.s. (1951) mag dus verwacht worden dat de nalevering van extra stikstof op deze drie proefvelden gering geweest is. De hiervoor onder *a* en *b* genoemde factoren komen derhalve in dit geval niet in aanmerking om de verhoogde N-gehalten der gewassen te verklaren, zodat de waarschijnlijkheid groot is, dat de N-opname hier onder invloed heeft gestaan van een of meer minerale componenten in de grond.

De reden, dat op de gewassenproefvelden met lage zoutcijfers een andere reactie is opgetreden dan bij de inundatieproef moet wellicht gezocht worden in de verschillende complexbezettingen. Relatief bevatte immers het complex van de grond der gewassenproeven meer natrium, magnesium en kalium en minder calcium (hoofdstuk II). Indien deze verklaring juist zou zijn, volgt daaruit dat vooral een sterke verlaging van het Ca-niveau ten opzichte van natrium en andere kationen invloed zou hebben op de hoogte per N-opname, althans bij bepaalde gewassen.

Een dergelijk gevolg van de relatief verminderde hoeveelheid calcium in het milieu is vaak waargenomen. HAYWARD en LONG (1943) vermelden hogere N-gehalten met de toename van NaCl en Na_2SO_4 in de oplossing bij tomaten, terwijl hetzelfde voor vlas gevonden werd door HAYWARD en SPURR (1944). Ook in een overzicht over de rol van kalium en natrium in bodem en plant geeft MAYER (1951) er verschillende voorbeelden van, dat beide ionen de N-opname bevorderden. Daarnaast vonden GAUCH en WADLEIGH (1945) geen N-vermeerdering in bonen bij toenemende Natrappen in de voedingsoplossing. Het laatste is in goede overeenstemming met de behandelde resultaten op zoute gronden, waar immers ook het N-effect door natrium ontbrak bij vlinderbloemigen.

Fosfor

Uit onderzoekingen o.a. van VISSER (1942A) blijkt, dat de in de grond aanwezige P-voorraad niet alleen invloed heeft op de opbrengst der gewassen, maar ook een correlatie vertoont met de P-gehalten van de gewassen. Boven een P-citr cijfer in de grond van $\pm$ 50 stijgen de gehalten aan fosfor in het gewas weinig of niet meer.

De bepalingen van P-citr bij de hier besproken proeven gaven cijfers, zowel boven als beneden de hier genoemde grens en wel van 30 tot 70. De gehalten van de gewassen correleerden evenwel niet sterk met deze verschillen in de grond; omdat alle proefvelden een bemesting ontvingen tegen 80 kg P_2O_5 per hectare behoeft dit geen verwondering te wekken.

De invloed van het zoutcijfer van de grond op de P-gehalten in het gewas was nogal afwisselend, al overwoog een dalende tendenz van gehalten bij stijgende zoutcijfers. De daling trad echter duidelijk op bij de vlinderbloemigen. Figuur 14 brengt deze daling bij erwten in beeld.

Bij wierbonen en bruine bonen werd een soortgelijke daling gevonden, evenals bij erwten vooral in het jaar 1948.

Deze zoutinvloed op het gehalte aan P_2O_5 bij vlinderbloemigen wordt slechts ten dele bevestigd door de reeds eerder genoemde proeven van GAUCH en WADLEIGH (1945) met bruine bonen. Deze onderzoekers konden slechts een duidelijke gehaltedaling vaststellen bij opklimmende hoeveelheden $CaCl_2$ in het substraat.

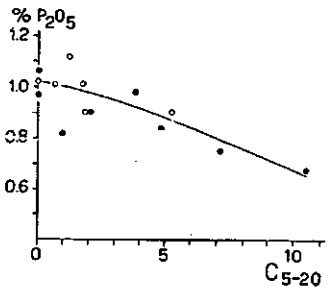


FIG. 14. P_2O_5-gehalte van erwten bij stijgende zoutcijfers van de grond

• Gewassen proefvelden (*Experimental fields*) 1948
○ Inundatieproef (*Inundation-experiment*) 1948

FIG. 14. *P_2O_5-content of peas with increasing salinity figures of the soil*

Wat de reactie van andere gewassen aangaat, hebben noch GAUCH en EATON (1942) bij zomergerst, noch EATON (1942) bij lucerne, tomaten en suikerbieten een duidelijke invloed van toenemende zouthoeveelheden op het P-gehalte kunnen bespeuren.

In het voorgaande viel het accent op de opname der anionen onder invloed van het zoutcijfer van de grond bij verschillende gewassen. Men kan in aansluiting daarop ook de vraag stellen of bij deze opname ook onderinge relaties bestaan, in analogie met de antagonistische effecten die bij kationen zo goed bekend zijn.

De beantwoording van deze vraag wordt uiteraard sterk bemoeilijkt door de variërende hoeveelheid, die van ieder anion in de grond aanwezig is en die voor stikstof bovendien onbekend is. Verder is het waarschijnlijk dat de plant enerzijds zal trachten de behoefte aan noodzakelijke elementen te dekken en die van overbodige stoffen zoveel mogelijk te beperken. Hoe effectief verschillende gewassen in dit opzicht zijn, is bij de bespreking van de Cl-opname al gebleken.

Aan de hand van enkele voorbeelden zal niettemin getracht worden, een indruk over een eventuele wederzijdse beïnvloeding te krijgen. Daartoe zijn de gegevens van zomergerst en wierbonen, afkomstig van de gewassenproefvelden 1948, gekozen en in figuur 15 grafisch uitgezet tegen het zoutcijfer van de grond.

Om het percentage opgenomen P_2O_5 in verband te kunnen brengen met de P-voorraad in de grond zijn de P-citr cijfers in deze voorstelling vermeld.

De gecompliceerde verhoudingen komen in deze figuur goed uit; de volgende opmerkingen kunnen gemaakt worden:

1. De opgenomen hoeveelheid P_2O_5 correleerde bij zomergerst misschien nog enigermate met het P-citr-cijfer van de grond, maar bij wierbonen in 't geheel niet.
2. Uit het gemiddelde verloop der opgenomen anionen blijkt, dat een sterke verlaging van het P_2O_5-gehalte samenging met een stijging van chloor (bij zomergerst) of van chloor en stikstof (bij wierbonen) in de plant.
3. Wanneer punten met weinig verschil in zoutcijfers van de grond vergeleken worden is een zekere overeenkomst tussen N- en Cl-opname onmiskenbaar, terwijl bij wierbonen een tegenstelling bestond tussen het gehalte aan P_2O_5 enerzijds en dat aan stikstof en chloor anderzijds.

Hoewel te veel onbekende factoren, zowel in de grond als in het gewas, een kwantitatieve verklaring onmogelijk maken, mag uit het voorgaande zeker afgeleid worden dat zowel synergismen als antagonismen een rol vervullen bij de opname der anionen. De plant tracht hiermede een ongelimiteerde overstroming met anionen te voorkomen, zij het dat de ongewenste elementen soms een vermeerdering ondergaan ten koste van de noodzakelijke.

FIG. 15. Vergelijking van P_2O_5-, N- en Cl-gehalten bij stijgende zoutcijfers van de grond

A. zomergerst (*spring barley*)
B. wierbonen (*horse-beans*)

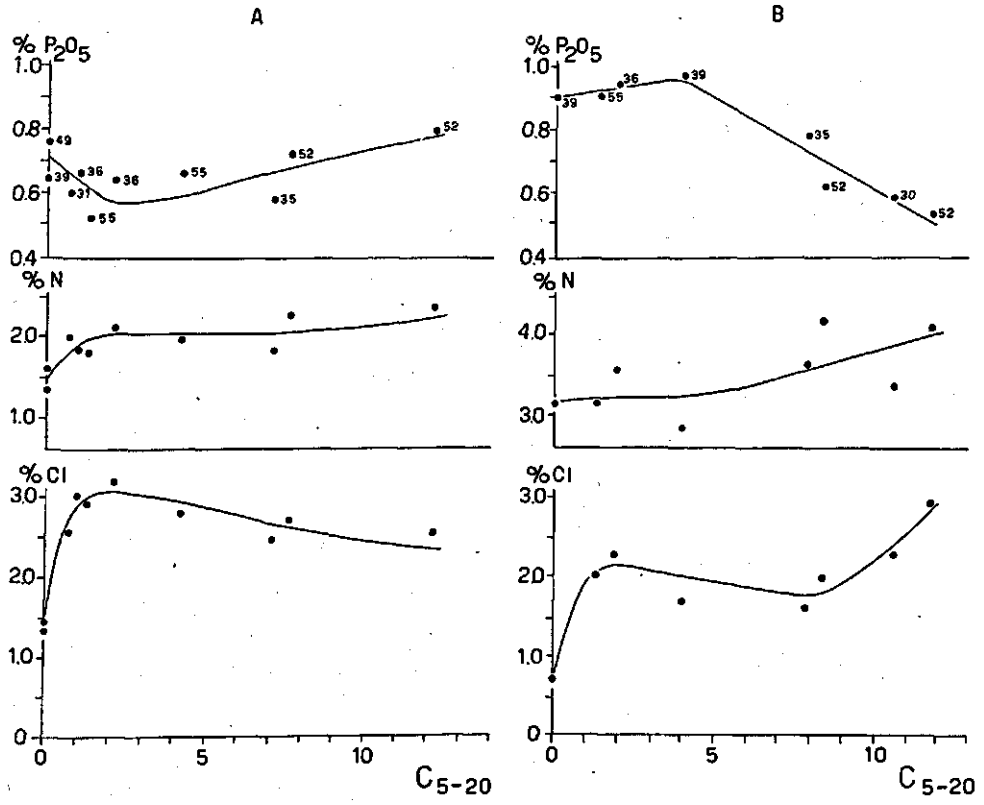


FIG. 15. *Comparison of P_2O_5-, N- en Cl-contents with increasing salinity figures of the soil*

5. KARAKTERISTIEKE VERSCHILLEN IN KATIONEN-OPNAME

De daling van calcium en de toename van natrium, magnesium en kalium aan het bodemcomplex bij stijging van het zoutgehalte van de grond (hoofdstuk II) doet a priori gelijke tendenzen verwachten voor de gehalten dezer ionen in de gewassen.

Het gedrag der verschillende gewassen bij de kationen-opname kan o.a. nagegaan worden aan de hand van figuur 16 en 17, waarin verband is gelegd tussen zoutcijfers van de grond en opgenomen kationen door de gewassen zomergerst, zomertarwe en erwten, verbouwd op de gewassenproefvelden en de inundatieproef 1948.

De resultaten van de hier gereproduceerde proefseries, vooral uitgedrukt in de gemiddelde lijnen, verschillen voor kalium vrij sterk tengevolge van de nogal uiteenlopende K-gehalten van de gewassen op normale gronden. Op hun beurt staan deze onder invloed van de K-gehalten van de grond en het is van belang te vermelden, dat de op normale grond gelegde gewassenproefvelden een K_{HCl}-gehalte hadden van resp. 0,024 en 0,020% (% afslibbare delen resp. 31 en 45), terwijl het normale vak van

FIG. 16. Kationen-opname (in mg aeq per 100 g droge stof) bij stijgende zoutcijfers van de grond
links: zomergerst rechts: zomertarwe
• Gewassenproefvelden (*Experimental fields*) 1948
○ Inundatieproef (*Inundation-experiment*) 1948

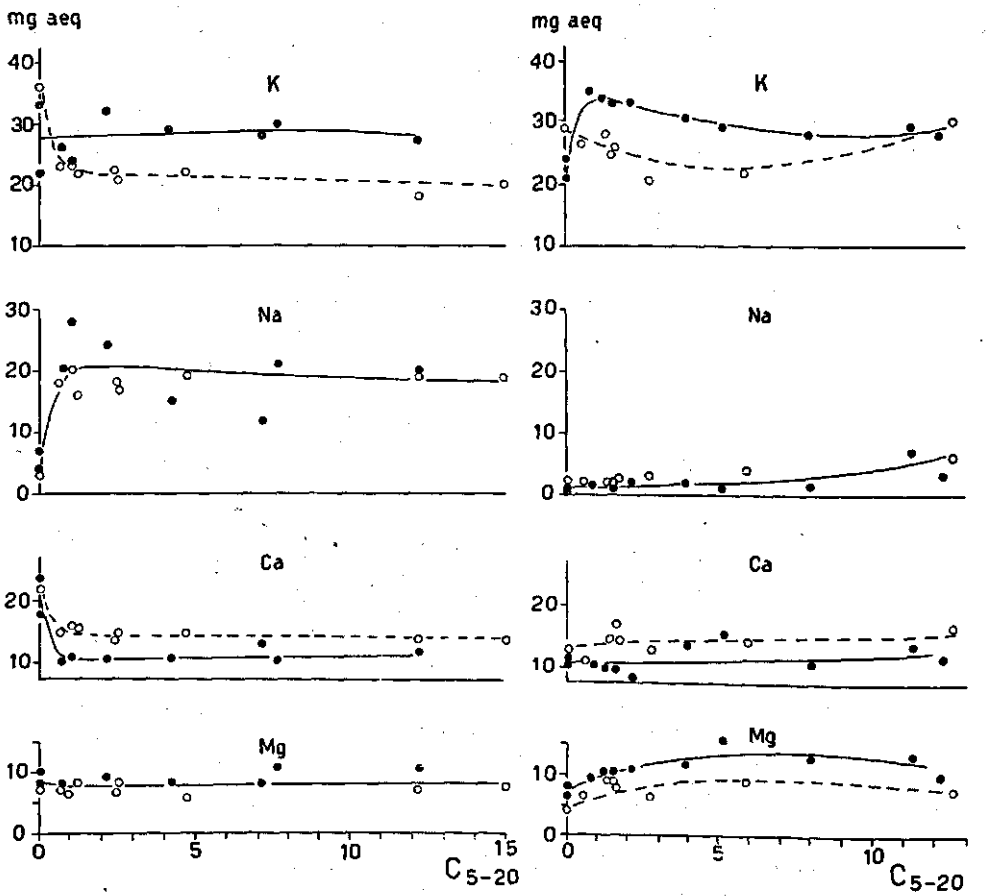


FIG. 16. *Cation-uptake (in m.e. per 100 g dry matter) with increasing salinity figures of the soil*
left: spring barley right: spring wheat

de inundatieproef grond bevatte met een K_{HCl}-gehalte van 0,037 % en 23 % afslibbare delen. Deze verschillen komen trouwens ook naar voren bij het percentage kalium in het adsorptiecomplex van de niet-geïnundeerde gronden; dit was resp. 2,5 en 2,3 % bij de gewassenproefvelden en 5,2 % bij de inundatieproef.

Aan deze verschillen moet het meestal verschillende beginpunt van de K-opnamecurve toegeschreven worden. Het is duidelijk dat de bovengenoemde K_{HCl}-cijfers een traject vormen, waarbinnen als regel het K-gehalte der gewassen stijgt met toenemende K_{HCl}-cijfers van de grond (zie o.a. VISSER 1942A).

Om beide proefseries te vergelijken zal men van een gelijke beginwaarde van

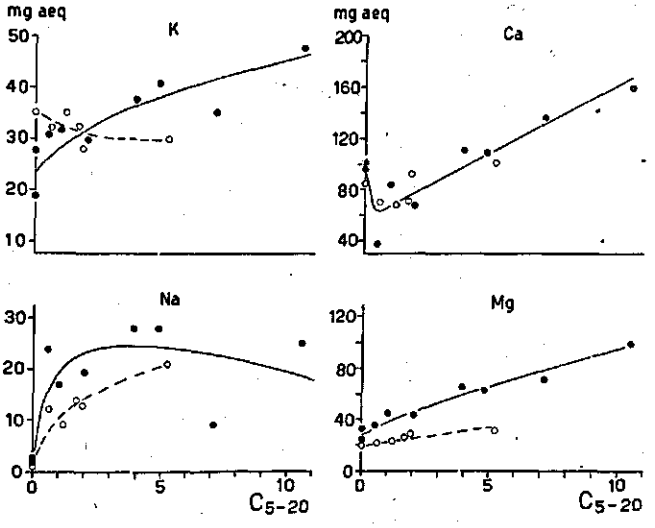


FIG. 17. Kationen-opname door erwten

FIG. 17. *Cation-uptake of peas*

opgenomen kalium moeten uitgaan, waarvoor naar verkiezing het gehalte der gewassen op de gewassenproefvelden, dat van de inundatieproef of een gemiddeld cijfer kan dienen.

Voor een vergelijking van de gewassen onderling doen de verschillen tussen de proefseries uiteraard niet ter zake.

Kalium

Uit de gegevens van de gewassenproefvelden blijkt, dat terwijl het K-gehalte van zomergerst gemiddeld constant bleef met stijgende zoutcijfers, bij erwten een aanzienlijke gehaltestijging optrad, terwijl bij zomertarwe reeds bij lage zoutcijfers een toename van het gehalte optrad, waarna bij hogere zoutcijfers weer een geringe daling te zien was. Worden alle onderzochte gewassen in deze proefserie gerangschikt naar de mate, waarin het K-gehalte steeg met oplopende zoutcijfers van de grond, dan ontstaat de volgorde: *haver-zomergerst-zomertarwe-vlas-aardappelen-bruine bonen-wierbonen-suikerbieten-erwten.*

Men zou kunnen zeggen, dat de gewassen hun K-voorziening meer trachten te versterken, naarmate ze in deze reeks verder achteraan staan.

Natrium

Het is bekend dat Na-gehalten van cultuurgewassen, groeiend op een normaal substraat dat weinig natrium bevat, sterk uiteenlopen (VAN ITALLIE 1935, COLLANDER 1941).

Onder invloed van toenemende zoutgehalten van de grond treden bij de opname twee karakteristieke reactie-typen op:

a. Een sterke stijging van het Na-gehalte bij lage zoutcijfers en handhaving van het bereikte niveau bij verdere toename van natrium in de grond. Behalve bij erwten en gerst (figuur 16 en 17) werd deze reactie bij haver en suikerbieten gevonden.

b. Een zeer geringe toename van het Na-gehalte, zelfs bij hoge zoutcijfers. Evenals tarwe, trachtten ook bruine bonen zo lang mogelijk natrium uit te sluiten.

Een tussenpositie werd ingenomen door de gewassen: vlas, aardappels en wierbonen.

Men zou op grond van deze reacties kunnen menen, dat of het vrij constante niveau van natrium aan het complex (tabel 5 en 6), of de met de hoeveelheid natrium in het bodemvocht eveneens stijgende hoeveelheid calcium (hoofdstuk II) verantwoordelijk was voor het tamelijk constante Na-niveau in de gewassen.

Tegen het eerste pleit vooral het gedrag van het Na-gehalte in de gewassen van de inundatieproef; bij deze proef steeg immers het Na-percentage van het complex met toenemende zoutcijfers (tabel 7) terwijl toch meestal in het gewas reeds bij lage zoutcijfers en een vrij lage Na-bezetting van het complex asymptotische waarden van het Na-gehalte gevonden werden. In figuur 16 is dit vooral bij zomergerst duidelijk.

Over het tweede geeft de literatuur enig uitsluitsel. Zo vond VAN SCHREVEN (1937A) bij suikerbieten in potten met lichte kleigrond eenzelfde beeld van het Na-gehalte in het loof als onder *a* beschreven bij de door hem gerealiseerde zouttrappen door middel van NaCl-toevoeging. De reactie van bruine bonen bij de proeven van GAUCH en WADLEIGH (1945) was volkomen gelijk aan die, beschreven onder *b*. In deze gevallen werd alleen NaCl toegevoegd en veranderde de natrium/calcium-verhouding dus sterk bij toename van de zouthoeveelheid, terwijl de reacties van het gewas gelijk waren aan die bij de hier beschreven proeven.

De opname van natrium staat dus wel zeer sterk onder invloed van de aard van het gewas.

Calcium

De opnamereactie der gewassen verschilde sterk en beantwoordt niet aan de verwachting, dat algemeen een daling zou optreden bij stijgende zoutcijfers. De in figuur 16 en 17 gereproduceerde gegevens laten drie typen van reactie zien:

a. Ongeveer gelijkblijvende Ca-gehalten over het gehele zoutcijfertraject bij zomertarwe.

b. Een daling van het gehalte bij lage zoutcijfers, die bij hogere zoutcijfers weer in een stijging omsloeg bij erwten. De gewassen vlas, bruine bonen en wierbonen (het laatste gewas niet bij de inundatieproef 1948) reageerden op gelijke wijze.

c. Een gehalte-daling bij lage zoutcijfers en een gelijkblijvend niveau bij toenemend zoutgehalte van de grond bij zomergerst. De reactie van suikerbieten, haver en aardappels kwam hiermee overeen.

De meest onverwachte, onder *b* beschreven reactie vindt steun in de literatuur en wel in het werk van GAUCH en WADLEIGH (1945). Bij een proef met bruine bonen in watercultures met verschillende NaCl-trappen, vonden deze onderzoekers stijgende Ca-gehalten in bladeren en stengels. Dat zij geen aanvankelijke daling van het gehalte vonden, kan verband houden met het feit, dat de laagste zouttrap bij hun proeven ca 1½ gram NaCl per liter oplossing was.

Het niveau-verschil, dat bij gerst en tarwe werd gevonden tussen inundatieproef en gewassenproefvelden weerspiegelt de invloed van de verschillen in milieu.

Uit de sterke verschillen in reactie komt opnieuw de grote invloed van de inwendige eigenschappen der plantensoorten tot uiting.

Magnesium

De opname van dit element vertoonde onder invloed van stijgende zoutcijfers in de grond eveneens uiteenlopende karakteristieken voor de verschillende gewassen. Als

uitersten moeten de gewassen zomergerst met ongeveer gelijkblijvend niveau en erwten met een sterk toenemend gehalte genoemd worden. De in het algemeen optredende stijging van het gehalte onder invloed van toenemende zoutcijfers verliep gewoonlijk volgens de gewassenvolgorde: *zomergerst, suikerbieten, haver, zomertarwe, aardappelen, vlas, wierbonen, bruine bonen, erwten.*

Kationen-som

Na de behandeling van de meest op de voorgrond tredende kationen, zal nu het verloop van de kationen-som nagegaan worden. Dat ook hierin grote verschillen zullen optreden valt uit de opname van de afzonderlijke componenten af te leiden.

Voor enkele gewassen is de kationen-som in figuur 18 weergegeven.

Hieruit blijkt dat het niveau bij de gewassenproefvelden hoger lag dan bij de inundatieproef.

Om een redelijke vergelijking tussen alle onderzochte gewassen te krijgen, zijn de gegevens in een relatieve maat uitgedrukt, met de kationen-som op normale gronden als standaard (100). Bij uitzetten tegen de zoutcijfers, ontstaat figuur 19. In deze voorstelling ontbreken de aardappelen, omdat er reden is voor de aanname, dat de Ca- en Mg-analyses bij het gewas van normale gronden onjuist zijn.

De toename van de kationen-som met stijgende zoutcijfers verliep bij de verschillende gewassen sterker in een volgorde, door de nummering in de figuur aangegeven.

Zouden dergelijke curven samengesteld worden uit de gegevens van de inundatieproef 1948, dan vallen de niveau's bij alle gewassen lager uit dan bij de gewassenproefvelden, maar wel zou dezelfde volgorde ontstaan, met uitzondering van zomertarwe, waarbij in deze proefserie een relatief sterkere stijging met toenemende zoutcijfers voorkwam.

FIG. 18. Kationen-som (in mg aeq per 100 g droge stof), opgenomen door zomergerst (A), zomertarwe (B) en erwten (C)
- • Gewassenproefvelden (*Experimental fields*) 1948
- ○ Inundatieproef (*Inundation-experiment*) 1948

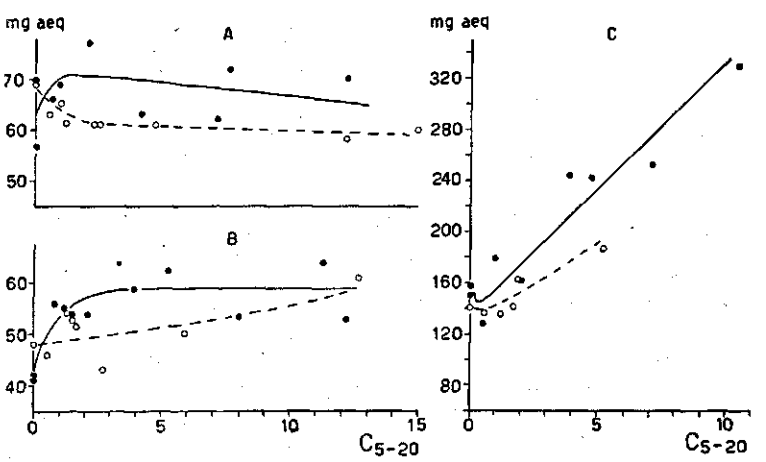


FIG. 18. *Sum of cations (in m.e. per 100 g dry matter), absorbed by spring barley (A), spring wheat (B) and peas (C)*

De gegevens, aan de hand waarvan de curven in figuur 19 zijn opgesteld, vertoonden een vrij grote variatie, zodat de verschillen tussen de gewassen onderling niet steeds betrouwbaar vastgesteld konden worden. Aangezien evenwel ook bij de inundatieproef 1948 en uit de summiere gegevens van 1946 en 1947 dezelfde tendenzen blijken, wijzen deze gegevens ook ten aanzien van de opname der totale hoeveelheid kationen op het belang van soorteigenschappen.

FIG. 19. Relatieve kationen-som, opgenomen door verschillende gewassen

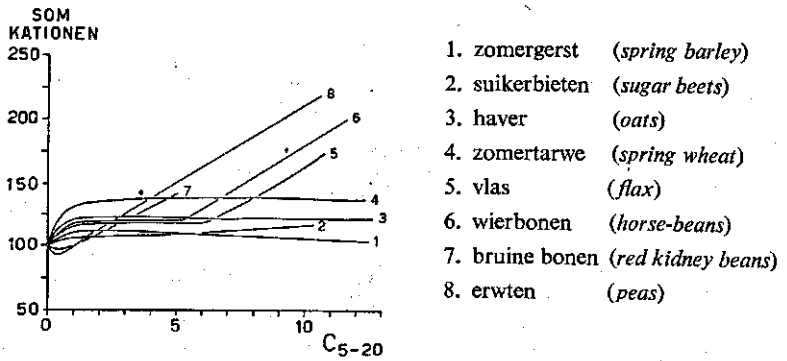


FIG. 19. *Relative sum of cations, absorbed by different crops*

In de literatuur wordt meermalen gewezen op de stabiliteit van de kationen-som in de plant. MASCHHAUPT (1934) bespreekt gegevens uit de literatuur en proeven van het proefstation te Groningen en concludeert dat de kationen-som vrij constant is en de ionen kalium, natrium, calcium en magnesium elkander in equivalente hoeveelheden kunnen vervangen indien het aanbod van een ion door bemesting sterk wordt vermeerderd. Dezelfde verschijnselen constateerden VAN ITALLIE (1935) bij verschillende gewassen ondanks variërende Na- en K-bemesting en later bij Italiaans raaigras (VAN ITALLIE 1938), HARMER en BENNE (1945) met verschillende Na-giften bij suikerbieten en selderij en WALLACE, TOTH en BEAR (1948) met zeer verschillende K-Na-verhoudingen in het substraat bij lucerne. In al deze gevallen was echter de concentratiewijziging in het substraat tengevolge van de bemesting betrekkelijk onbelangrijk.

Uit de gereproduceerde figuren 18 en 19 volgt, dat bij toenemende zoutconcentraties in het substraat markante verschillen tussen de gewassen onderling naar voren komen en dat onder invloed van hoge zoutconcentraties niet alle gewassen in staat waren de opname van kationen binnen nauwe grenzen te houden.

Bij vergelijking van het algemene verloop der kationen-hoeveelheid in de gewassen onder invloed van toenemende zoutcijfers met dat van de chloorgehalten, valt de goede overeenkomst in reactietype op.

De granen vertoonden zowel voor de kationen als voor chloor slechts beperkte stijgingen, die reeds bij lage zoutcijfers hun maximum bereikten. Scherpe gehaltestijgingen met toenemende zoutcijfers traden bij erwten en bruine bonen op, terwijl ook bij wierbonen en vlas de opname voor kationen en chloor gelijkvormig verliep.

Deze neiging tot overeenstemming tussen kationen- en chloorgehalte houdt evenwel niet in alle gevallen een strenge correlatie tussen beide grootheden in. Op dit verband

zijn namelijk omstandigheden van invloed, die samenhangen met in de verschillende jaren variabele factoren. Deze invloed zal hierna nader onderzocht worden.

6. Relaties tussen anionen- en kationen-opname

Bij de in de literatuur beschreven proeven van korte duur waarbij een extra zout aan een voedingsoplossing wordt toegevoegd, vindt men vaak een mededeling over de al of niet gelijke opname van kat- en anion van het toegevoegde zout. Het is niet te verwonderen, dat zeer verschillende resultaten worden gevonden, indien men in het oog houdt, dat andere in het milieu aanwezige zouten eveneens de opname van het bijgevoegde zout beïnvloeden. Zal gesproken kunnen worden van een al of niet evenwichtige opname, dan is een meer volledige analyse van de opgenomen ionen nodig.

Proeven met een langere duur leveren in dit opzicht het meer uniforme resultaat, dat uiteindelijk meer anionen dan kationen zijn opgenomen. Een aantal voorbeelden daarvan geven Jacob en Alten (1942), terwijl ook de in vorige hoofdstukken beschreven analyses een dergelijk resultaat geven. Zo was in 1948 bij de gewassenproefvelden de opgenomen hoeveelheid chloor in milligram-equivalenten al groter dan de mg aeq-som der opgenomen kationen; wordt de opgenomen stikstof en het fosforzuur in rekening gebracht, dan is de discrepantie nog veel groter.

Binnen de plant wordt deze ongelijke opname echter gecompenseerd door de inactivering van verschillende ionen doordat ze als component aan complexverbindingen deelnemen (stikstof, magnesium, fosfor b.v.) of organische zuren als handhavers van het evenwicht optreden.

Fig. 20. Relatie tussen chloor en kationen-som in de plant
A. zomergerst B. erwten

⊙ Gewassenproefvelden (*Experimental fields*) 1946
○ „ „ 1947
● „ „ 1948
× Inundatieproef (*Inundation-experiment*) 1948

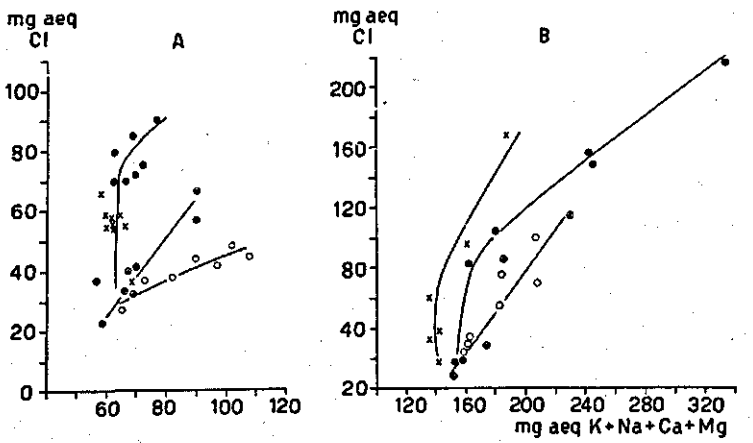


Fig. 20. *Relation between chlorine and sum of cations in the plant*
A. *spring barley* B. *peas*

In ieder geval blijkt uit het bovenstaande, dat de opname van kationen en anionen in vergaande mate onafhankelijk van elkaar schijnt te verlopen.

Op zoute gronden is het aanbod van kationen in het bodemvocht vrij nauw gecorreleerd met dat van chloor (hoofdstuk II), terwijl in de vorige paragraaf gevonden is, dat globaal genomen de opname van kationen met stijgende zoutcijfers van de grond gelijkvormig verliep met de opname van chloor.

Door de analyses van kationen en chloor tegen elkaar uit te zetten, kan nagegaan worden of in dit geval sprake was van een relatie bij de opname. Enkele voorbeelden daarvan zijn in figuur 20 weergegeven.

Voor beide gewassen blijkt in 1946 en 1947 een goed verband te bestaan tussen de opgenomen kationen en het chloor. In 1948 weken vooral de gegevens van gerst hiervan sterk af en verliep de sterke toename van chloor blijkbaar onafhankelijk van de kationen-opname.

Soortgelijke relaties bestonden ook bij de andere gewassen, zoals uit een vergelijking van de figuren 19 met 9 en 10 afgeleid kan worden.

Het opvallende verschil in relatie tussen de jaren 1946/47 en 1948 leidt er toe te zoeken naar andere belangrijke factoren, die in genoemde jaren eveneens verschilden en die wellicht mede van invloed zijn geweest op het verband tussen kationen- en chlooropname. Als meest markante factor werd daarvoor bij de behandeling van de variaties in verschillende jaren het Ca-aandeel in de kationen-opname gevonden.

In figuur 21 is dan ook voor zomergerst dit relatieve Ca-gehalte uitgezet tegen opgenomen chloor.

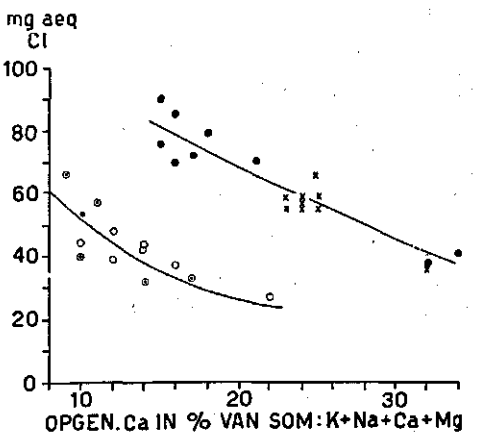


FIG. 21. Relatie tussen chloor en percentage calcium van de kationensom in zomergerst (voor verklaring stippen zie fig. 20)

FIG. 21. *Relation between chlorine and percentage calcium of cation-sum in spring barley (for explanation of dots see fig. 20)*

Een relatie van het Cl-gehalte met de relatief opgenomen hoeveelheid calcium was zeker aanwezig. Nu valt echter in de proeven van 1948 het hoogste Ca-aandeel (32-34%) samen met het laagste zoutcijfer van de grond, zodat het in figuur 21 gevonden verband niet zeer overtuigend zou kunnen zijn. Hiertegen kan het volgende ingebracht worden: de 7 gegevens van de inundatieproef 1948 (in de figuren met × aangegeven) waren afkomstig van veldjes waarvan de zoutcijfers van 0,6 tot 15,0 uiteenliepen. Daaruit volgt dat het zoutcijfer van de grond weinig invloed had op de opgenomen Cl-hoeveelheid, zoals trouwens al eerder werd vermeld. Blijkbaar liggen de punten zo dicht bijeen omdat de relatieve Ca-hoeveelheid slechts van 23-25 % schommelde. Daarnaast zijn

de zeven gegevens van de gewassenproefvelden (met • aangeduid) afkomstig van velden met zoutcijfers van 0,7 tot 12,2, terwijl ook daar geen relaties tussen zoutcijfers en Cl-gehalte werden gevonden. Enige invloed van de relatieve Ca-hoeveelheid is bij deze gegevens echter wel aanwezig.

Voor de punten van de gewassenproefvelden in 1946 en 1947 zijn enkele gegevens in tabel 20 samengebracht.

TABEL 20. Enkele gegevens van punten in figuur 21 (1946 47)

% opgenomen Ca	Zoutcijfer v. d. grond	Opgenomen mg aeq Cl	Jaar
22	-[1]	26,9	1947
17	1,4	33,2	1946
16	0,7	36,6	1947
14	0,6	32,5	1946
14	0,7	41,9	1947
14	3,3	43,9	1947
12	1,4	47,9	1947
12	8,1	37,5	1947
11	5,9	57,1	1946
10	2,7	39,9	1946
10	0,5	44,2	1947
9	7,5	66,3	1946
Ca-uptake in % of sum cations	*Salinity figure of the soil*	*Cl-uptake in m.e. per 100 g dr.m.*	*Year*

[1] niet geïnundeerd *not inundated*

TABLE 20. *Some data of dots in figure 21 (1946/47)*

Ook bij beschouwing van de cijfers in deze tabel blijkt, dat de correlatie tussen de relatieve Ca-hoeveelheid en het opgenomen chloor beter is dan die van opgenomen chloor met het zoutcijfer van de grond. (Daarbij moet rekening gehouden worden met het feit dat de normale, niet geïnundeerde grond ook een zoutcijfer van $\pm$ 0,5 had, hoewel dit gemakshalve nooit vermeld wordt).

Het duidelijkst blijkt de Ca-invloed, indien in bovenstaande tabel velden met gelijke zoutcijfers worden vergeleken: vrijwel steeds is dan op de velden met de geringste relatieve hoeveelheid opgenomen calcium meer chloor opgenomen.

Hoewel dus sprake is van Ca-invloed op de Cl-opname, zijn blijkbaar toch andere omstandigheden in het spel geweest die het niveauverschil tussen 1946/47 en 1948 veroorzaakten en hing dit verschil niet met het Ca-aandeel in de kationen-opname samen.

De betekenis van calcium voor de totale hoeveelheid opgenomenkationen kan in figuur 22 nagegaan worden.

Ook bij de kationen-opname blijkt het calcium een rol te spelen en bovendien is hier mogelijk, wat bij de Cl-opname niet gelukte nl.: de jaarinvloed op de hoogte van de kationen-opname vindt een verklaring in het aandeel van calcium in de kationensom.

De indruk wordt gewekt, dat een min of meer critische grenswaarde bestond van

FIG. 22. Verband tussen kationen-som in de plant en percentage calcium daarvan. (Voor verklaring stippen zie fig. 20.)
A. zomergerst B. haver

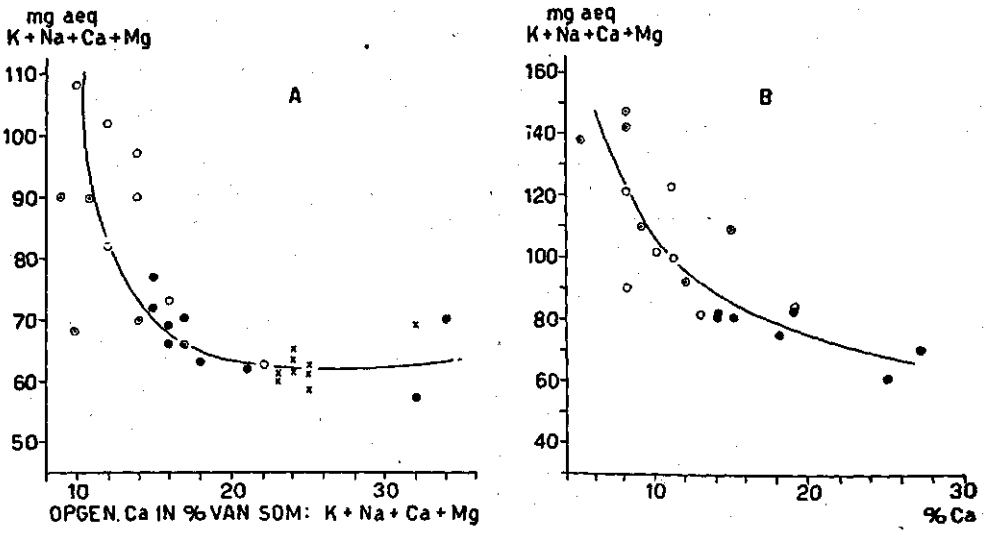


FIG. 22. *Relation between sum of cations in the plant and percentage calcium thereof. (For explanation of dots see fig. 20.)*
A. spring wheat B. oats

het percentage calcium, waar beneden een sterke stijging van de hoeveelheid kationen kon optreden. Voor gerst lag deze grens bij ± 16 % calcium, bij haver bij ongeveer 14 % calcium, zij het dat de grens in het laatste geval veel minder uitgesproken naar voren kwam. Het verband tussen calcium en opgenomen kationen was bij zomertarwe ongeveer gelijk aan dat bij zomergerst.

Deze invloed van calcium op de hoeveelheden opgenomen chloor en kationen vertoont grote overeenkomst met de gegevens der permeabiliteitsstudies. Door BUNGENBERG DE JONG (1942) wordt aangegeven, dat onder normale groeivoorwaarden extra toevoeging van calcium in kleine hoeveelheden een sluitende werking van het membraan tengevolge heeft, terwijl vermindering van de normale hoeveelheid een openende werking heeft. Voor preparaten die in samenstelling waarschijnlijk het dichtst bij biologische objecten staan, vond hij minimale vochtgehalten, dus maximale dichtheden bij concentraties van rondweg 0,1 N Ca-zouten. Aangezien nu de Ca-concentraties in het bodemvocht daar beneden blijven, zal in dit Ca-traject inderdaad vermeerdering van de Ca-hoeveelheid een sluitende, vermindering een openende werking hebben. Deze omstandigheid maakt het te meer waarschijnlijk, dat de invloed van calcium op de permeabiliteit zich niet slechts bij kortdurende proeven uit, maar gedurende de gehele groeiperiode aantoonbaar is.

Bij erwten was het verband tussen relatieve Ca-hoeveelheid enerzijds en opgenomen chloor en kationen anderzijds onregelmatiger dan bij de granen. Reeds eerder is echter gebleken, dat hier de Cl-opname sterk onder invloed van het zoutcijfer, dus van de

aangeboden hoeveelheid chloor stond. Eenzelfde correlatie bestond ook tussen aanbod en opname van kationen. Deze van de bij granen gevonden sterk afwijkende situatie hield zonder twijfel verband met de ernstige groeistoornissen, die bij erwten al optraden bij lage zoutconcentraties in het milieu en die o.a. in een sterk verminderde droge-stofproductie tot uiting kwamen. Onder die omstandigheden was het calcium blijkbaar niet meer in staat als regulator van de plasmamembraan op te treden. Bij zomergerst was over het gehele onderzochte zouttraject van dergelijke ernstige stoornissen, blijkens de zich handhavende droge-stofvorming, geen sprake.

De boven geopperde stelling, dat de relatieve hoeveelheid opgenomen calcium mede de opname van chloor en kationen regelde, behoeft dus de aanvulling dat zulks slechts gold indien de normale groeiprocessen niet ernstig gestoord waren.

B. ZOUTACCUMULATIE EN GROEI

1. De relatie tussen zoutaccumulatie en zoutgevoeligheid

In figuur 19 werd getoond, dat de som van de opgenomen kationen bij de verschillende gewassen sterk uiteenlopend reageerde op stijgende zoutgehalten van de grond. Daarnaast valt uit de figuren 9 en 10 een beeld van de divergentie in Cl-opname af te leiden.

De volgorde, waarin de gewassen volgens deze voorstellingen reageerden door toename van de hoeveelheid opgenomen zouten onder invloed van het zouter worden van de grond, roept onmiddellijk associaties op met de volgorde ten aanzien van de zoutgevoeligheid.

De onderzochte gewassen ondergingen immers in toenemende mate oogstdepressies tengevolge van zout volgens de reeks:
zomergerst-suikerbieten-haver-zomertarwe-vlas-aardappelen-wierbonen-erwten-bruine bonen (van den Berg 1950).

Daarbij kunnen de vier eerstgenoemde gewassen als weinig en de beide laatste als zeer zoutgevoelig beschouwd worden.

Bij vergelijking van deze gegevens met de bovengenoemde figuren lijkt het nu, dat de weinig zoutgevoelige gewassen in staat zijn geweest zich tegen een overstroming met zouten te verweren, zodat de hoeveelheid opgenomen kationen en chloor binnen bepaalde perken bleef. De zeer gevoelige gewassen misten blijkbaar deze mogelijkheid en bevatten reeds bij lage zoutcijfers sterk gestegen hoeveelheden chloor en kationen, als gevolg waarvan de vorming van droge stof ernstig gehinderd werd.

De gewassen vlas, aardappelen en wierbonen namen zowel wat zoutgevoeligheid als wat ionen-opname (fig. 10 en 19) betreft een tussenpositie in; terwijl bij lage zoutcijfers de kationen en het chloor blijkbaar sterke weerstanden ontmoetten bij de opname, steeg deze laatste in een bepaald zouttraject zeer sterk. Het is opmerkelijk, dat deze plotselinge zouttoename in het gewas correspondeerde met een vrij abrupte daling van de opbrengst.

Het verband tussen de opname van kationen resp. chloor enerzijds en de opbrengst anderzijds wordt nog eens duidelijk gedemonstreerd in figuur 23 waar de gegevens van zomergerst, vlas en erwten als voorbeeld zijn weergegeven.

Uit deze figuur valt af te leiden, dat een zeer sterke toename van geaccumuleerde kationen of chloor gepaard ging met een val van de opbrengst tot zeer lage waarden. Deze correlatie schijnt algemeen geldig te zijn, daar de overige gewassen een beeld vertoonden, steeds overeenkomend met dat van een der gewassen in bovenstaande

FIG. 23. De som der opgenomen kationen in mg aeq (A) en het Cl-gehalte in mg aeq (B), vergeleken met de relatieve opbrengst (C) van enkele gewassen bij stijgende zoutcijfers van de grond

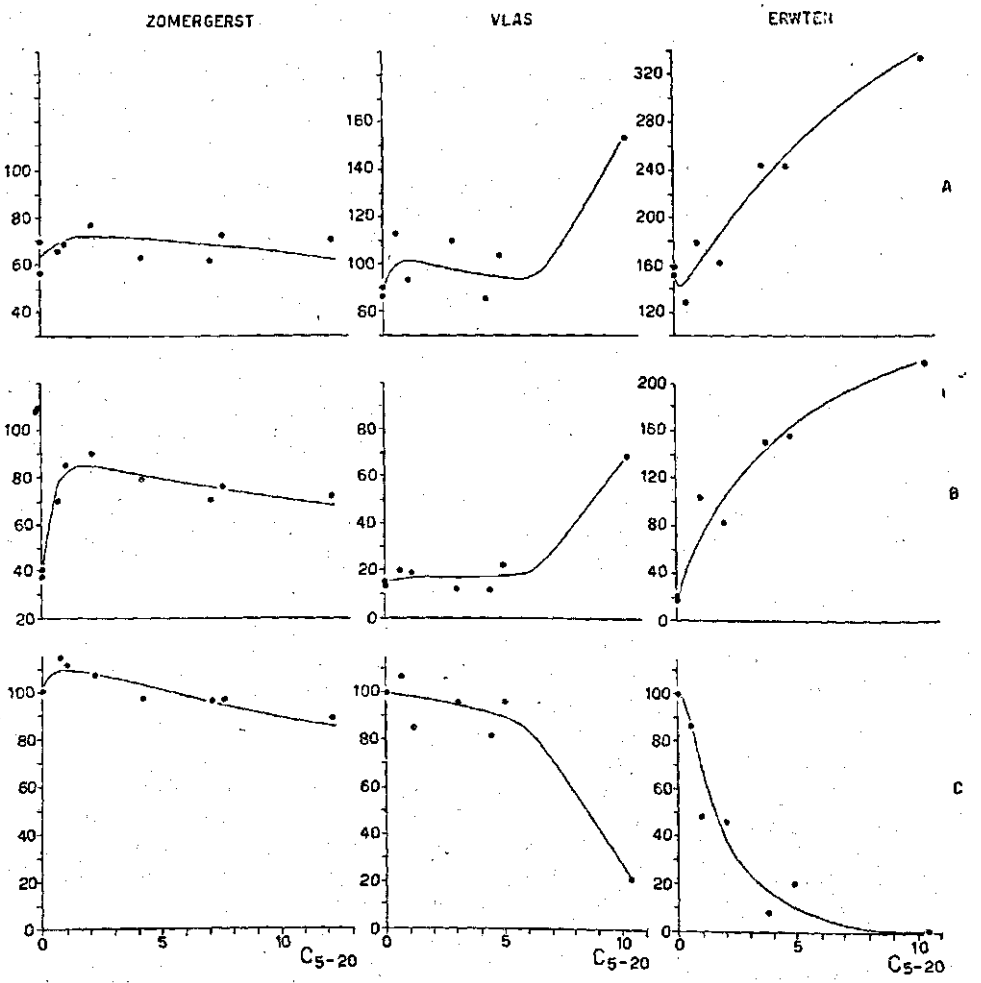


FIG. 23. *The sum of absorbed cations in m.e. (A) and the Cl-content in m.e. (B), in comparison with the relative yield (C) of spring barley (left), flax (centre) and peas (right)*
C_{5-20} = *salinity figures of the soil*

figuur. De gegevens van suikerbieten, haver en tarwe correspondeerden met die van gerst, wierbonen kwamen overeen met vlas en bruine bonen sloten zich aan bij erwten.

De productie van een gewas hangt dus blijkbaar nauw samen met de mate, waarin het gewas zouten (vooral chloor) accumuleert uit substraten met stijgende zoutgehalten of nauwkeuriger uitgedrukt: naarmate bij een gewas de samenhang tussen opname en aanbod van zouten sterker tot uiting komt, is de zoutgevoeligheid van het gewas groter.

De waarschijnlijkheid is groot, dat voor alle gewassen onder vergelijkbare omstan-

digheden een bepaald zoutgehalte of zouttraject van het substraat leidt tot overschrijding van de maximaal toelaatbare zoutaccumulatie en dit zoutgehalte of -traject ligt verder van het 0-punt af, naarmate het gewas minder zoutgevoelig is. Vermoedelijk is dit verschijnsel in dit onderzoek niet bij alle gewassen geconstateerd, omdat het hoogste zoutgehalte van de proefvelden deze uiterste toelaatbare grens nog niet had bereikt.

De gedachte zou kunnen postvatten, dat bij het bovenbedoelde „critische zouttraject" de overmaat zout niet langer tegengehouden kan worden en een ongelimiteerde opname plaats vindt, die leidt tot desintegratie van het plasma, zodat de groei sterk wordt geremd.

Toch is deze zienswijze maar ten dele juist; weliswaar was blijkbaar de zoutopname gemakkelijker geworden door een sterke membraanopening, evenwel zonder dat de controlerende werking van het membraan geheel verloren gegaan was. De toename der kationen werd immers in het ene geval veroorzaakt door vergrote opname van calcium en magnesium zoals bij erwten (zie fig. 17), in andere gevallen van natrium (bij aardappelen) of ook van natrium, calcium en magnesium samen zoals bij vlas. Bij bruine bonen trof men wel versterkte calcium- en magnesiumopname aan, maar niet van natrium, zelfs niet in die gevallen, waarbij de opbrengst al dicht tot nul was genaderd.

Deze specifieke selectie van ionen geldt blijkbaar in mindere mate voor anionen; de overmaat chloor in de grond leidde bij het critische zoutpunt onveranderlijk tot versterkte Cl-absorptie.

Ondanks de vele proeven over zoutopname, die in de literatuur beschreven zijn, komen toch slechts de uitslagen van een bescheiden aantal in aanmerking voor vergelijking met de bovenbeschreven resultaten. De oorzaken daarvan zijn, dat vaak maar enkele zouttrappen zijn gebezigd zodat de gegevens een schijnbaar vloeiend verloop vertonen terwijl ook dikwijls de volledige chemische analyses ontbreken. Wel vergelijkbaar zijn de proeven van LIPMAN, DAVIS en WEST (1926) met tarwe en die van GAUCH en WADLEIGH (1945) met bruine bonen. In figuur 12 werd een grafische voorstelling gegeven van de Cl-opname en de opbrengst van tarwe, ontleend aan de gegevens van LIPMAN c.s., die opklimmende NaCl-hoeveelheden aan het substraat toevoegden.

In deze figuur komt duidelijk uit dat de opbrengst een grote depressie onderging op hetzelfde punt waar de Cl-opname sterk toenam. Eenzelfde beeld levert figuur 23 voor vlas. Weliswaar stemde de reactie van tarwe (VAN DEN BERG 1950) in de proeven van 1946-1948 niet geheel overeen met die van LIPMAN c.s., maar dit moet toegeschreven worden aan een verschil in proefomstandigheden: nog hogere zoutconcentraties bij de inundatieproeven zouden waarschijnlijk eveneens een critisch punt te zien gegeven hebben, waarbij de Cl-opname gestegen en de opbrengst gedaald zou zijn.

Niet alleen de hoeveelheid chloor, maar ook de som van de kationen nam in de proeven van LIPMAN c.s. plotseling toe boven 7 gram NaCl per liter in de voedingsoplossing, voornamelijk door een sterke stijging van de opgenomen hoeveelheid natrium. Bovendien steeg het gehalte aan stikstof aanzienlijk.

Het vaak door GAUCH en WADLEIGH (1945) onderzochte gewas bruine bonen reageerde, wat de opname van chloor en van kationen betreft, op een toenemende hoeveelheid chloriden in het substraat door een onmiddellijke en sterke stijging van de gehalten, zodat een vrijwel rechtlijnig verband tussen aanbod en opname voorkwam.

De opbrengst van het gewas vertoonde een sterke negatieve correlatie met de concentratie van het substraat. Dit is geheel in overeenstemming met de resultaten, die bij de proeven 1946-1948 (zie fig. 23 voor 1948) verkregen zijn met de zeer zoutgevoelige gewassen erwten en bruine bonen.

Het is wel duidelijk, dat niet iedere proef met een enkel gewas een uitslag zal geven, die steeds precies met de in het voorgaande vermelde resultaten overeenkomt. Voor een vergelijking zal in het algemeen een proefopzet met een flink aantal zouttrappen en verschillende gewassen nodig zijn. Alleen op die manier zal het mogelijk zijn, eventuele niveauverschillen in zoutopname bij verschillende proeven buiten beschouwing te laten.

Nu in het voorgaande is gebleken, dat de oogstdepressie van gewassen op zoute substraten in vele gevallen verband vertoont met de opgenomen hoeveelheden an- en kationen, is het gewenst nog eens terug te komen op de opvatting, dat de osmotische druk van het substraat en de daardoor bemoeilijkte wateropname door de planten oorzaak van de opbrengstvermindering zou zijn.

Verschillende zwakke punten van deze theorie werden reeds in hoofdstuk IV besproken. Naar aanleiding van de in het voorgaande behandelde zoutopname is ook nog het volgende argument tegen de theorie van belang. De wateropname hangt niet alleen af van de osmotische druk in het substraat, maar ook van die in de plant en is afhankelijk van het verschil in osmotische druk van substraat en plant. Op zoute substraten nemen planten meer zouten op, hetgeen leidt tot verhoogde concentratie in het celsap. Merkwaardig is nu dat juist de zoutgevoelige gewassen (erwten en bonen) veel zouten opnemen; op grond daarvan zou men dus bij dergelijke gewassen een langer voortgaande wateropname verwachten. De gegevens van EATON (1942) over de verschillen in osmotische druk tussen substraat en uitgeperst celvocht zijn in dit opzicht zeer illustratief. Hij vond bij een aantal gewassen, dat met toenemende zoutconcentratie in het substraat de osmotische druk van het celsap zo veel toenam, dat bij stijgende zouttrappen het verschil in osmotische druk tussen voedingsoplossing en celsap maar weinig daalde of constant bleef.

Het lijkt dan ook in hoge mate aanvechtbaar, steeds aan de osmotische druk op zichzelf een overheersende rol toe te schrijven en in overeenstemming met vele feiten om ook de toegenomen zoutopname als een belangrijke factor te zien voor de verminderde stofopbrengst. Hierboven werden reeds verschillende gegevens vermeld uit eigen onderzoek en uit de literatuur, die goed met laatstgenoemde opvatting overeenstemmen. Eveneens zijn verschillende moeilijkheden die voor de „osmotische" theorie bestaan, op logische wijze te verklaren volgens de „accumulatie" theorie.

Toch zou het onjuist zijn nu uitsluitend de ophoping van zouten in de plant verantwoordelijk te stellen voor verminderde groei en productie. Teruggrijpend op figuur 23 worde gewezen op de tenslotte toch teruglopende opbrengst van zomergerst bij hoge zoutcijfers, ondanks de daar weer dalende opname van kationen en chloor. Veel sterker was dit verschijnsel van teruglopende opbrengsten met stijgende zoutcijfers bij de proeven met granen in het jaar 1947; ook daar kon de teruggang niet verklaard worden uit de hoeveelheid opgenomen zouten.

2. CALCIUM EN ZOUTGEVOELIGHEID

Al is het mogelijk gebleken, de zoutopname zelf op te vatten als een factor die de verminderde stofvorming beïnvloedt, de dieper liggende oorzaken van de grote

verschillen die plantensoorten in dit opzicht vertonen blijven in het duister. Een nadere verklaring van de volgorde van zoutgevoeligheid kan uit de voorgaande beschouwingen niet afgeleid worden.

Indien men vasthoudt aan de opvatting, dat de versterkte opname van zouten in de plant mede verantwoordelijk is voor oogstdepressies en men overweegt daarbij, dat het calcium een grote rol speelt bij membraanverwijding of -vernauwing waardoor een verhoogde zoutopname tot stand kan komen, moet het nuttig zijn de positie van het calcium bij de verschillende plantensoorten na te gaan.

Een vergelijking van de absolute calciumgehalten der gewassen heeft weinig zin omdat deze zo sterk variëren met de plantensoort, dat daaruit geen enkele aanwijzing afgeleid kan worden.

Gedachtig aan de eerder beschreven invloed van de relatieve Ca-hoeveelheid bij de opname van kationen en chloor door de gewassen, lijkt het dan ook meer belovend, het calcium ten opzichte van de andere kationen te beschouwen. Tabel 21 geeft van 9 gewassen de relatieve hoeveelheden kationen, zoals deze op normale gronden zijn gevonden.

TABEL 21. Opgenomen kationen in % van de kationensom (in mg aeq).
Gewassen van de normale kleigronden 1948

	K	Na	Ca	Mg	
Zomergerst	44	9	33	14	*Spring barley*
Suikerbieten (blad)	30	33	25	12	*Sugar beets (tops)*
Haver	51	12	26	11	*Oats*
Zomertarwe	53	2	28	17	*Spring wheat*
Vlas	17	13	49	21	*Flax*
Aardappelen	21	0	49	30	*Potatoes*
Wierbonen	25	4	53	17	*Horse-beans*
Erwten	15	2	65	18	*Peas*
Bruine bonen	15	1	67	17	*Red kidney beans*

TABLE 21. *Cation-content in % of cation-sum in m.e.*
Crops of normal marine clay-soils 1948

De rangschikking der gewassen is in deze tabel gekozen naar toenemende zoutgevoeligheid.

De relatieve Ca-gehalten blijken onder normale omstandigheden ongeveer in dezelfde volgorde als de zoutgevoeligheid der gewassen toe te nemen. Deze overeenkomst in volgorde wijst er op, dat tussen Ca-opname en zoutgevoeligheid samenhang schijnt te bestaan.

Uit enkele publicaties blijkt, dat verschillende onderzoekers reeds getracht hebben verband te leggen tussen de mate van zoutgevoeligheid van een gewas en een of meer chemische eigenschappen. BOWER en WADLEIGH (1948) leidden o.a. uit hun proeven met toenemende Na-hoeveelheden af, dat de gewassen gevoeliger waren, naarmate onder normale omstandigheden minder van dit element werd opgenomen. Gaat men echter de opgenomen hoeveelheden na bij gewassen, die door deze auteurs niet onderzocht werden dan is wel duidelijk dat deze regel geen algemene geldigheid kan hebben. Men vergelijke bijvoorbeeld de natrium-opname van zomertarwe en vlas, beide matig gevoelige gewassen, maar met grote verschillen in Na-opname (tabel 21).

HARMER en BENNE (1941) menen dat vooral de verhouding kalium: natrium in de plant van belang is voor de reactie op het zoutgehalte van het milieu; een hoge verhouding onder normale omstandigheden zou wijzen op zoutgevoeligheid. De door hen onderzochte tien gewassen geven steun aan deze opvatting, maar andere, in hun publicatie niet opgenomen gewassen (tarwe, wierbonen, vlas) passen niet in een dergelijke serie. Uit de cijfers van BERTRAND en PERIETZEANU (1927) volgt dat dit met veel meer plantensoorten het geval is. Merkwaardig is trouwens dat HARMER en BENNE een volgorde van zoutgevoeligheid vinden, soms aanzienlijk afwijkend van de in Amerika algemeen aanvaarde; selderij b.v. staat in hun reeks tussen kroten en suikerbieten in, maar wordt gewoonlijk als zeer zoutgevoelig beschouwd (KEARNEY en SCOFIELD 1936, MAGISTAD en CHRISTIANSEN 1944).

Ook pogingen om op grond van het onder normale omstandigheden gevonden gehalte aan natrium of chloor een voorspelling te doen over de plaats van een gewas in de zoutgevoeligheidsreeks falen tengevolge van de karakteristieke soorteigenschappen.

De opvatting, dat de zoutgevoeligheid van een gewas samenhangt met de relatieve hoeveelheid calcium in de plant, wordt behalve door de rangschikking van de eerder genoemde gewassen gesteund door een aantal gegevens uit de literatuur. Tot de gewassen, die weinig zoutgevoelig zijn en een relatief Ca-gehalte lager dan 30 % hebben behoren o.a. milo (EATON 1942), spinazie (LEHR 1949) en Engels raaigras (VAN ITALLIE 1935). Een middelmatig Ca-percentage (30-45 %) en een matige zoutgevoeligheid hebben lucerne en tomaten (EATON 1942), terwijl perziken (HAYWARD, LONG en UHVITS (1946) en selderij (HARMER en BENNE 1941) hoge relatieve Ca-gehalten combineren met grote gevoeligheid voor zout.

Toch zijn ook wel enkele voorbeelden aan te halen van gewassen, die niet geheel in bovenstaand schema passen. Zo bevat katoen relatief 40 à 45 % calcium (COOPER 1949, EATON 1942) en behoort deze plant toch onder de groep van weinig zoutgevoelige gewassen (U.S. Reg. Salinity Lab. 1947). Ook zomergerst heeft in tabel 21 een hoger relatief Ca-gehalte dan met zijn plaats in de reeks overeenkomt.

Er zijn verschillende redenen, waarom de theorie dat het relatieve Ca-gehalte bepalend is voor de zoutgevoeligheid niet behoeft te worden verlaten terwille van een aantal afwijkingen:

1e. is het moeilijk om allerlei gewassen uit verschillende proeven te vergelijken, omdat de meeste milieufactoren verschillen zullen vertonen. Deze hebben weer invloed op de gehalten en hun verhoudingen;

2e. zou het juister zijn uit te gaan van het relatieve Ca-percentage bij kationenverhoudingen die voor de plant ideaal zijn. Voor verschillende gewassen zijn deze op normale gronden of substraten niet optimaal, maar is verschuiving van de verhouding ten gunste van de eenwaardige ionen gunstig voor groei en productie. Dit geldt o.m. voor zomergerst, zoals nog zal blijken en waarschijnlijk ook voor de katoenplant, die zeer gunstig reageert op natriumbemestingen (HOLT en VOLK 1945). Optimale ionen-verhoudingen in grond en plant zullen dus in deze beide gevallen leiden tot vermindering van het relatieve Ca-gehalte, zodat dan hun plaats in de „zoutgevoeligheidsreeks" meer in harmonie komt met het Ca-percentage der kationensom.

Nu is de hier gegeven voorstelling waarschijnlijk te simplistisch. In de eerste plaats

gaan lage relatieve Ca-gehalten samen met hoge relatieve gehalten aan eenwaardige ionen en omgekeerd (tabel 21). Men kan dus ook een andere formulering geven, eveneens tot bevredigende uitkomsten leidend, bijvoorbeeld: de zoutgevoeligheid van gewassen hangt nauw samen met de verhouding eenwaardige : tweewaardige ionen in de plant. Bovendien zullen ook andere, niet geanalyseerde ionen nog een bepaalde rol spelen, wat in de bovengenoemde opvattingen in het geheel niet tot uiting komt.

Het staat echter wel vast, dat calcium gewoonlijk een overheersende rol speelt als regulator van plasmamembranen. Daarvan uitgaande kan men zich van het verband tussen relatief Ca-gehalte en zoutgevoeligheid de volgende voorstelling maken. Voor iedere plantensoort bestaat een traject van optimale ionengehalten, waaraan phylogenetische en oecologische factoren ten grondslag liggen. Onder dergelijke optimale omstandigheden zal de opname van water en zouten, zodanig verlopen dat de integriteit van het plasma geen gevaar loopt. Vermindert nu ten opzichte van een ongeveer optimaal milieu de hoeveelheid calcium, terwijl de andere componenten toenemen dan zal dit een openende werking op het membraan hebben; daardoor kan aanvankelijk de opname van water hoger worden dan op grond van de osmotische druk verwacht zou worden, maar tevens wordt minder weerstand geboden aan de passage van zouten. Deze toegenomen zoutopname en de door de hogere osmotische druk tenslotte verminderde wateropname hebben nadelige gevolgen voor het groeiproces, zoals eerder is aangetoond.

Het ligt voor de hand, dat een dergelijke relatieve Ca-afname ernstiger gevolgen heeft voor gewassen met een hoog dan voor die met een laag aandeel van calcium in het totaal der kationen; het calcium in de eerstbedoelde gewassen heeft blijkbaar een veel grotere invloed en vervult wellicht meer functies dan in de laatstgenoemde. In sommige der gewassen, die relatief weinig calcium vragen, treedt ook luxe-consumptie van calcium op in milieu's, juist optimaal voor veel calcium vragende plantensoorten, zoals nog later zal blijken.

Het is hier ook de plaats er op te wijzen, dat niet alleen een laag Ca-niveau, maar ook een te groot Ca-aanbod tot membraanopening en versterkte zoutopname leidt (BUNGENBERG DE JONG 1942). Het punt, waarop de maximale membraanverdichting wordt overschreden ligt voor calcium zelfs bij lagere concentraties dan voor eenwaardige ionen.

VI. DE INVLOED VAN DE KATIONEN OP DE GROEI

In het voorafgaande viel de nadruk op de invloed, die door de totale hoeveelheid opgenomen zouten op de stofvorming werd uitgeoefend.

Men kan daarnaast de vraag stellen, hoe de verhouding der ionen in de plant is veranderd onder invloed van de wijzigingen in het milieu en in hoeverre daardoor groei en productie der gewassen zijn beïnvloed. Hieronder zal getracht worden om deze vragen te beantwoorden voorzover het de belangrijkste kationen aangaat.

Bovendien bestaat de mogelijkheid, dat bij deze gestoorde ionen-verhoudingen bepaalde ionen in het minimum geraken. Inderdaad zijn typische beschadigingsverschijnselen gevonden, die wezen op tekorten van bepaalde kationen. Deze verschijnselen en de daarmee samenhangende groeidepressies zijn in het laatste deel van dit hoofdstuk behandeld.

Bij de opname van kationen door de plant spelen antagonistische effecten een grote rol. Deze effecten kwamen vooral duidelijk uit bij vergelijking van de verhouding der kationen in de verschillende gewassen. Daarom is tussen de bespreking van deze verhouding en die van de tekorten aan bepaalde kationen een paragraaf over antagonismen ingelast.

1. De verhouding der kationen en de groei

De verhoudingen van de geadsorbeerde kationen in de verschillende onderzochte gronden varieërden te weinig om op grond daarvan een goed inzicht te verkrijgen in de optimale onderlinge relaties. Toch is het instructief, aan de hand van enkele voorbeelden na te gaan, welke invloed uitging van bepaalde ionen-verhoudingen in grond en gewas zoals deze bij dit onderzoek zijn aangetroffen. Als voorbeeld zullen de gewassen zomergerst, vlas en erwten dienen, vertegenwoordigers van resp. goed, matig en weinig zoutresistente gewassen. Wat de proefvelden betreft zijn velden gekozen uit het jaar 1948 met zo regelmatig mogelijk opklimmende zoutcijfers. De te vergelijken gegevens zijn in tabel 22 samengevat.

De gronden, die geïnundeerd zijn geweest hadden een ongeveer overeenstemmende ionenverhouding, ondanks de zeer verschillende zoutgehalten. Voor de verklaring daarvan wordt naar hoofdstuk II verwezen. Alleen het proefveld Gw 53 had wat meer natrium en magnesium en minder calcium geadsorbeerd.

Het gedrag der gewassen was nogal uiteenlopend, zodat bespreking van de resultaten per gewas plaats zal vinden, terwijl daarbij ook de minder volledige gegevens van andere proeven gebruikt zullen worden.

Zomergerst nam op de inundatiegronden zoveel natrium op, dat niet alleen het aandeel van calcium, maar ook dat van kalium kleiner werd. Niettemin schaadde dit op zichzelf de productie niet; integendeel, het gewas reageerde daar gunstig op. Het lijkt er dus veel op, dat de tenslotte duidelijk optredende opbrengstdaling bij Gw 51c (C = 12.3) niet geweten kan worden aan de veranderde kationenverhouding, maar op andere oorzaken moet berusten.

Enkele gegevens uit 1946 en 1947 bevestigden de resultaten van 1948 niet alleen, maar wezen zelfs uit, dat nog verder van normaal afwijkende-ionen-verhoudingen in de plant onder de toen heersende omstandigheden een gunstig effect teweegbrachten. Dit volgt uit tabel 23.

TABEL 22. Kationenverhoudingen in verschillende gronden en gewassen (bloeistadium) met relatieve opbrengsten in 1948

Proefveld	Zoutcijfer	Grond				Zomergerst						Vlas					Erwten					
		% geadsorbeerd				% van mg aeq kationensom				Opbrengst in %		% van mg aeq kationensom				Opbr. in %	% van mg aeq kationensom				Opbrengst in %	
		K	Na	Ca	Mg	K	Na	Ca	Mg	Zaad	Stro	K	Na	Ca	Mg	Stro	K	Na	Ca	Mg	Zaad	Stro
Gw 47	–[1]	3	3	90	4	49	6	34	11	100	100	19	9	51	21	100	18	1	65	16	100	100
Gw 37	0,7	5	17	52	26	41	31	16	12	114	> 100	38	19	24	19	107	24	18	30	28	83	124
Gw 55c	1,2	7	21	52	20	35	40	16	9	111	> 100	26	18	31	25	85	18	10	46	26	48	< 100
Gw 53	4,2	6,5	27,5	42	24	46	23	18	13	97	> 100	25	14	37	24	79	–	–	–	–	–	–
Gw 52	4,9	7,5	22,5	52	18	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	17	12	45	26	20	61
Gw 51a	9,4	6	19	52	23	41	29	15	15	97	> 100	13	25	35	27	21	14	8	48	30	7	24
Gw 51c	12,3	6	20	50	24	39	29	17	15	89	< 100	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Exper. field	*Salinity figure*	*Soil*				*Spring barley*						*Flax*					*Peas*					
		% adsorbed				*% of m.e. sum cations*				*Yield in %*		*% of m.e. sum cations*				*Yield in %*	*% of m. e. sum cations*				*Yield in %*	
		K	*Na*	*Ca*	*Mg*	*K*	*Na*	*Ca*	*Mg*	*Grain*	*Straw*	*K*	*Na*	*Ca*	*Mg*	*Straw*	*K*	*Na*	*Ca*	*Mg*	*Seed*	*Straw*

[1] niet geïnundeerd *not inundated*

TABLE 22. *Ratios of cations in different soils and crops (flowering-stage) with relative yields in 1948*

TABEL 23. Kationenverhoudingen in zomergerst en opbrengst in 1946 en 1947

Proefveld	Jaar	Zoutcijfer	% van mg aeq kationensom				Opbrengst in %	
			K	Na	Ca	Mg	graan	stro
Gw 19 . . .	1946	0,6	25	48	14	13	113	> 100
Gw 12 . . .	1946	2,7	38	38	10	14	110	> 100
Gw 37 . . .	1946	5,9	32	37	11	20	139	> 100
Gw 47 . . .	1947	– [1]	65	4	22	9	100	100
Gw 19 . . .	1947	0,5	26	38	10	26	90	117
Gw 37 . . .	1947	1,4	46	30	12	12	113	98
Exper. field	*Year*	*Salinity figure*	*% of m.e.-sum cations*				*Yield in %*	
			K	*Na*	*Ca*	*Mg*	*grain*	*straw*

[1] niet geïnundeerd *not inundated*

TABLE 23. *Ratios of cations in barley and yield in 1946 en 1947*

Ook in deze gevallen blijkt de opbrengst hoger te zijn dan normaal was in de jaren 1946 en 1947, ondanks de bijzonder sterk gewijzigde ionenverhoudingen. Een uitzondering vormt misschien het proefveld Gw 19 uit 1947, dat een wat lagere korrelopbrengst gaf. Het aandeel van kalium en calcium was hier ook wel extreem laag en dat van magnesium zeer hoog. Voorzover in deze jaren proefvelden voorkwamen met hogere zoutcijfers, niet opgenomen in bovenstaande tabel, was de kationenverhouding in het gewas van dezelfde orde van grootte.

De cijfers uit de tabellen 22 en 23 demonstreren twee dingen duidelijk en wel:

1. Het is onwaarschijnlijk, dat de opbrengst van zomergerst in de jaren 1946–1948 op zoute gronden ooit een grote vermindering heeft ondergaan door wijzigingen in de onderlinge verhouding van opgenomen kationen. Voorzover oogstdepressies zijn opgetreden, moeten daarvoor meestal andere omstandigheden verantwoordelijk gesteld worden.
2. Het is integendeel zeer waarschijnlijk dat de onderlinge verhouding van opgenomen kationen op normale gronden niet de meest gunstige constellatie vormt voor een optimale productie. Deze optimale productie zal ongeveer bereikt kunnen worden bij een verhouding:

   40 % K, 30 % Na, 15 % Ca, 15 % Mg

   in het gewas terwijl op normale gronden ongeveer een verhouding voorkomt van:

   50 % K, 5 % Na, 30 % Ca, 15 % Mg

Vlas. De gegevens over dit gewas laten minder gemakkelijk een interpretatie toe dan bij zomergerst het geval was. De verhoogde opbrengst op proefveld Gw 37 (tabel 22) wijst wel op een toelaatbare daling van het Ca-aandeel in de opgenomen kationen. Er bestaat evenwel goede reden om de verhoging van de opbrengst in dit geval vooral in verband te brengen met de toename van kalium. Het kaliumaandeel was bij het proefveld Gw 47, dat op niet-geïnundeerde grond was gelegen, wel extreem laag; dat daardoor de opbrengst is gedrukt, is wel waarschijnlijk.

Vergelijkt men vervolgens de resultaten van de proeven Gw 55c en Gw 53 met die van Gw 37, dan kan de neiging bestaan de opbrengstvermindering van de eerstgenoemde proeven in verband te brengen met het zoutcijfer. Het is evenwel niet in te zien, hoe een stijging van het zoutcijfer van 0,7 op 1,2 een opbrengstdaling van 107 % op 85 % kan geven, maar een zoutcijferstijging van 1,2 op 4,2 slechts een oogstdaling van 85 % op 79 %. Waarschijnlijker is in dit geval een ongunstige invloed van de veranderde kationen-verhoudingen bij de proefvelden Gw 55c en Gw 53.

Ter staving van deze opvatting volgt in tabel 24 een overzicht van kationen-verhoudingen in 1946 en 1947.

TABEL 24. Kationen-verhoudingen in vlas en opbrengst in 1946 en 1947

Proefveld	Jaar	Zoutcijfer	% van mg aeq kationensom				Opbrengst stro in %
			K	Na	Ca	Mg	
Gw 19	1946	0,6	51	14	14	21	79
Gw 19	1947	0,5	44	16	15	25	100
Gw 37	1947	1,4	35	25	19	21	90
Exper. field	*Year*	*Salinity figure*	*% of m.e.-sum cations*				*Yield in % (straw)*
			K	*Na*	*Ca*	*Mg*	

TABLE 24. *Ratios of cations in flax and yield in 1946 en 1947*

Ondanks lage zoutcijfers, die nauwelijks de productie geschaad kunnen hebben, daalde ook in deze jaren de opbrengst in twee van de drie gevallen.

De variabiliteit van de gegevens in verschillende jaren is groot en verhindert het geven van een ongeveer gemiddelde ionen-verhouding waarbij oogstdepressies gaan optreden. Maar wel blijken afwijkingen van ionen-verhoudingen in het gewas zoals deze op normale gronden voorkomen, meestal niet onschuldig te zijn indien het Ca-aandeel daalt tot ongeveer de helft van zijn oorspronkelijke waarde, terwijl het aandeel van natrium en magnesium toeneemt.

Een oogstdepressie van 10 à 15 % kan in dat geval verwacht worden.

Voor de bij hogere zoutcijfers opgetreden grotere oogstdepressies bij vlas zal dus gelden, dat deze mede een gevolg kunnen zijn van de veranderde ionen-verhouding.

Erwten. De daling van de opbrengst op proefveld Gw 37 (tabel 22) is een aanwijzing voor de gevoeligheid van dit gewas voor veranderingen in de verhouding der opgenomen kationen. Ook in 1946 bleek dit uit gegevens van proefveld Gw 19, dat een zoutcijfer had van 0,6 terwijl de ionen-verhouding:

33 % K, 17 % Na, 25 % Ca en 25 % Mg

in het gewas voorkwam en de opbrengst slechts 36 % van normaal bedroeg.

De conclusie, dat deze opbrengst-dalingen te wijten zouden zijn aan de gewijzigde ionen-verhouding kan niet met volle zekerheid getrokken worden tengevolge van de omstandigheid, dat het gewas op deze proefvelden met lage zoutcijfers toch reeds aanzienlijk meer chloor had opgenomen dan normaal. In 1946 was b.v. het Cl-gehalte van erwten op een normale grond 0,31 %, maar op het bovengenoemde proefveld

Gw 19 het drievoudige (1,00 %), zodat de mogelijkheid niet is uitgesloten, dat het gestegen Cl-gehalte de opbrengst nadelig beïnvloed heeft.

Toch is een nadelige invloed van de kationen-verhouding niet onwaarschijnlijk, wanneer gelet wordt op het in vele opzichten met erwten overeenkomende gewas bruine bonen. Hiervan was in 1948 de normale verhouding der kationen in het gewas:

18 % K, 1 % Na, 68 % Ca, 13 % Mg

Op proefveld Gw 37 kwam de volgende verhouding in het gewas voor:

25 % K, 2 % Na, 39 % Ca, 24 % Mg

terwijl de opbrengst in het laatste geval slechts 65 % van normaal bedroeg. Bij dit gewas nu kan geen twijfel bestaan aan de funeste invloed van de verandering in ionenverhouding, omdat noch de totale hoeveelheid opgenomen kationen noch het opgenomen chloor was toegenomen ten opzichte van de normale hoeveelheid.

Daarom lijkt ook voor erwten de waarschijnlijkheid groot, dat de veranderde kationen-verhouding in het gewas de productie heeft geschaad.

Of deze factor overigens een belangrijke rol heeft gespeeld op proefvelden met hogere zoutgehalten, is moeilijk vast te stellen. Weliswaar lijkt de verhouding der kationen weer meer naar normaal te neigen bij hoge zoutcijfers, maar het aandeel van kalium daalt tot zeer lage, dat van magnesium tot hoge waarden. Wel zal bij hoge zoutcijfers vooral de toename van zouten in de plant een rol gespeeld hebben bij de opbrengstdepressie (hoofdstuk V).

De bovenstaande afwijkingen van de normale ionen-verdelingen in gewassen hangen samen met de in zoute gronden gewijzigde verhouding van geadsorbeerde ionen. Deze verhouding kan normaliter gesteld worden op:

2 % K, 3 % Na, 86 % Ca, 9 % Mg

Deze cijfers vormen het gemiddelde van de in deze proeven gebruikte normale gronden. De gemiddelde verhouding in een aantal zoute gronden met lage zoutcijfers in 1946, 1947 en 1948 was:

6 % K, 17 % Na, 51 % Ca, 26 % Mg

Men kan nu de reactie der gewassen ook betrekken op de ionen-samenstelling van het adsorptiecomplex en eenvoudigheidshalve stellen, dat zomergerst gunstig, vlas meestal iets ongunstig en erwten en bonen ongunstig reageerden, indien geadsorbeerd calcium terugliep tot ongeveer 50 % van de som der uitwisselbare kationen.

Ook van andere gewassen zijn gegevens voorhanden, waarvan het resultaat zonder nadere detaillering weergegeven wordt. Evenals gerst, reageerden ook haver en suikerbieten gunstig op de afname van calcium in grond en gewas. Bij suikerbieten gold dit in bijzondere mate voor het loof, terwijl de wortelopbrengst vrijwel onveranderd was ten opzichte van normaal en het suikergehalte enigszins was verlaagd. De mogelijke redenen van deze voor loof en wortel verschillende reactie worden nog in een volgend gedeelte van dit hoofdstuk behandeld.

Op zomertarwe had de veranderde ionen-verhouding niet steeds hetzelfde effect; terwijl in 1946 en 1947 een gunstige invloed tot uiting kwam, was de reactie in 1948 bepaald niet gunstig. De waarschijnlijke reden hiervan zal eveneens in een volgend gedeelte worden besproken.

Bij wierbonen en aardappelen bestond, evenals bij vlas, meestal enige nadelige invloed van de gewijzigde ionen-verhouding op de opbrengst.

Uit dit korte overzicht valt af te leiden dat de afname van calcium en de toename van natrium en magnesium in de grond, gepaard gaande met een laag zoutcijfer, een gunstig effect had bij de gewassen die als zoutresistent bekend staan, terwijl een nadelige invloed optrad bij de zoutgevoelige gewassen. Deze feiten bevestigen de veronderstelling, dat de zoutgevoeligheid samenhangt met de verhouding der kationen en dat vooral het Ca-aandeel daarin een rol van betekenis speelt, zoals eerder uitvoerig is betoogd.

Verschillende onderzoekers hebben door middel van potproeven de reactie van gewassen nagespeurd, indien in het adsorptiecomplex een deel van het calcium vervangen werd door natrium of een ander ion.

GEDROIZ (1931) verzadigde het complex geheel met een ion en constateerde, dat alleen ingeval calcium af strontium het complex geheel bezette nog een goede groei optrad. Planten kiemden niet of gingen spoedig dood, wanneer alleen geadsorbeerd kalium, magnesium af natrium voorkwam. Met toevoeging van $CaCO_3$ was de groei maar weinig beter.

JENNY en COWAN (1933) verzadigden een kleigrond met verschillende hoeveelheden calcium; tot 33 % geadsorbeerd calcium groeiden sojabonen nog vrij goed, maar bij kleinere verzadigingsgraden nam de opbrengst snel af. Het complex bevatte naast Ca- alleen H-ionen.

De bekende proeven van RATNER (1935) hadden tot resultaat: geen groei van haver en tarwe op gronden die 70 % af meer natrium (naast calcium) in het complex bevatten, maar goede groei bij een dergelijke samenstelling van het adsorptiecomplex na toevoeging van een flinke hoeveelheid gips. Bij een verhouding van 50 % geadsorbeerd calcium en 50 % natrium was de opbrengst ongeveer 10 à 15 % lager dan normaal, een cijfer dat ligt in dezelfde grootte-orde, als de oogstdepressie die tarwe in 1948 onderging bij een complexbezetting van ca 50 % calcium.

Bij tomaten vond THORNE (1946) een oogstdepressie van 10 à 30 % indien natrium 25 % van het adsorptiecomplex bezette naast 75 % calcium. Een verhouding van 60 % natrium en 40 % calcium was zeer schadelijk voor dit gewas.

De resultaten van de proeven van BOWER en WADLEIGH (1948) met bruine bonen en rode bieten zijn in fraaie overeenstemming met de gegevens van de gewassen bonen en suikerbieten, zoals deze verkregen zijn op inundatiegronden. Genoemde onderzoekers gebruikten het adsorberende materiaal „Amberlite" en verzadigden dit met verschillende hoeveelheden natrium, calcium en magnesium, zodanig dat de Na-hoeveelheid trapsgewijs toenam en calcium steeds in een verhouding van 3 : 1 met magnesium aanwezig was. Kalium werd als bemesting toegediend. Bij bonen trad al oogstvermindering op met 15% natrium in het complex; het Ca-aandeel bedroeg dan ruim 60 %. De gevoeligheid van bruine bonen bleek eveneens uit de proeven op inundatiegronden, waar 35% oogstdepressie optrad, indien het adsorptiecomplex o.a. ruim 50% calcium en 17% natrium bevatte.

Rode bieten reageerden gunstig op natrium, wat de bladoogst betreft. Tot 60 % natrium en 30 % calcium in het complex was de bladopbrengst minstens normaal; de wortelopbrengst steeg echter niet en daalde sterk boven 45 % natrium en 42 % calcium. Deze voor blad en wortels uiteenlopende reactie werd ook bij de proeven op geïnundeerde grond gevonden, zoals eerder is vermeld.

Tenslotte moet melding gemaakt worden van de proeven met voederbieten, die

LEHR (1942) heeft genomen. De bieten werden gekweekt op „dusarit", een adsorberend materiaal; de geadsorbeerde ionen bestonden uit een constante hoeveelheid magnesium (6 %) terwijl natrium, kalium en calcium in verschillende verhoudingen aanwezig waren. De opbrengsten van deze objecten werden in verband gebracht met de verhouding der opgenomen hoeveelheden kationen en daarbij bleek dat de maximale loofproductie werd bereikt bij een verhouding van ongeveer 10% kalium, 20% calcium en 70% natrium in het loof, de maximale wortelproductie bij een verhouding van 50% kalium, 25% calcium en 25% natrium in de wortel.

In 1948 werd bij de inundatieproeven de maximale loofproductie gevonden bij een ionen-verhouding van: 25% K, 55% Na, 7% Ca en 13% Mg in het loof. De verhouding tussen kalium, natrium en calcium alleen was dus: 29% K, 63% Na en 8% Ca, wat voor natrium een ongeveer gelijk aandeel gaf als LEHR vond. Dit is in ieder geval een bevestiging van de stelling, dat een zeer hoog Na-aandeel in de kationen-som zeer gunstig is voor de loofontwikkeling, ook bij suikerbieten. Wat de wortelopbrengst betreft, worde volstaan met de vermelding, dat een aandeel van 25% natrium (het hoogste dat bij de inundatieproeven voorkwam) in de som der door de wortel opgenomen ionen kalium, natrium en calcium geen nadelig effect teweegbracht. Dat in dit geval geen gunstige invloed van het opgenomen natrium uitging, houdt verband met het aandeel der overige ionen. Daaraan zal later nog aandacht geschonken worden.

2. ANTAGONISMEN

Het verschijnsel, dat de versterkte opname van een ion een ongeveer gelijkwaardige depressie in opname van een ander ion tengevolge heeft, is onder de naam van antagonisme niet alleen uit permeabiliteitsstudies bekend, maar ook uit landbouwkundige proeven. Een bekend voorbeeld is de kalk-kaliwet van EHRENBERG (1919). Het is noodzakelijk onderscheid te maken tussen antagonisme, een phenomeen dat met de opname van elementen verbonden is en een eventueel vervangende functie, welke bij verschillende ionen kan bestaan binnen de plant. Het laatste kan b.v. geconstateerd worden, wanneer een veranderde verhouding van ionen in de plant niet leidt tot verminderde groei. De begrippen behoeven dus geen tegenstellingen te zijn zoals ROHDE (1939) blijkbaar meent, maar zijn per definitie onvergelijkbaar; ze kunnen zelfs zeer goed in elkaars verlengde liggen: een antagonisme bij de opname veroorzaakt wijzigingen in de ionen-verhouding met veranderde concentraties in het substraat en kan aanleiding geven om te spreken over vervangende functies, indien de ionen-som in de plant ongeveer constant blijft en geen groeistoringen optreden (MASCHHAUPT 1934).

De uitgebreide literatuur over antagonismen (BURSTRÖM 1934) vermeldt zowel quantitatief als kwalitatief zelfs voor dezelfde objecten uiteenlopende resultaten. Een specimen daarvan is het effect van calcium. Hoewel over de rol van tweewaardige ionen, in het bijzonder van calcium, ten opzichte van eenwaardige de gedachten vrij eensgezind gaan in de richting van antagonistische werkingen, trekt VIETS (1944) uit zijn proeven over K-opname de conclusie, dat geen antagonistisch maar een synergistisch effect van calcium, magnesium, strontium en barium op de K-opname bestaat.

Bij permeabiliteitsmetingen vond KAHO (1926) dat tussen twee kationen een des te sterker antagonisme optrad, naarmate ze in een lyotrophe reeks verder uiteen stonden. Zoals bij de theorieën over zoutopname al uiteengezet is, heeft BUNGENBERG DE JONG er op gewezen dat een- en tweewaardige ionen hetzelfde effect hebben op de permeabiliteit, maar dat de concentratie van belang is voor de permeabiliteit en voor

het antagonistisch effect. Een deel van de in de literatuur vermelde tegenstellingen bij antagonistische werkingen zal dus met concentratieverschillen in het substraat samenhangen.

De verrichte gewas-analyses geven gelegenheid deze antagonismen ook te bestuderen bij de gewassen op zoute gronden. Worden daartoe de opgenomen absolute hoeveelheden kationen beschouwd, dan zijn tegengestelde werkingen in sommige gevallen duidelijk zichtbaar. In andere gevallen doen zich moeilijkheden voor bij de interpretatie, omdat de totale hoeveelheid opgenomen kationen niet steeds constant was, maar sterk schommelde zoals bij bruine bonen en erwten het geval was. Daarom is het beter de componenten in een percentage van de totale hoeveelheid kationen uit te drukken. Dit is voor de opname door enkele gewassen uitgevoerd in figuur 24.

FIG. 24. Antagonistische effecten in suikerbieten (A), bruine bonen (B) en zomergerst (C). Ordinaat: kationen in % van de kationen-som

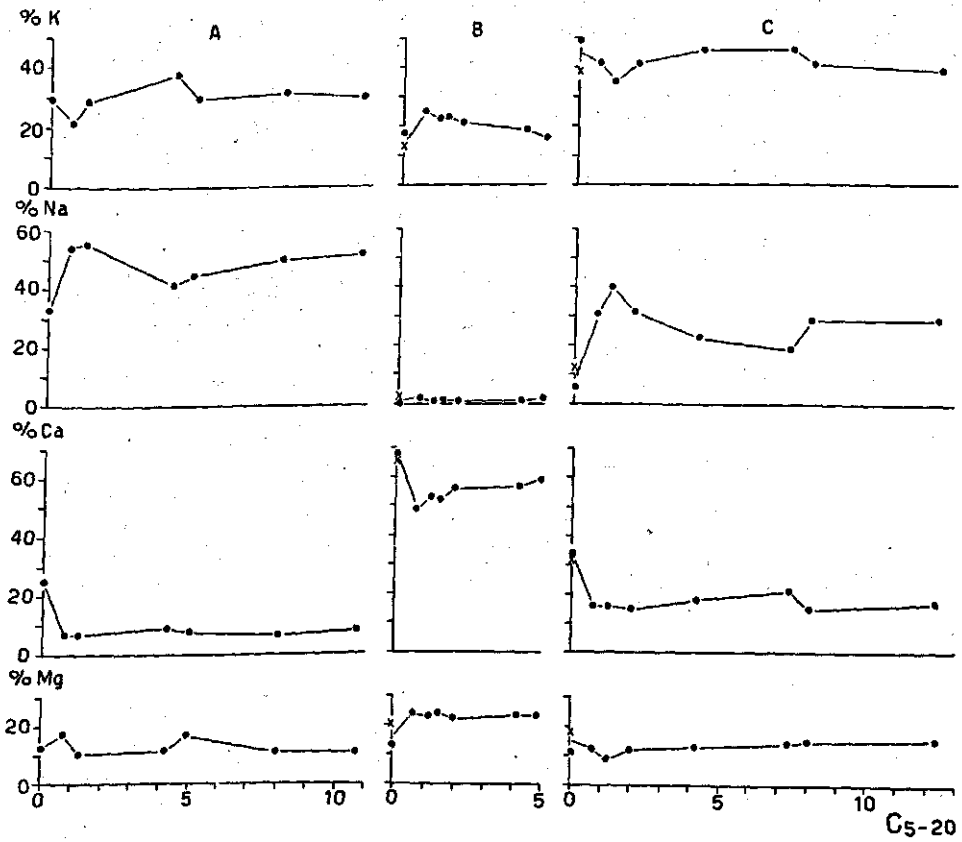


FIG. 24. *Antagonistic effects in sugar beets (A), red kidney beans (B) and spring barley (C). Ordinate: cations in % of sum of cations*

Zoals na de voorgaande hoofdstukken nauwelijks anders mocht worden verwacht, komen in deze proefserie opnieuw en nu ten aanzien van het kationen-antagonisme,

de sterk individuele eigenschappen der plantensoorten tot uiting; deze spreken blijkbaar sterker dan de physisch-chemische eigenschappen der ionen.

Bij zomergerst springt een duidelijk antagonisme tussen kalium en natrium in het oog, versterkt door dat tussen natrium en calcium; het magnesium schijnt een ondergeschikte rol te spelen. Ten aanzien van het magnesium werd hetzelfde bij haver gevonden, wat in overeenstemming is met de gegevens van LUNDEGÅRDH (1932) over dit gewas. Magnesium werkte echter duidelijk tegengesteld aan kalium bij suikerbieten, terwijl bij bieten tevens een uitgesproken calcium-natrium-antagonisme optrad.

De uitsluiting van natrium door bruine bonen bewerkte een antagonisme tussen kalium en magnesium enerzijds, tegen calcium anderzijds.

Deze variabiliteit in ionen-antagonisme op dezelfde substraten, nog versterkt indien andere gewassen worden beschouwd, moet zeker als een tweede oorzaak gezien worden van de uiteenlopende opvattingen in de literatuur.

Bovendien bestaat de mogelijkheid, dat bepaalde omstandigheden die de opname van ionen beïnvloeden, ook de antagonistische werkingen zouden kunnen veranderen. Tendenzen in deze richting worden gevonden bij vergelijking van gegevens uit de jaren 1946, 1947 en 1948, in welke jaren waarschijnlijk de temperatuur de ionen-opname heeft beïnvloed (hoofdstuk V). Een vergelijking van figuur 24 met de onderstaande figuur 25 toont, dat wel in alle jaren een duidelijk K- Na-antagonisme optrad, maar in 1946 en 1947 kwam de tegengestelde opname van calcium en magnesium bij niet te hoge zoutcijfers veel meer naar voren dan in 1948.

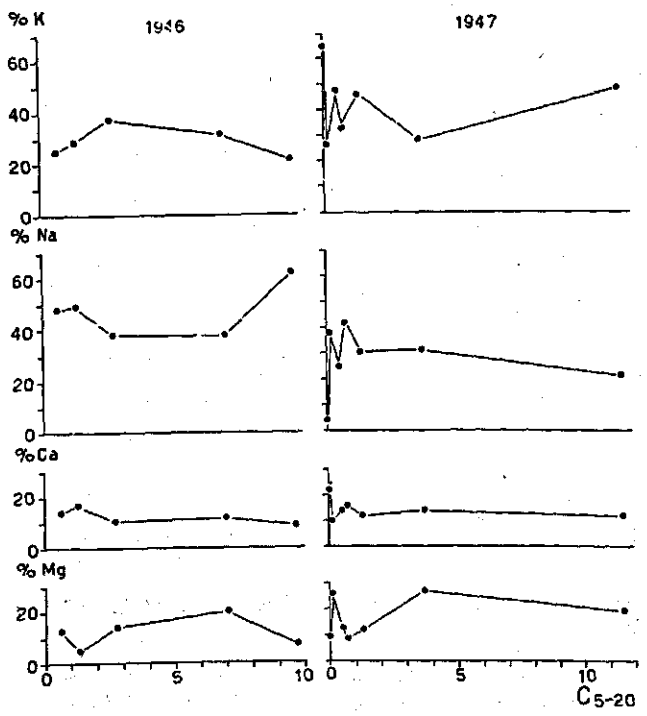


FIG. 25. Antagonisme in verschillende jaren. Zomergerst. Vergelijk fig. 24.

FIG. 25. *Antagonism in different years. Spring barley. Compare fig. 24.*

Ook op grond van geheel andere overwegingen moet men aannemen, dat antagonistische werkingen voor dezelfde plantensoort allerminst op gelijke wijze tot uiting komen. Dit zal namelijk in belangrijke mate afhangen van het concentratietraject, waarin wordt geëxperimenteerd. Immers, de plant streeft niet alleen naar handhaving van een zekere optimale hoeveelheid kationen, maar ook is een zekere minimumhoeveelheid vereist en slechts een bepaalde maximumhoeveelheid toelaatbaar. In proeven, waarbij de opname van een bepaald ion zich beweegt in de nabijheid van de minimumgrens, zal een overvloedig aanbod en een vergrote opname van een ander ion nauwelijks meer invloed uitoefenen op de opname van het eerste ion, maar gecompenseerd worden door verminderde opname van een ion waarvoor nog een zekere speling bij de opname bestaat.

Zo krijgt men uit figuur 25 de indruk, dat het antagonisme tussen natrium en calcium bij zomergerst minder sterk sprak bij het hoogste Na-percentage, omdat een Ca-hoeveelheid van ca 10% onder die omstandigheden ongeveer een minimum voorstelde; in dit geval daalde dan ook niet de relatieve calcium-, maar de magnesiumopname. Soortgelijke situaties kunnen de antagonistische effecten maskeren en in verschillende proeven tot niet-vergelijkbare resultaten leiden.

Uit de hier beschreven proeven is het uiteraard slechts mogelijk een beperkt inzicht te krijgen van het kationen-antagonisme omdat in het substraat in het algemeen slechts ten opzichte van normaal toenemende trappen kalium, natrium en magnesium en afnemende Ca-hoeveelheden vergeleken konden worden. Hoe omgekeerd het effect zou zijn van toenemende Ca-trappen en dalende K-, Na- en Mg-hoeveelheden, staat niet vast, maar uit proeven van BURSTRÖM (1934) valt af te leiden, dat in dergelijke gevallen andere effecten kunnen optreden. Deels zal hierbij weer een rol spelen, in hoeverre een bepaalde minimum-of maximumopname van een ion is bereikt, waardoor zoals hiervoor is uiteengezet andere antagonismen tot uiting kunnen komen.

Tal van omstandigheden bepalen dus hoe en in welke mate antagonismen optreden. De belangrijkste factoren, soms onderling samenhangend, worden hieronder nog eens samengevat.

a. De concentratie der ionen in het substraat is voor de mate van het antagonistisch effect van belang (BUNGENBERG DE JONG 1942).

b. Antagonisme tussen 2 ionen hangt samen met de omstandigheid of het ene, dan wel het andere ion in het milieu overheerst. Het effect behoeft in beide gevallen niet gelijk te zijn (BURSTRÖM 1934).

c. Het bereiken van een maximum- of minimumgrens in de opname van een ion betekent veelal, dat verdere verhogingen van dit ion resp. van een antagonistisch werkend ion in de voedingsbodem geen versterkt antagonisme tot uiting brengen.

d. Iedere plantensoort heeft een eigen karakteristieke ionen-opname zodat in hetzelfde milieu door verschillende plantensoorten zeer verschillende ionen opgenomen worden en ook verschillende antagonismen op de voorgrond treden (zie c en e).

e. Sommige plantensoorten bezitten het vermogen, bepaalde ionen zelfs bij hoge milieu-concentraties uit te sluiten. (B.v.: natrium bij tarwe en bruine bonen). Verhoging van de concentratie van dit ion heeft dan weinig, verhoging van de concentratie van een ander ion in het milieu in het geheel geen invloed op de opname. Het antagonistisch effect van dergelijke concentratieverhogingen komt dan anders tot uiting dan verwacht zou worden.

f. Uitwendige omstandigheden beïnvloeden het antagonisme; het effect van de temperatuur is daarvan een voorbeeld.

g. Het is gebleken dat betrekkelijk kleine verschillen in proefduur reeds verandering in ionen-opname en in antagonisme veroorzaken. In sommige gevallen moet gedacht worden aan een overwegen van permeabiliteitseigenschappen bij korte proeven en overwegen van transportverhoudingen in de plant bij proeven van langere duur (BURSTRÖM 1934).

3. ZOUTBESCHADIGINGEN, VEROORZAAKT DOOR BEPAALDE KATIONEN

Indien de verhouding der kationen in de plant optimaal is voor de groei, mag aangenomen worden dat ieder kation in optimale hoeveelheid aanwezig is. Het is dan ook een algemeen aanvaarde conceptie, dat voor ieder ion een bepaalde concentratie binnen de plant bestaat, waarbij aan de optimale behoeften is voldaan.

Dit punt kan bij vrij hoge gehalten liggen, zoals voor kalium of calcium het geval is, dan wel bij lage, zoals voor natrium, waar het punt soms dicht bij nul ligt. Men mag aannemen, dat kleine schommelingen rondom de optimale hoeveelheid toelaatbaar zijn zonder duidelijk waarneembare afwijkingen van de groei. Er is dus eigenlijk meer sprake van een optimaal traject dan van een punt.

Het heeft dan ook zin, de aandacht te richten op de invloed van de afzonderlijke componenten, al staat a priori wel vast, dat moeilijk over een bepaald ion gesproken kan worden, zonder de andere er bij te betrekken. Tengevolge van antagonistische effecten kan immers de opname van het ene ion door een ander beïnvloed worden.

Het zijn vooral de typische beschadigingen bij verschillende gewassen, die een indruk kunnen geven over het optreden van overmaat of tekort van een element (WALLACE 1950). Bij de gewassen op zoute gronden nu traden karakteristieke symptomen op, die na nauwkeurige vergelijking met literatuurgegevens, aangevuld met enkele chemische analyses, veelal als tekorten van een der kationen geïndentificeerd konden worden.

De samenstelling van de voedingsbodems zoals deze in dit onderzoek voorkwamen was zodanig, dat zeker niet voor de vier belangrijke kationen inzicht verworven kon worden ten aanzien van overmaat of tekort dezer elementen. Op grond van de bladkenmerken kon evenwel geconcludeerd worden tot het optreden van kalium- en calcium-tekort.

De karakteristieke bladbeschadigingen uitten zich bij verschillende gewassen zeer uiteenlopend. Daarbij viel direct op, dat sommige verschijnselen eerst aan de oudste, andere juist aan de jongste organen optraden. De hierna volgende beschrijving der symptomen is op een indeling naar dit kenmerk gebaseerd. Verder is de volgorde der beschrijvingen gekozen naar afnemende duidelijkheid of frequentie der symptomen. Voorzover de verklaring der beschadigingen gegeven kon worden, volgt deze onmiddellijk op de beschrijving der verschijnselen. Ook de niet verklaarde symptomen zijn hieronder beschreven. In fig. 27 zijn enkele beschadigingen afgebeeld.

a. Beschadigingen, die bij de oudste organen begonnen

Zomergerst (ras: Kenia). Enkele weken na de opkomst, meestal in het begin van de uitstoelingsperiode, begonnen de oudste bladeren een klein bruinzwart topje te krijgen, waarna dit met witte kleur afstierf. Spoedig daarna breidden zich zwartbruine vlekjes langs de rand en het midden van de bladschijf uit. Allerlei vlekvormen kwamen voor: stippen, strepen, ovale of onregelmatige langgerekte vlekken, terwijl de grootste afmeting één tot enkele mm bedroeg. In de ergste gevallen was vrijwel de

gehele bladoppervlakte met vlekken bezet (fig. 27). Tenslotte vergeelde het blad en stierf af.

Nieuwgevormde bladeren waren oorspronkelijk gezond en kregen de verschijnselen op analoge wijze, zij het meestal in mindere mate. Het gehele beeld van de aantasting was duidelijker naarmate de grond meer zout bevatte.

Tijdens het schieten trad een ander symptoom naar voren, veelal het duidelijkst te zien aan de jongste bladeren. De bladschijven van deze met de halm opgeheven bladeren hadden zelden de hierboven beschreven vlekjes, maar waren vaak niet geheel ontrold en kregen vanaf het wit wordende topje een vergeling. Daarna draaide de top enigszins spiraalvormig om zijn lengte-as, knikte vaak om op de plaats waar een kleine zijdelingse indeuking aanwezig is (± 5 cm vanaf de punt) en stierf vrij snel met een grijswitte kleur af. De vergeling zette zich daarna langzaam voort in de richting van de bladvoet. (Bij zomertarwe zal een soortgelijke beschadiging beschreven worden, die voor dat gewas juist het meest karakteristiek is).

Dit omkrullen en afsterven van de bladtop kan ook bij oudere bladeren voorkomen, zodat het eindbeeld van de zoutbeschadiging bij gerst beheerst werd door als krullen en vlaggetjes hangende grijswitte bladtoppen, waarin nog vaag zwartbruine vlekken waren te vinden bij de oudste bladeren.

Het optreden van witte bladtoppen correleerde niet duidelijk met de hoeveelheid zout in de grond, zoals wel met het optreden van de zwartbruine vlekjes het geval was.

Na nauwkeurige vergelijking van het symptoom der bruine vlekken met literaruurgegevens was het mogelijk met grote waarschijnlijkheid vast te stellen dat zomergerst op zoute grond van K-tekort te lijden had. Het door HOFFER (1941) en WALLACE (1951) afgebeelde kenmerk voor K-tekort komt nauw overeen met dat, wat als „zoutbeschadiging" op zoute gronden gevonden werd.

Uit de chemische gewasanalyse zou men nog niet direct de gevolgtrekking maken dat mogelijk K-tekort is opgetreden (zie fig. 16) al waren de relatieve K-cijfers (fig. 24) vrij laag, vooral als men bedenkt dat op normale gronden weinig kalium ter beschikking stond en de gehalten daar dus al betrekkelijk laag zijn geweest.

Een veel beter bewijs levert in dit geval een vergelijking van de analyses, die uitgevoerd zijn aan verschillende wel- en niet-beschadigde plantendelen. De analyses werden zowel verricht aan planten van een normale als van een zoute grond. De resultaten zijn in tabel 25 samengevat, terwijl fig. 26 voorbeelden van niet- en wel-beschadigde planten geeft.

De absolute K-gehalten geven weinig aanleiding tot een vermoeden van K-tekort, maar een vergelijking van de relatieve cijfers geeft een zeer laag K-aandeel te zien in alle bladeren van de planten met zoutbeschadiging, in het bijzonder van het aangetaste bladgedeelte. Merkwaardigerwijs schijnt de K-opname niet te zijn teruggedrongen door natrium, maar door calcium. Het bekende K-Ca-antagonisme komt in de afzonderlijke plantendelen dus goed tot uiting, hoewel hiervan weinig is gebleken uit de analyses van hele planten (fig. 17).

De Cl-gehalten zijn eveneens vermeld om aan te tonen, dat Cl-accumulatie zeer waarschijnlijk niet de oorzaak der bladbeschadigingen kan zijn, omdat in dit geval de schade eerder aan het basisgedeelte dan aan het topgedeelte van het blad zou zijn opgetreden. Immers, de hoogste Cl-gehalten kwamen in het basisgedeelte voor.

Erwten (ras: Mansholt's Gekruiste Extra Korte). Al spoedig na het

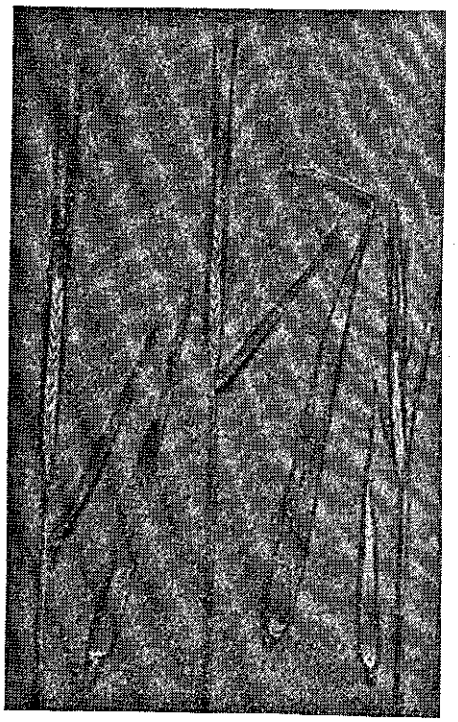


FIG. 26. Gerstplanten van normale (links) en zoute grond (midden en rechts)

FIG. 26. *Barley-plants from normal (left) and salty soil (centre and right)*

ontvouwen van de bladeren begonnen zich langs de toprand van de oudste blaadjes kleine ronde of onregelmatige vlekjes te vertonen, iets ingezonken en Havannabruin van kleur. Een strookje van de bladrand ter breedte van enkele mm leek daardoor vaag gestippeld. Spoedig ontstond vergeling om deze vlekken heen, zodat een gele bladrand ontstond, waarin de vlekken afzonderlijk zichtbaar bleven (fig. 27). Het blad ging enigszins bol staan doordat de rand naar beneden omkrulde; deze rand stierf af, terwijl ook de rest van het blad onder omkrullen langzamerhand verdorde, soms na inleidende vergeling.

Later gevormde bladeren toonden de symptomen in volgorde van aanleg, maar wanneer een aantal bladeren tenslotte was verdord zette een versneld afsterven in. De blaadjes van de middelste samengestelde bladeren stierven aan rand en top af, de bovenste bladeren verwelkten. Tenslotte konden de planten doodgaan, waarbij geelwitte kleuren overheersten. Vooral tijdens de ontwikkeling der knoppen trad dit snelle afsterven op.

De steunblaadjes vertoonden dezelfde verschijnselen in mindere mate, terwijl de ranken vanaf de top verbruinden.

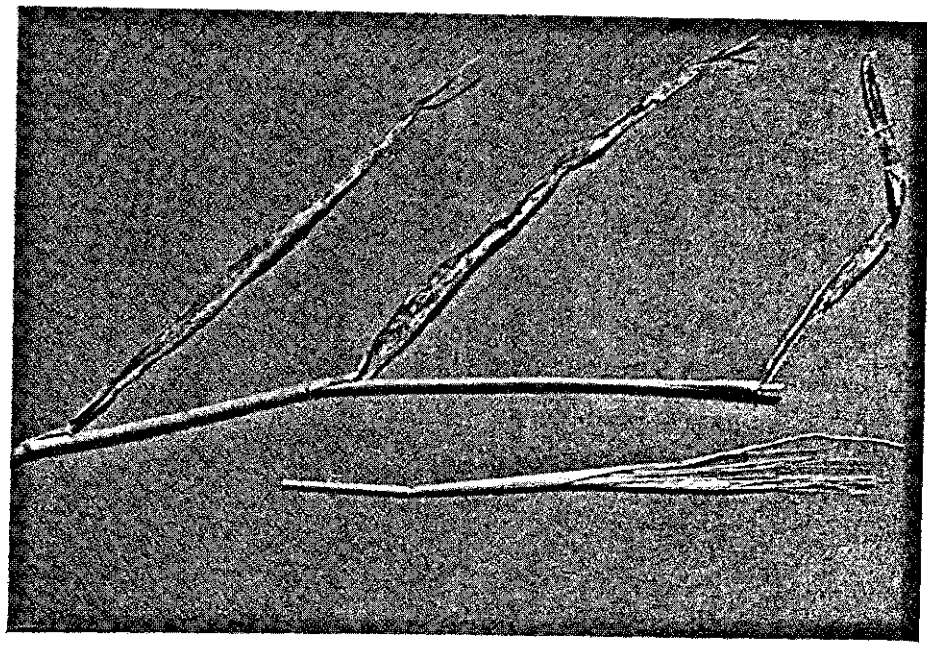
Deze zoutbeschadiging hield duidelijk verband met het zoutgehalte van de grond en nam in hevigheid toe met stijgende zoutcijfers.

Het beschadigingsbeeld deed het meest denken aan K-gebreksverschijnselen. Bij vergelijking met afbeeldingen in de literatuur kon echter nog enige twijfel aan de juistheid van deze diagnose blijven bestaan. Immers, wel stemmen alle beschrijvingen en beelden hierin overeen, dat dit gebrek het eerst zichtbaar is aan de bladranden

FIG. 27. Typische beschadigingen van gewassen op gronden, die met zout water geïnundeerd zijn geweest.

FIG. 27. *Typical injuries of crops on soils, which have been inundated with salt water.*

I: ZOMERGERST Bruine stippeling, beginnend aan de top van het oudste blad. Later chlorose. Waarschijnlijk kaliumtekort. (Vergel. fig. 27, HOFFER 1941, plaat 8D en WALLACE 1951, plaat 13.)



I: *Spring barley* Brown dots, beginning at top of oldest leaf. Later chlorosis. Probably *potassium deficiency*. (Cf. fig. 27, HOFFER 1941, plate 8D and WALLACE 1951, plate 13.)

II: ERWTEN

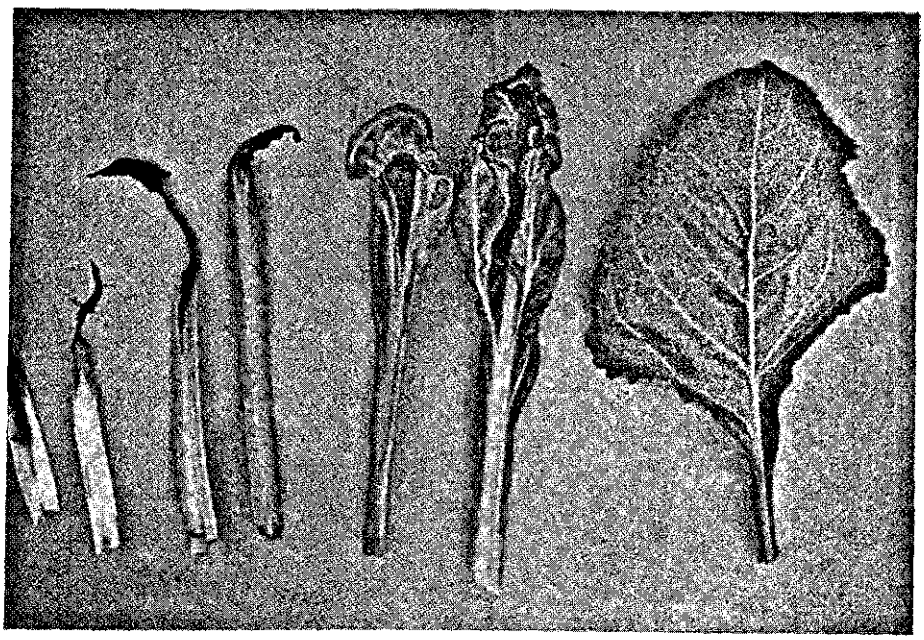
Bruine stippeling, beginnend aan de toppen van de grootste blaadjes der oudste bladeren. Later chlorose van de bladrand. Waarschijnlijk kaliumtekort. (Vergel. NED. KALI-IMP. MIJ 1951, WALLACE 1951, plaat 202.)



II: *Peas*

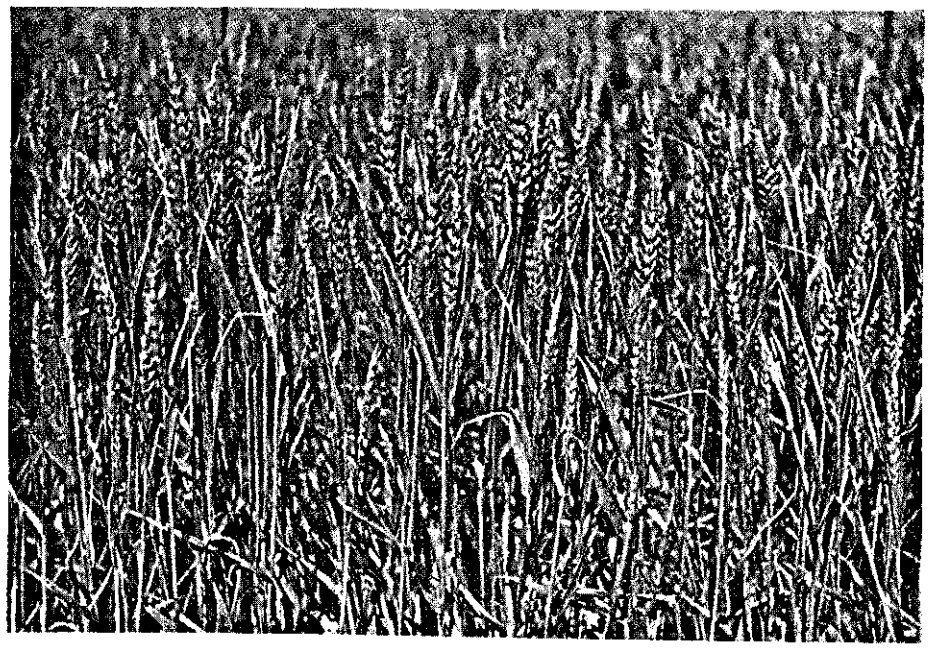
Brown dots, beginning at tops of oldest leaflets of lowest leaves. Later marginal chlorosis. Probably *potassium deficiency*. (Cf. NED. KALI-IMPORT MIJ 1951, WALLACE 1951, plate 202.)

III: BIETEN Lepelvormige jonge bladeren, die vaak zwarte punt aan de top hebben. Tenslotte komen bladstelen met dode top te voorschijn. Calciumtekort. Rechts: normaal blad. (Vergel. VAN SCHREVEN 1938, WALLACE 1951, plaat 115.)



III: *Beets* Spoonlike young leaves, often with black tops. Finally leaf-stalks with dead tips appear. *Calcium deficiency*. Right: normal leaf. (Cf. VAN SCHREVEN 1938, WALLACE 1951, plate 115.)

IV: ZOMERTARWE Spiraalvorming, omknikken en afsterven van jongste bladtoppen. Beschadiging van aartop tijdens het schieten. Calciumtekort. (Vergel. DE JAGER 1933, en gerst bij WALLACE 1951, plaat 10.)



IV: *Spring wheat* Distorting, breaking and dying of youngest leaf tops. Damage of eartop during shooting. *Calcium deficiency*. (Cf. DE JAGER 1933 and WALLACE 1951, plate 10 (barley).)

TABEL 25. Bladanalyses van gerstplanten, afkomstig van normale en zoute grond

I. Planten van normale grond (geheel onbeschadigd)

Plantendeel	mg aeq per 100 g dr.st.				% Cl in dr.st.	% van som K + Na + Ca		
	K	Na	Ca	Mg		K	Na	Ca
a. Topblad	72,2	8,2	42,2	13,8	1,67	59	7	34
b. Basisgedeelte van tweede blad .	65,6	24,7	67,8	–	2,94	42	16	42
c. Topgedeelte van tweede blad .	33,3	14,7	45,6	21,0	1,69	35	16	49

II. Planten van zoute grond (*c*: beschadigd)

Plantendeel	mg aeq per 100 g dr.st.				% Cl in dr.st.	% van som K + Na + Ca		
	K	Na	Ca	Mg		K	Na	Ca
a. Topblad	83,3	8,0	124,4	–	1,36	39	4	57
b. Basisgedeelte van tweede blad .	66,7	48,9	110,0	–	3,80	29	22	49
c. Topgedeelte van tweede blad . (beschadigd)	40,0	4,4	125,6	35,3	2,63	23	3	74

Part of plant	*K*	*Na*	*Ca*	*Mg*	*% Cl in dr.m.*	*K*	*Na*	*Ca*
	m.e. per 100 g dr.m.					*% of sum K + Na + Ca*		

TABLE 25. *Leaf-analyses of barley-plants from normal [I. not-damaged] and salty soil [II. (c. damaged)]*
a: Top-leaf b: Base-part of second leaf c: Top-part of second leaf

van de oudste blaadjes, maar in details bestaan nogal verschillen. Zo beelden ECKSTEIN, BRUNO en TURRENTINE (1937) een verschijnsel af waarbij de bladranden wel gestippeld zijn, maar de stippen hebben een meer grijze tint. Ook in het Verslag van het Centraal Kaliproefveld te Wehe (1942) wordt K-tekort zo beschreven. Bij WALLACE (1951, plaat 202) overheerst een gele tint van de bladranden. De op zoute gronden gevonden beschadiging lijkt het meest op een afbeelding in de brochure „Kentekenen van Kaligebrek" uitgegeven door de Nederlandsche Kali-Import Maatschappij (1951), waarin een meer bruine tint de beschadigde bladranden kenmerkt.

De uitgesproken stippeling van de bladrand wordt, zoals bekend, wel bij andere vlinderbloemigen duidelijk aangetroffen, zodat het op de inundatiegronden bij erwten gevonden beeld vaak meer gelijkenis vertoont met K-gebreksverschijnselen bij verwante gewassen (vergelijk b.v. lucerne bij DE TURK (1941).

De analyses van erwtenloof toonden aan, dat het absolute gehalte op zoute gronden hoger was dan op normale gronden, maar betrokken op de kationensom, daalde het K-aandeel met toenemend zoutgehalte. Dit vormt dus al een aanwijzing voor de juistheid van de diagnose.

Evenals bij gerst, zijn bij erwten verschillende plantendelen geanalyseerd van planten, afkomstig van normale en van zoute gronden. De geanalyseerde delen zijn in fig. 28 schematisch weergegeven, terwijl de analyses in tabel 26 samengevat zijn.

Uit de cijfers volgt, dat de bladranden in 't algemeen weinig kalium bevatten voorzover de planten op zoute gronden groeiden en ook de relatieve cijfers geven een zeer laag K-aandeel, zodat hieruit besloten kan worden, dat de verschijnselen inderdaad met K-tekort samenhangen. Vooral het magnesium schijnt hier een antagonistische

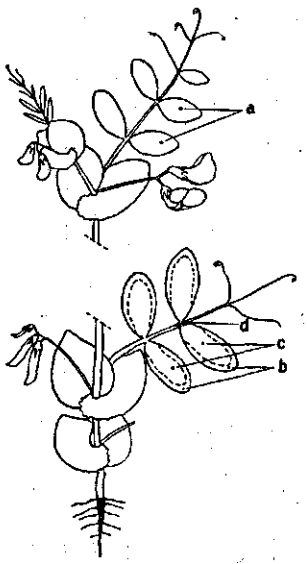


FIG. 28. Schets van geanalyseerde delen van erwtenplanten
a. Topblaadjes *b.* Bladranden *c.* Bladharten *d.* Bladstelen

FIG. 28. *Outline of analysed parts of pea-plants*
a. Top-leaflets b. Leaf-margins c. Leaf-hearts d. Leaf-stalks

TABEL 26. Analyses van erwtenplanten, afkomstig van normale en zoute grond (zie fig. 28)

I. Planten van normale grond (onbeschadigd)

II en III. Planten van zoute gronden (*b*: beschadigd)

Plantendeel		mg. aeq per 100 g dr.st.				% van som K + Na + Ca + Mg				% Cl in dr.st.
		K	Na	Ca	Mg	K	Na	Ca	Mg	
I	a	55,6	1,3	55,6	26,3	40	1	40	19	0,60
	b	58,9	13,3	137,8	42,7	23	5	55	17	0,87
	c	66,7	6,0	154,4	–	–	–	–	–	1,14
	d	55,6	16,7	88,9	22,0	30	9	49	12	0,90
II	a	40,0	3,3	50,0	41,0	30	2	37	31	1,08
	b	32,2	6,9	113,3	58,5	15	3	54	28	0,98
	c	57,8	9,3	90,0	74,7	25	4	39	32	2,38
	d	64,4	17,8	55,6	65,6	32	9	27	32	2,70
III	a	58,9	9,1	105,6	26,7	29	5	53	13	0,64
	b	24,4	15,6	106,7	65,0	11	7	51	31	1,75
	c	36,7	18,9	96,7	68,3	17	8	44	31	2,78
	d	53,3	24,4	31,1	43,1	35	16	20	29	2,82
Plant part		*K*	*Na*	*Ca*	*Mg*	*K*	*Na*	*Ca*	*Mg*	*% Cl in dr.m.*
		m.e. per 100 g dr.m.				*% of sum K + Na + Ca + Mg*				

I. Plants of normal soil (not damaged)

II, III. Plants of salt soils (part b: damaged)

TABLE 26. *Analyses of pea-plants from normal and salty soil (see fig. 28)*

werking op kalium uit te oefenen. Dit element is sterk toegenomen, veel sterker dan bijvoorbeeld natrium.

Uit de in tabel 26 vermelde Cl-gehalten volgt nog dat de bladbeschadigingen niet aan de Cl-accumulatie geweten kunnen worden, omdat in bladranden minder chloor wordt opgehoopt dan in het overige gedeelte van de blaadjes.

Wierbonen. Nadat het gewas reeds vrij ver ontwikkeld was, begonnen aan de oudste bladeren zwarte plekken aan de bladrand op te treden. De verkleuring breidde zich daarna uit over de gehele bladrand en tenslotte vanaf de bladpunt over het gehele blad. Wanneer het symptoom eenmaal was begonnen aan de oudste bladeren, vertoonde het zich vrij snel aan de jongere bladeren. In ernstige gevallen stierf op deze wijze de gehele plant af.

Bovendien ontwikkelden zich zwarte vlekken op de stengel, vlak onder en boven de grond.

Naarmate de grond zouter was, waren de symptomen duidelijker en vond het afsterven eerder plaats.

Aanvankelijk is weinig aandacht aan deze beschadiging geschonken, omdat het beeld sterk herinnerde aan de verschijnselen bij normaal afsterven.

Achteraf is gebleken, dat zeer waarschijnlijk K-gebrek de oorzaak van dit verschijnsel moet zijn geweest, wat valt af te leiden uit een afbeelding van K-gebreksverschijnselen bij WALLACE (1951, plaat 177). Absolute zekerheid daaromtrent is moeilijk te verkrijgen, vooral ook omdat K-gebrek bij wierbonen volgens het Verslag van het Centrale Kaliproefveld te Wehe (1942) tot uiting kwam in witte randen en deze witte randen ook karakteristiek waren voor tuinbonen volgens een afbeelding in de uitgave van de Nederlandsche Kali-Import Maatschappij (1951).

Toch is het niet onwaarschijnlijk dat K-gebrek op de zoute gronden optrad, wanneer gelet wordt op de chemische analyses van het gewas. Deze zijn samengevat in tabel 27.

TABEL 27. Analyses van wierbonen in het bloeistadium 1948

Proefveld	Cl 5-20	mg aeq per 100 g dr.st.				%			
		K	Na	Ca	Mg	K	Na	Ca	Mg
Normale grond	–[1]	30,4	2,4	65,0	19,5	26	2	55	17
Gw 37	0,6	41,8	19,8	45,7	27,5	31	15	34	20
Gw 55*a*	1,9	37,1	29,5	55,0	40,5	23	18	34	25
Gw 49	4,0	40,1	13,4	67,5	36,5	25	9	43	23
Gw 48	7,9	38,6	17,4	93,2	63,0	18	8	44	30
Gw 51*a*	8,4	41,7	28,7	92,5	74,5	18	12	39	31
Gw 50	10,6	39,9	22,7	116,1	84,5	15	9	44	32
Gw 51*c*	11,8	43,3	31,8	105,4	86,0	16	12	40	32
Exp. field	*Sal. fg. 5-20 cm*	*K*	*Na*	*Ca*	*Mg*	*K*	*Na*	*Ca*	*Mg*
		m.e. per 100 g dr.m.				%			

[1] niet geïnundeerd *not inundated*

TABLE 27. *Analyses of horse-beans in flowering-stage 1948*

Evenals bij erwten blijkt van K-gebrek weinig, indien alleen de absolute gehalten vergeleken worden. Door de toename van de kationen-som met stijgende zoutcijfers van de grond ging het aandeel van kalium echter sterk achteruit, terwijl de relatieve toename van magnesium het meest opvalt.

Bruine bonen (Noord-Hollands landras). Geruime tijd na de ontvouwing van de oudste bladeren verscheen op de bladrand een fijne stippeling van onregelmatig gevormde donkerroodbruine vlekjes.

De beschadiging zette zich later voort naar het midden van het blad, met vrijlating van de omgeving van de bladvoet. De vlekjes breidden zich uit tot een maximale grootte van enkele mm.

Rondom de vlekjes trad enige vergeling op; de aldus vergeelde bladrand droogde met lichtbruine kleur in en rolde naar beneden om, terwijl het blad iets bol ging staan.

Het verschijnsel is minder vaak waargenomen dan bij erwten, terwijl ook niet vaststaat of het symptoom sterker was bij hogere zoutcijfers van de grond. Het laatste is een gevolg van het feit dat de beide oudste bladeren bij bonen al spoedig afvallen op enigszins zoute grond en de verschijnselen niet op jonge bladeren waargenomen zijn.

Een vergelijking van het symptoom met literatuurgegevens levert een enigszins vage gelijkenis met K-tekort op. Voornamelijk de afbeelding in de publicatie van ECKSTEIN, BRUNQ en TURRENTINE (1937, plaat 46) vertoont verwantschap met de bovenbeschreven beschadiging, evenals het door DE TURK (1941) beschreven en afgebeelde symptoom bij sojabonen. Andere afbeeldingen laten het trekken van een parallel weer niet toe. Zekerheid verschaffen ook de chemische analyses in dit geval niet, omdat noch de absolute, noch de relatieve K-gehalten duidelijk een K-tekort doen vermoeden.

Witte bonen. Bij dit gewas werd een op dat bij bruine bonen gelijkend symptoom gevonden met dit verschil dat de vlekjes wat groter en donkerder waren, terwijl hun optreden op het blad minder gelocaliseerd was. Het is niet zo vaak gevonden als bij bruine bonen, wat verband kan houden met een ongeveer twee weken later optreden.

Bij vergelijking met gegevens in de literatuur komt de gedachte aan K-tekort weer op. Aangezien echter geen analyses van dit gewas werden verricht, kan deze mening niet nader geverifieerd worden.

Haver. Bij het begin van de schietperiode begonnen de oudste bladeren een witte bladpunt te krijgen van enkele cm lang, waarna op de bladschijf ovale geelwitte vlekjes, soms met een bruine stip in het midden verschenen. Het symptoom ging van de top naar de basis van het blad, vaak met de grootste aantasting in het midden. De vlekjes groeiden aan tot grotere onregelmatige vlekken, waarin allerlei kleuren optraden, waarbij geelwit of bruin overwogen. Ook oranje en rode tinten kwamen voor.

De top van het blad krulde vaak spiraalvormig en hing slap.

De verscheidenheid van kleuren en vormen der vlekken bij het optreden dezer symptomen maken een scherpe beschrijving onmogelijk. Verband tussen de hevigheid van de aantasting en de zoutcijfers van de grond kon niet vastgesteld worden.

Van dit symptoom is geen duidelijke parallel in de literatuur gevonden. De chemische analyses wijzen wel op een teruggang in het K-aandeel van de kationen-som maar deze vermindering is toch niet zo uitgesproken, dat daaruit tot K-tekort besloten mag worden.

b. Beschadigingen, die bij de jongste organen begonnen

Van deze beschadigingen zullen die bij bieten, zomertarwe en vlas beschreven worden.

Bieten. In de zomer, vaak na een droge periode, vertoonden de binnenste bladeren een steile stand, met lepelvormige bladlaminae en kleine vergelingen aan de rand ter weerszijde van de bladtop. De daarna volgende bladeren hadden dezelfde vorm en stand, maar de bladtop was tot een zwart puntje ineengeschrompeld. Bij de zich ontwikkelende jongere bladeren namen de bladlaminae steeds meer in omvang af, terwijl aan de bladtop een steeds langer wordend, zwart, spiraalvormig uitsteeksel te zien was. Tenslotte vormden de in het hart gevormde jongste bladeren in 't geheel geen bladlaminae meer, maar kwamen alleen als bladsteel met spiraalvormig gedraaide, zwarte punt te voorschijn (fig. 27).

Een versnelde vorming van bladeren was hiervan het gevolg. Zodra er voldoende regen was gevallen ontstonden weer normale bladeren.

Het symptoom deed zich het sterkst voor bij flink groeiende bietenplanten en zelden over het gehele veld. Onder vergelijkbare omstandigheden was de aantasting sterker bij voederbieten (ras: Groeningia) dan bij suikerbieten (ras: Kuhn P) en hield geen verband met de zoutcijfers van de grond. Integendeel, op zeer zoute percelen, waar de groei ernstig stagneerde, werd het verschijnsel niet gevonden.

De hierboven beschreven en in fig. 27 weergegeven verschijnselen zijn volkomen gelijk aan de symptomen van Ca-gebrek, gevonden door VAN SCHREVEN (1938) in proeven met Ca-trappen en ook afgebeeld in het boek van WALLACE (1951, plaat 115).

Gezien de loof-analyses is deze overeenkomst niet vreemd. Volgens fig. 24 blijkt immers dat het Ca-aandeel in de kationensom zeer sterk terugliep. Terwijl op normale gronden ongeveer 25% der opgenomen kationen uit calcium bestaat, bedroeg dit aandeel op zoute gronden slechts ca 8%, minimaal zelfs maar 5%.

Toch waren de symptomen niet in alle gevallen, waarin de Ca-opname sterk daalde, zichtbaar en meestal ook slechts over korte perioden aan de jongste bladeren. De waarnemingen toonden verder:

a. Alleen goed groeiende planten vertoonden de verschijnselen.

b. Het optreden werd vooral gesignaleerd in een droge periode, die op een groeibevorderende vochtige periode volgde.

c. De opbrengsten van het loof werden weinig gedrukt, die van suiker waren iets lager tengevolge van een verminderd suikergehalte.

In verband met punt *b* wordt herinnerd aan hoofdstuk V, waar beschreven werd dat calcium moeilijker accumuleert bij verhoogde temperatuur. De waarnemingen aan bieten wijzen er op dat wellicht vooral het transport van calcium in de plant bemoeilijkt wordt. Dit is in overeenstemming met resultaten van BURSTRÖM (1934), die vond dat bij hogere temperatuur de K- en Na-opname in bladeren en halmen van haver meer begunstigd werd dan de Ca- en Mg-opname.

Dat de opbrengst van het loof niet, die van suiker wel verlaagd werd, moet hieruit verklaard worden, dat de bladgroei in een weer vochtiger periode na de droogte sterk toenam, als het ware ter compensatie van de weinig assimilerende beschadigde bladeren. Zoals bekend gaat een dergelijke sterke bladgroei ten koste van de reeds opgeslagen suiker in de wortel, waaruit tenslotte een lager suikergehalte resulteert.

Teruggrijpend op de vorige paragraaf kan nu opgemerkt worden dat een Ca-aandeel

in de kationen-som van 5 à 10% te laag is. LEHR (1942) vond dan ook dat bij voederbieten een aandeel van 15 à 20% in het loof en 25% in de wortel gewenst was.

Uit figuur 24 volgt tenslotte nog dat vooral een antagonisme tussen natrium en calcium bestaat. Onder de omstandigheden, heersend in gronden die met zeewater overstroomd zijn geweest, is de verhouding der geadsorbeerde ionen dus blijkbaar toch niet optimaal voor bieten, maar is calcium wat te sterk gedaald of natrium wat te veel toegenomen, omdat de hoge loofopbrengst ten dele bereikt wordt ten koste van de hoeveelheid suiker.

Zomertarwe (ras: Blanka). Meestal eerst tijdens het schieten trad vergeling op van reeds enigszins om de lengte-as gerolde bladschijven, gevolgd door omknikken op 5 à 10 cm afstand van de bladtop. De geknikte punt verdroogde daarna met grijswitte kleur. Ook zonder voorafgaande vergeling kwam omknikking voor van het al of niet spiraalvormig gerolde blad, terwijl in andere gevallen het jonge blad reeds spiraalvormig uit de bladschede kwam en direct slap hing. Het hangende deel verdroogde daarna. Het verschijnsel trad het duidelijkst en ook het eerst op aan de jonge bladeren. Wanneer deze bladsymptomen duidelijk optraden, bleek bij ontwikkeling van de aar de aartop verdroogd te zijn. Soms waren slechts enkele pakjes, soms was meer dan de helft van de aar dor. Korrels werden in deze verdroogde pakjes niet gevormd.

De hevigheid van de beschadiging was niet evenredig met het zoutgehalte van de grond, maar hing vooral samen met de intensiteit van de droogte in de tijd van het in aar komen.

Meestal trad het verschijnsel regelmatig over een veld op. (Het bij zomergerst beschreven verschijnsel van witte bladpunten had enige overeenkomst met deze beschadiging).

Er is geen literatuur bekend, die bij zomertarwe gevonden verschijnselen geheel overeenstemmend beschrijft.

De bladverschijnselen zijn evenwel nauwkeurig beschreven door DE JAGER (1933), die in watercultures door toevoeging van NaCl dezelfde witte bladpunten en gedraaide bladeren te voorschijn riep als op zoute gronden zijn gevonden. Aarbeschadigingen zijn door deze onderzoeker niet behandeld, omdat zijn proeven voor het in aar komen werden afgebroken.

Bijzonder belangrijk is in de proeven van DE JAGER, dat de verschijnselen niets te maken hadden met de osmotische druk; indien deze namelijk nog werd verhoogd door toevoeging van een Ca-zout, traden de verschijnselen vrijwel niet op.

Het laatste is een bewijs voor het met dit symptoom samenhangende Ca-tekort. Daarvoor pleit ook de overeenkomst in bladbeschadiging van gerst, bij WALLACE (1951, plaat 10) als Ca-tekort aangegeven (gegevens over tarwe ontbreken in deze publicatie).

In overeenstemming met de bij bieten beschreven temperatuurinvloed bestond bij tarwe eenzelfde inductieperiode. Na een droge, warme periode begonnen de symptomen duidelijk op te treden. Blijkbaar werden ook de aren in een dergelijke periode beschadigd; bij het in aar komen werden dan pas de reeds enigszins verdroogde witte aartoppen zichtbaar.

Deze aarbeschadiging werd in 1946 en 1947 nauwelijks, in 1948 daarentegen zeer duidelijk geconstateerd. Dit vindt zijn verklaring in het tijdstip, waarop de droge periode invalt; in 1948 was dit het geval toen de jonge, nog in de bladschede gehulde aren blijkbaar juist in een gevoelig stadium verkeerden.

De eerder beschreven invloed van de temperatuur op de Ca-opname wordt dus ook bij zomertarwe bevestigd.

Uit het feit, dat de Na-accumulatie bij tarwe steeds gering is, volgt dat de opname van calcium niet door natrium, maar eventueel wel door kalium en magnesium is gestoord. De gewas-analyses wijzen er op, dat in 1948 vooral kalium antagonistisch heeft gewerkt. Dat de beschadigingen juist in 1948 zo ernstig waren is niet overeenkomstig de verwachtingen, die door de gewas-analyses waren gewekt. Terwijl immers het Ca-aandeel in de opgenomen kationensom in 1946 en 1947 maar ca 10% bedroeg op de zoute gronden, was dit in 1948 minstens 16%. Een vergelijking van de absolute Ca-gehalten doet echter zien dat in alle jaren wellicht de minimumgrens was bereikt. De minimumgehalten van het gewas (steeds op gronden met een laag zoutcijfer) waren in 1946, 1947 en 1948 resp. :

8,0 – 8,5 – 8,6 m.e. per 100 gram droge stof.

Blijkbaar hing de mate van de beschadiging, behalve van het Ca-gehalte af van de heersende omstandigheden i.c. het temperatuursverloop.

Er wordt aan herinnerd, dat bij zomergerst soortgelijke bladbeschadigingen optraden als bij zomertarwe; behalve te weinig kalium zou gerst dus ook nauwelijks voldoende calcium bevat hebben.

Vlas (ras: Concurrent). Even voor de bloei ontstond ca 10 cm beneden de top een flauwe insnoering van de stengel, die zich over enige cm kon uitstrekken. Blijkbaar ging hiermee een vermindering van de stevigheid gepaard, want de stengeltop knikte om en het hangende deel verdorde met bruine kleur. Begeleidende verschijnselen aan stengel of bladeren deden zich niet voor.

Het symptoom trad meestal zeer plaatselijk op, terwijl de mate van optreden geen verband scheen te houden met het zoutcijfer van de grond.

De aantasting van de stengeltop van dit gewas wees op de mogelijkheid, dat ook hier Ca-tekort in het spel was. Dit werd bevestigd door het onderzoek van WALLACE (1951, plaat 43).

Hoezeer dit gewas op de grens van Ca-tekort verkeerde volgt uit de omstandigheid, dat in 1947 en 1948 weinig of geen symptomen werden gevonden en in 1946 slechts plaatselijk. Dit hing ook samen met de absoluut en relatief geringe hoeveelheid opgenomen calcium in laatstgenoemd jaar t.w. resp. 12-16 m.e. per 100 gram droge stof en ca 14 % van de kationen-som. Deze getallen mogen dan ook wel als grenswaarden voor een normale groei beschouwd worden.

Vooral kalium heeft bij vlas de opname van calcium beïnvloed; in alle jaren was dan ook sprake van een duidelijk kalium-calcium-antagonisme.

Overziet men de in het voorgaande beschreven beschadigingen en hun verklaring, dan is het opvallend hoe ongeveer gelijke voedingsbodems totaal verschillende reacties in de onderscheiden plantensoorten teweegbrengen. Dit geldt niet slechts voor de ionen kalium en calcium die in het minimum kwamen, maar ook voor de ionen die sterker geaccumuleerd werden. Het K-gebrek bijvoorbeeld werd bij zomergerst bevorderd door een hoge concentratie van calcium in de beschadigde delen, terwijl bij erwten een overmaat aan magnesium tegenover een K-tekort stond. Bij het Ca-tekort is de waarschijnlijkheid groot, dat dit bij bieten vooral samenging met een sterke accumulatie van natrium; bij zomertarwe en vlas echter schijnt vooral een versterkte opname van kalium mede-oorzaak te zijn geweest van het Ca-tekort.

Deze waarnemingen accentueren nog eens de grote betekenis van de plantensoort bij de optredende antagonismen, een feit waarop reeds eerder de aandacht gevestigd werd.

Maar bovendien volgt uit het bovenstaande, dat in de plantendelen onderling ver uiteenlopende ionen-verhoudingen optreden, die leiden tot verschillen in antagonistische werkingen tussen afzonderlijke plantendelen en de gehele plant.

Voor calcium lag een tekort wel in de lijn der verwachtingen. Het aandeel van dit ion in het adsorptiecomplex was immers aanzienlijk teruggelopen en in de bodemoplossing was de verhouding tot de overige ionen zeer ongunstig geworden. Het kalium daarentegen nam zowel toe in het adsorptiecomplex als in oplossing, zij het dat de verhouding tot de andere opgeloste kationen sterk ten nadele van kalium verschoof. In het K_{HCl}-gehalte kwam de toename van kalium in de grond, in vergelijking met de toestand voor de inundatie, eveneens tot uiting (WESTERHOF, VAN BEEKOM en PRUMMEL 1951).

De meermalen opgemerkte toename der K-gebreksverschijnselen met stijgende zoutcijfers van de grond schijnt in tegenspraak te zijn met de in enkele gevallen geconstateerde vermeerdering van het K-aandeel in de kationen-som in gewassen van zoute gronden afkomstig (zie b.v. bij bruine bonen in fig. 24). De oorzaak daarvan moet gezocht worden in het lage K-gehalte van de normale gronden, die bij het onderzoek waren betrokken, waardoor ook het K-gehalte in het gewas van die gronden laag uitviel. De gewassen op de normale grond van de inundatieproef hadden dan ook hogere K-gehalten. Dat geen K-gebrek op de gewassenproefvelden op normale grond geconstateerd werd en wel bij gelijke of zelfs hogere relatieve K-gehalten in de gewassen van geïnundeerde grond wijst er op, dat op inundatiegronden ongunstige omstandigheden hebben geheerst, zodat het K-tekort daar eerder tot uiting kon komen. Men kan in dit verband bijvoorbeeld denken aan de vermindering van de hoeveelheid calcium in de plant. Bij hoge zoutcijfers van de grond liep het K-aandeel van de opgenomen kationen in het gewas in de meeste gevallen wel terug in vergelijking met het percentage kalium in gewassen van gronden met lage zoutcijfers (zie bruine bonen fig. 24, wierbonen tabel 27, erwten tabel 22).

Een belangrijke kwestie is, in hoeverre deze indicaties van K- of Ca-tekort samengaan met een ongunstige invloed op de productie. Aangezien de gevolgen niet voor alle gewassen gelijk zijn, volgt hieronder een bespreking van elk gewas afzonderlijk.

Het K-tekort was, blijkens het vrijwel ontbreken van gebreksverschijnselen, vermoedelijk gering bij zomergerst op de proefvelden met lage zoutcijfers. Op velden met hoge zoutcijfers waren de symptomen zeer sterk en de mogelijkheid bestaat dus dat K-tekort een rol gespeeld heeft bij de daar optredende oogstdepressies. Uit tabel 22 blijkt evenwel, dat zelfs op het zeer zoute veld Gw 51c nog maar een geringe opbrengstvermindering voorkwam. De conclusie moet dus zijn dat van ernstige schade tengevolge van K-tekort bij zomergerst in 1948 geen sprake is geweest.

Erwten vertoonden geen K-gebreksverschijnselen op het minst zoute proefveld Gw 37 (tabel 22); wel trad op dit veld reeds oogstvermindering op, die waarschijnlijk verband hield met de gewijzigde kationen-verhouding, zoals reeds eerder aannemelijk werd gemaakt. Met toenemende zoutcijfers van de grond werden de verschijnselen heviger en volgens tabel 22 daalde ook de relatieve hoeveelheid kalium. De in toenemende mate onharmonische ionen-huishouding zal dus op de oogst vrij zeker ongunstig gewerkt hebben. De moeilijkheid is evenwel deze invloed te scheiden van

andere, eveneens met stijgende zoutcijfers nadeliger wordende omstandigheden zoals de toename van opgenomen chloor en kationen. Het is van belang hier op te merken, dat de beschadiging bij erwten waarschijnlijk inderdaad veroorzaakt is door een tekort aan kalium en niet door een ophoping van het antagonistisch werkende magnesium. Dit kan afgeleid worden uit de gegevens van tabel 22, waar blijkt dat de relatieve Mg-hoeveelheid bij alle zoutcijfers gelijk was, maar kalium verminderde met stijgende zoutcijfers. Deze afname kwam ten goede aan calcium.

Voor wierbonen gelden dezelfde overwegingen als voor erwten, al valt te verwachten dat de tengevolge van K-tekort toenemende uitschakeling van functionele organen de opbrengst duidelijker geschaad heeft. Maar overigens kan ook deze schade niet afgezonderd worden uit het complex van nadelige invloeden dat o.a. een ongunstige kationen-verhouding in de plant (tabel 27) en een vrij sterk gestegen opname van chloor en kationen met toenemende zoutcijfers van de grond inhield.

Bij bruine bonen en het nauw verwante gewas witte bonen ligt het meer voor de hand juist op de ongunstige ionen-verhouding e.d. de nadruk te leggen als factoren die de productie ongunstig beinvloed hebben, zoals in het eerste deel van dit hoofdstuk is gebleken. De weinig duidelijke verschijnselen geven eveneens een aanwijzing in deze richting.

Voor de schade, die door bieten geleden kan zijn door Ca-tekort wordt verwezen naar wat daarover bij de beschrijving en verklaring der symptomen is besproken. Voornamelijk het suikergehalte daalde ingeval de symptomen zeer ernstig waren. Weliswaar daalde de wortelopbrengst bij hogere zoutcijfers van de grond, maar aangezien de Ca-gebreksverschijnselen geen verband hielden met het zoutgehalte van de grond, kan deze opbrengstdaling niet aan Ca-tekort toegeschreven worden.

De vooral in 1948 sterk optredende witte aarpunten bij zomertarwe, waarschijnlijk een gevolg van Ca-tekort, hebben de graanproductie zeer nadelig beïnvloed omdat de bovenste pakjes geen korrels bevatten. Bij de beschrijving van de verschijnselen is er al op gewezen, dat in dit geval blijkbaar de absolute hoeveelheid opgenomen calcium een rol gespeeld heeft. In 1946 immers, toen de relatieve hoeveelheid calcium lager was dan in 1948, waren de verschijnselen beperkt tot witte bladpunten en reageerde zomertarwe gunstig op niet te hoge zoutgehalten van de grond. Voorzover zomergerst het verschijnsel van witte bladpunten vertoonde, mag verwacht worden dat de invloed daarvan op de productie van weinig betekenis is geweest in analogie met de afwezigheid van schade bij zomertarwe onder dergelijke omstandigheden.

De beschadiging van vlas als gevolg van Ca-tekort was slechts in een enkel geval van ernstige aard en kwam meestal plaatselijk voor. De opbrengst onderging gewoonlijk weinig verandering door de aantasting, maar wel werd de kwaliteit van het geoogste product minder gewaardeerd door de geringere lengte van het stro.

VII. BESCHOUWINGEN EN CONCLUSIES

In cultuurgewassen, die groeien op zoute substraten, verkeert het plasma in een voortdurende staat van verdediging tegen een overstroming met zouten. De maximale intensiteit der levensprocessen hangt blijkbaar ten nauwste samen met een zouthoeveelheid en ionenverhoudingen in de plant, die tussen betrekkelijk nauwe grenzen rondom een optimum schommelen.

Of een te grote zoutopname zal voorkomen is in sterke mate afhankelijk van de plantensoort, zoals in hoofdstuk V werd gevonden; bij sommige soorten is de opname ondanks grote concentratieschommelingen in het milieu vrij stabiel.

De veranderingen van de hoeveelheid opgenomen chloor en kationen stonden onder invloed van enkele met elkaar interfererende factoren en wel op de volgende wijze:

a. De zoutconcentratie in het milieu speelde een grote rol bij de opname van zouten door erwten en bonen. De accumulatie werd vergemakkelijkt door de ongunstige Ca-toestand van de plant.

b. De Ca-toestand (calcium t.o.v. andere kationen in de plant) stond op de voorgrond bij de graangewassen, terwijl het milieu weinig invloed uitoefende. Wel was de temperatuur van belang; in de jaren met de hoogste temperatuur was de opname van kationen het grootst. Dat de temperatuurinvloed juist tegengesteld was bij de Cl-opname, kan verband houden met een antagonistische werking tussen chloor en stikstof, van welk laatste element in een warm en droog jaar (1947) meer werd opgenomen dan in een koeler en natter jaar (1948).

c. De analyses van de gewassen bij rijpheid toonden aan, dat de totale hoeveelheid kationen en chloor in erwten en verwante gewassen weinig was veranderd in vergelijking met het bloeistadium (tabel 15 en 17). Bij tarwe en de andere granen deed zich echter tijdens de afrijping, afhankelijk van de zoutconcentraties in de grond, een soms aanzienlijke stijging van de opgenomen hoeveelheid voor (tabel 14 en 16). De veroudering van het plasma kwam dus tot uiting in een afnemende effectiviteit om zouten uit te sluiten, zodat de invloed van het milieu kon toenemen. De vermindering van de wortelgroei der gewassen tijdens en na de bloei (GOEDEWAAGEN 1942) is daarmee in overeenstemming.

De effectiviteit van de uitsluiting van zouten door verschillende gewassen bleek sterk gecorreleerd te zijn met de groeivermindering en oogstdepressie van die gewassen. Daaruit mag dan ook de conclusie getrokken worden, dat een te grote zoutaccumulatie in de plant een directe schadelijke invloed heeft op de stofvorming.

Vraagt men zich af, op welke wijze een hoge zoutaccumulatie in de plant zal ingrijpen in de levensprocessen, dan ligt het vermoeden voor de hand, dat hier vooral van vertragingen sprake zal zijn. Aanwijzingen daarvoor gaven de reeds eerder aangehaalde proeven van DAHM (1924) en SMIRNOW en ALISSOWA (1924). BUCHNER (1951 en 1951A) geeft bijzonderheden over een hoge Cl-voeding van aardappels en andere gewassen. Hij stelde vast, dat door veel chloor de hydrolyse van koolhydraten achterbleef bij de synthese van deze producten, mits de K-voorziening voldoende was. Bij aardappelen was daardoor het quotiënt zetmeel: glucose zowel in bladeren als in knollen laag, terwijl het zetmeelgehalte van de knollen eveneens lager was.

Zowel de mate van zoutophoping in de plant als de mate van de opbrengstdaling door zout bij de verschillende gewassen bleken op hun beurt een relatie te vertonen met de grootte van de Ca-percentages der opgenomen hoeveelheden kationen. Daarmee is voor de volgorde van zoutresistentie der gewassen, wat de biochemische zijde van het vraagstuk betreft, een benadering van de oplossing gegeven.

Een dergelijke conclusie is niet vreemd, indien men de stelling poneert, dat de grootte van de Ca-opname, vooral in verhouding tot de andere kationen, een aanwijzing geeft voor de relatieve belangrijkheid van calcium voor een gewas. Hoewel niet geldig voor alle elementen, is deze veronderstelling redelijk voor een essentieel element als calcium.

Gewassen die preferentie hebben voor K- en Na-opname zullen uiteraard minder gevoelig zijn voor veranderingen in de Ca-hoeveelheid, die in het milieu wordt aangeboden, zeker indien deze verandering gaat in de richting van een meer ideale verhouding der kationen, zoals op zoute gronden voor gerst en bieten het geval was. Indien echter gewassen voorkeur hebben voor calcium en magnesium zal een daling een ongunstig effect hebben, zoals voor erwten, bruine bonen e.d. op zoute gronden is gebleken.

MATTSON en zijn leerlingen hebben het probleem bestudeerd, waarom bij planten preferentie voor een bepaald type ionen bestaat. MATTSON en KOUTLER-ANDERSSON (1943) menen dat de verhouding van acidoïde tot basoïde componenten in de plant bepalend is voor de verhouding van opgenomen tweewaardige: eenwaardige ionen. Over de verhouding van acidoïde tot basoïde gehalten van de plant, alsmede over de kationen-uitwisselingscapaciteit kan een indruk verkregen worden door titratie na electrodialyse van de wortels. Hoe groter het acidoïd-gehalte en de uitwisselingscapaciteit, hoe meer preferentie voor de opname van tweewaardige ionen. ELGABALY en WIKLANDER (1949) meenden een bevestiging van deze theorie te kunnen aantonen op grond van proeven met gerst en erwten, maar overtuigender zijn de bepalingen bij vele plantensoorten door DRAKE, VENGRIS en COLBY (1951).

Indien men mag aannemen, dat eiwitten de belangrijkste acidoïden in de plant zijn, zou het N-gehalte van planten eveneens een aanwijzing kunnen geven voor de preferentie van bepaalde kationen. Zonder vergaande conclusies te trekken, is het nu bijzonder goed met de theorieën van MATTSON in overeenstemming, dat het N-gehalte van de negen onderzochte gewassen van zoute gronden een sterke correlatie vertoonde met de verhouding tweewaardige: eenwaardige kationen in de plant.

Mogelijk bestaat dus eveneens een relatie tussen de zoutgevoeligheid en de verhouding van acidoïden tot basoïden in de plant.

Ondanks het feit dat de zoutophoping een duidelijk verband met de oogstdepressie vertoonde, zou het onjuist zijn om te concluderen, dat alle oogstverminderingen een gevolg zijn van de zoutaccumulatie. Immers ook van de gestoorde ionenverhouding in grond en gewas en van het tekort aan een bepaald kation werd de nadelige invloed aangetoond onder omstandigheden, waarbij van een versterkte zoutopname geen sprake was. Evenzo pleiten bepaalde argumenten te sterk voor de invloed van watertekort tengevolge van de verhoogde osmotische druk in het substraat, om deze te ignoreren.

De vraag, welke van deze physiologische factoren dan de belangrijkste is voor de verklaring van de groeivermindering op zoute substraten, laat geen algemeen geldend antwoord toe. Er zijn verschillende aanwijzingen dat een samenspel van bovenbedoelde oorzaken bestaat, maar dat in bepaalde gevallen, samenhangend met de plantensoort, toch een der oorzaken sterker dan de andere naar voren treedt.

In hoofdstuk VI werd vermeld, dat bij de zeer zoutgevoelige bruine bonen de ver van normaal afwijkende kationenverhouding in de grond en in de plant leidde tot een grote oogstdepressie, zonder dat de zouthoeveelheid in grond of plant abnormaal genoemd kon worden. Deze nadelige invloed van gestoorde ionenverhoudingen werd voor dat gewas volkomen bevestigd door BOWER en WADLEIGH (1948). Ook voor erwten werd een dergelijke invloed waarschijnlijk gemaakt. Het ligt nu voor de hand, bij proeven met toenemende osmotische concentraties, als gevolg van aan de voedingsoplossing toegevoegde zouten, eveneens een belangrijke invloed toe te schrijven aan de gewijzigde kationenverhouding. Dit geldt niet alleen bij toevoeging van Na-

zouten aan het substraat, maar ook van Ca- of Mg-zouten, omdat in het laatste geval eveneens afwijkingen van de optimale verhoudingen gaan optreden. Deze zouten kunnen onder meer tot gevolg hebben, dat de K-huishouding ernstig gestoord raakt en ook dit kan van betekenis zijn, zoals de K-gebreksverschijnselen bij erwten leerden. Verschijnselen die met K-gebrek schenen samen te hangen, werden eveneens gevonden door GAUCH en WADLEIGH (1943/44) bij bruine bonen na toevoeging van Mg-zouten en door HAYWARD, LONG en UHVITS (1946) bij perziken, indien de voedingsoplossing veel natrium en magnesium bevatte.

Bij hogere zoutconcentraties in het milieu wordt het nadelig effect van de ongunstige verhouding der kationen verergerd door een sterke opname van zouten door deze gewassen en mogelijk door de afname van het P_2O_5-gehalte. In de uiteindelijke opbrengstdaling zijn de afzonderlijke effecten van deze ongunstige ionenhuishouding dan niet duidelijk meer te scheiden.

Het wekt dan ook nauwelijks verwondering dat de opbrengst van erwten, maar vooral van bruine bonen in alle jaren van onderzoek zo buitengewoon ongunstig reageerde op zoute gronden. De ongunstige weersomstandigheden in 1947 hebben het oogstresultaat bij deze gewassen nagenoeg niet extra nadelig beïnvloed in vergelijking met de jaren 1946 en 1948, toen de weersomstandigheden zoveel gunstiger waren (fig. 29).

FIG. 29. Gemiddelde relatieve opbrengsten van bruine bonen (links) en zomergerst (rechts) onder invloed van stijgende zoutcijfers van de grond in de jaren 1946 (vrij nat), 1947 (droog en warm) en 1948 (vrij nat). Naar VAN DEN BERG (1950).

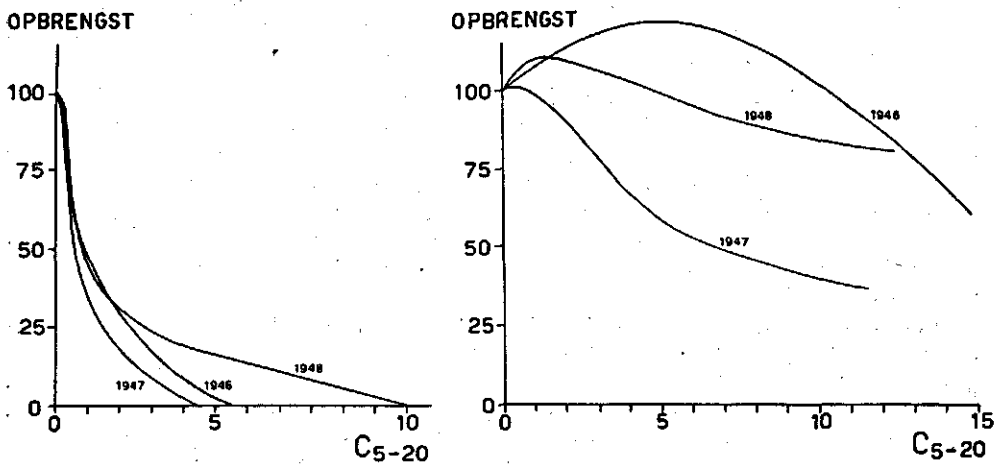


FIG. 29. *Average relative yield of red kidney beans (left) and spring barley (right) under influence of increasing salinity figures of the soil in the years 1946 (rather wet), 1947 (dry and warm) and 1948 (rather wet). According to* VAN DEN BERG *(1950).*

De afwezigheid van een duidelijk temperatuureffect bleek ook in proeven met verschillende zouttrappen van MAGISTAD c.s. (1943) bij erwten en bonen.

Bij andere planten op zoute substraten is de nadelige invloed van hoge temperaturen juist heel duidelijk. AHI en POWERS (1938) vonden dit bijvoorbeeld voor aardbeiklaver en lucerne. Ook wanneer men de oogstresultaten uit de jaren 1946-1948 van

gerst (fig. 29), suikerbieten, haver en zomertarwe op zoute gronden vergelijkt, ziet men grote verschillen onder invloed van het verschil in weersomstandigheden in die jaren.

Een dergelijk gevolg van verhoogde temperatuur is volkomen volgens de verwachting, indien de osmotische druk van de voedingsoplossing van grote betekenis is voor de groei. De hogere temperatuur zal immers een stijging van de transpiratie tengevolge hebben en daardoor de discrepantie tussen benodigd en beschikbaar water vergroten. Waar nu bovendien voor bovengenoemde zoutresistente gewassen vastgesteld kon worden (hoofdstuk VI), dat de veranderde kationenverhouding niet ongunstig, maar soms zelfs gunstig was voor de groei en ook de zoutaccumulatie in het warme jaar 1947 meestal niet correlatief met de zoutcijfers steeg, bestaat er alle reden om voor deze gewassen aan te nemen dat groeistoringen vooral het gevolg zijn geweest van de verhoogde osmotische druk in het substraat. Wel kon ook bij deze gewassen een storing van de ionenverhouding optreden, zoals bleek uit de gebreksverschijnselen, maar de invloed hiervan was ondergeschikt aan het effect van watertekort.

Uit een vergelijking van de opbrengsten in 1946, 1947 en 1948 (VAN DEN BERG 1950) krijgt men de indruk, dat de invloed van de temperatuur afnam, naarmate een gewas zoutgevoeliger was. Het ligt voor de hand, in verband met de verdamping, daaruit de conclusie te trekken, dat de invloed van de osmotische druk kleiner is, naarmate een gewas minder zoutresistent is. Dit wil echter niet zeggen dat bij de zoutresistente gewassen andere effecten geheel afwezig zijn. Bij bieten en zomertarwe werd duidelijk Ca-gebrek gevonden, dat onder invloed van een hogere temperatuur sterker naar voren kwam, terwijl in het warme jaar 1947 ook in enkele gevallen een met het zoutgehalte van de grond toenemende zoutophoping in de plant geconstateerd werd. Het temperatuureffect kan dus niet in alle gevallen uitsluitend aan een verminderde watervoorziening toegeschreven worden.

Het feit, dat AHI en POWERS (1938) een stimulerende invloed van zout op de kieming van aardbeiklaver vonden in watercultures bij lage temperatuur en LIPMAN, DAVIS en WEST (1926) hun proeven met tarwe in de winter uitvoerden met zeer gunstige resultaten bij vrij hoge zoutgehalten in de voedingsoplossing (fig. 12), bevestigt de belangrijke rol van de temperatuur bij de reactie van de minder zoutgevoelige gewassen.

Het feit, dat Amerikaanse onderzoekers voor alle gewassen hoge negatieve correlaties vinden tussen de osmotische druk van het substraat en de opbrengst der gewassen (hoofdstuk IV) is niet in tegenspraak met de opvatting dat de groeidepressie bij zoutgevoelige gewassen voornamelijk een gevolg is van zoutophoping en gestoorde ionenverhoudingen in de plant. Er bestaat immers bij de gevoelige gewassen ook een nauw verband tussen deze ophoping en wanverhouding van ionen en de osmotische druk van het milieu.

Bij een vergelijking van de in Nederland verkregen resultaten met die in de grote zoutgebieden van de aarde valt het op, dat de gunstige effecten van zout in de grond op het oogstresultaat van zoutresistente gewassen buiten Nederland veel minder vaak zijn gevonden. Men kan aannemen dat verschillen in klimaat en dan vooral van de temperatuur hiervoor verantwoordelijk zijn. In het warme jaar 1947 was ook in Nederland een gunstig effect afwezig. De hoge temperaturen in nagenoeg alle grote zoutgebieden hebben juist voor de minst zoutgevoelige gewassen watertekort ten gevolge en alleen in een gemiddeld koel klimaat als het Nederlandse is de transpiratie blijkbaar juist zodanig, dat het watertekort gewoonlijk gering is en een gunstig effect van een verhoogde zouthoeveelheid in de grond tot uiting kan komen.

Het chemisch onderzoek der gewassen leverde een inzicht in de mate van zoutophoping in de plant, de afwijkingen van optimale ionenverhoudingen en het tekort aan een bepaald ion in de plant, terwijl in verschillende gevallen een samenhang van deze factoren met de opbrengst vastgesteld kon worden. Uit de verschillen in opbrengst in het jaar 1947 met die in de jaren 1946 en 1948 kan een indruk verkregen worden over de belangrijkheid van watertekort als gevolg van de verhoogde osmotische druk.

Van welk belang elk dezer physiologische gevolgen van een zout milieu is voor de groeidepressie van verschillende gewassen, is in tabel 28 kwalitatief aangegeven.

TABEL 28. Mate van belangrijkheid van enkele physiologische gevolgen van zoute substraten voor de groeivermindering van verschillende gewassen

Gewas	Watergebrek v.d. plant t.g.v. osm. druk	Zoutaccumul. in de plant	Gestoorde (kat-) ionenverhouding in de plant	Tekort aan bepaald ion in de plant	*Crop*
Zomergerst	×××	—	—	× (K)	*Spring barley*
Suikerbieten	×××	—	×	× (Ca)	*Sugar beets*
Haver	×××	×	—	—	*Oats*
Zomertarwe	××	×	×	×× (Ca)	*Spring wheat*
Vlas	××	×	×	×× (Ca)	*Flax*
Aardappelen	××	××	×	—	*Potatoes*
Wierbonen	×	××	×	×× (K)	*Horse beans*
Erwten	×	×××	××	×× (K)	*Peas*
Bruine bonen	×	××	×××	× (K)	*Red kidney beans*
	Water-deficiency of plant as a result of osmotic pressure	*Accumulation of salt in plant*	*Disturbed proportion of (cat-) ions in plant*	*Deficiency of certain ion in plant*	

— geen invloed *no influence*
× geringe invloed *slight influence*
×× matige invloed *moderate influence*
××× sterke invloed *strong influence*

TABLE 28. *Degree of importance of some physiological consequences of salty substrates to reduction of growth of several crops*

Deze tabel vormt een compilatie van de bij dit onderzoek verkregen kennis van de physiologische factoren, die voor de plantengroei op zoute gronden van betekenis zijn. Uit voortgezet onderzoek zal moeten blijken of deze kwalitatieve beoordeling door een kwantitatieve vervangen kan worden. Het is evenwel niet waarschijnlijk, dat dit volledig zal gelukken, omdat de hier beschouwde physiologische verschijnselen nooit geheel gescheiden kunnen worden.

SUMMARY

THE INFLUENCE OF ABSORBED SALTS ON GROWTH AND YIELD OF AGRICULTURAL CROPS ON SALTY SOILS

By studying the chemical composition of several crops in a few stages of growth, it was tried to find a relation between this composition and the sensitivity of these plants for salt.

I. MATERIAL, METHODS AND RELIABILITY OF FIGURES

As a starting-point for sampling and observations of growth were used:

a. experimental fields with several crops and different salt contents of the soil (Crop experimental fields 1946, 1947 and 1948).

b. fields, on which small plots (25 m^2) were irrigated with varying quantities of salt water. Six crops grew on every plot (Inundation-experiments 1947 and 1948).

c. a pot-experiment with peas (1948). Each of the 72 pots contained three layers of soil with varying quantities of salt.

In all cases only soils with a reasonably good structure were used.

The chemical analyses of soils and plants were performed by titrimetric or colorimetric methods, whereas also use has been made of flamespectrometric analyses. As a rule the standard deviation fluctuated for sampling and analysis together between 5 and 15% (tables 1 and 2).

II. THE CONDITION OF THE SOIL

The analyses of the (marine) soils are given in table 3. Usually the salt content of the soil was expressed in the salinity figure of the 5–20 cm layer ($= C_{5-20}$). This figure represents grams of NaCl per liter water in the soil. In some cases the most important cations have been determined also (table 4).

In consequence of the inundation with sea-water, adsorbed calcium decreased from 85–90% to 40–50%, whereas adsorbed sodium increased from 2–4% to 20–25%. Exchangeable magnesium increased strongly, exchangeable potassium a little (tables 5 and 6). After the soluble salts had been washed out, the interrelation between exchangeable cations altered only slowly.

In the 1948 inundation-experiment the changes in the exchangeable bases in the soil as compared with normal were smaller than in the soils mentioned above.

III. THE GROWTH OF CROPS UNDER THE INFLUENCE OF SALT

Retardation of growth came to expression clearly during germination, but in this period the order in sensibility to salt of crops was not the same as at harvest time (fig. 3, 4 and VAN DEN BERG 1950).

The measurements of length as well demonstrated the checking of growth. The growth of roots was retarded and finally ceased completely with high salinity figures of the soil (fig. 6).

IV. THE OSMOTIC VALUE OF THE SUBSTRATE AND GROWTH

The idea of reduced water absorbtion as a consequence of the high osmotic pressure of a saline substrate being responsible for the decrease in growth of plants has been examined critically. Though a reduced water absorbtion and its effect on growth has been confirmed in many experiments, on the other hand a specific influence of certain ions and a favourable action of the right ratio between ions appears to have been established often, as well for the reduction of water absorbtion as for the decrease in yield. Also the absence of a general correlation between sensitivity to drought and sensibility to salt, shows the probability of other physiological causes being of importance for decreased growth on salty soils. Obviously the salts absorbed by the crops also play a part.

V. THE EFFECT OF SALT-ACCUMULATION IN PLANTS ON GROWTH

A. SOME ASPECTS OF SALT ABSORBTION

1. THEORIES

In a survey of theories on the uptake of salts much attention was paid to the conception of cations causing changes in permeability of the plasma membrane, dependent on the concentration of these ions in the substrate. With certain concentrations permeability appears to be minimal, increasing again with lower and higher concentrations.

2. THE COURSE OF ABSORBTION DURING GROWTH

During the final growing stage the Cl-content increased only in plants generally being highly adapted to exclude salts (fig. 8). In crop plants, less adapted to exclusion, no increase of chlorine was found between the flowering stage and maturity (table 15). On soils, high in soluble salts, these latter plants contained much chlorine from the beginning of growth already.

Between flowering and maturity the quantity of absorbed sodium increased very strongly in plants on salty soils; on these soils and in this period the quantity of absorbed potassium decreased often more than normal (table 17).

3. VARIATIONS IN DIFFERENT YEARS

In 1947 and usually also in 1946 all crops contained more nitrogen and potassium, but less chlorine and calcium than in 1948. Except for chlorine, this could be explained by differences in temperature and rainfall, as the weather in the year 1947 was much drier and warmer than in 1948, while the first half of the year 1946 was warmer than the same period in 1948 also.

4. CHARACTERISTIC DIFFERENCES IN UPTAKE OF ANIONS

The influence of the salinity figure of the soil on the Cl-content of plants varied considerably for the different crops (fig. 9 and 10).

With increasing salinity of the soil the N-content of leguminous crops remained constant; in grain crops, however, it was higher than the normal content (fig. 13).

The percentage of phosphoric acid under influence of increasing salinity figures decreased clearly in leguminous crops only.

5. CHARACTERISTIC DIFFERENCES IN UPTAKE OF CATIONS

With increasing salinity figures of the soil cation-content in various crop plants changed very differently (fig. 16 and 17). Especially the increase of calcium and magnesium in peas was remarkable. As a consequence also the changes in the total of cations in plants diverged largely (fig. 19).

6. RELATIONS BETWEEN UPTAKE OF ANIONS AND CATIONS

The relation between cations and chlorine in the plant was stronger in peas than in spring barley (fig. 20). In several crops a connection was found between the percentage of calcium in the total of absorbed cations and the uptake of chlorine and cations (fig. 21 en 22).

B. SALT ACCUMULATION AND GROWTH

1. THE RELATION BETWEEN SALT ACCUMULATION AND SENSITIVITY FOR SALT

The order of sensitivity for salt of crops was closely connected with the way in which the contents of chlorine and cations in the plants increased with increasing contents of salt in the soil. It was found that crops were more tolerant to salt, the better they were adapted to limit salt accumulation. This is an argument for an important effect of salt accumulation in plants on yield (fig. 23).

2. CALCIUM AND SENSITIVITY FOR SALT

The plants appear to be less sensitive for salt, the lower the percentage of calcium in the total of absorbed cations (table 21). If the ratio between cations in the substrate and the plant lies near the optimum characteristic for the species, this rule holds true also for crops, other than those, studied in these experiments. However, deviations were found which can be explained probably from the fact that even in normal conditions the soil does not contain the harmonious ratio of cations optimal for each special crop, specially as the Ca-level is often too high.

Perhaps it is also possible to relate sensitivity for salt with the ratio of monovalent to divalent cations in the plant.

VI. THE EFFECT OF CATIONS ON GROWTH

1. THE INTERRELATION OF CATIONS AND GROWTH

On salty soils, low in soluble salts, the interrelation of cations in the plant was favourable for the yield of spring barley, oats and sugar beet (tops), slightly unfavourable for wheat, flax, horse-beans and potatoes and definitely unfavourable for peas and kidney beans. Although it is difficult to separate the various effects, it is to be expected that the interrelation of ions in the plant will be of importance for growth with high salt concentrations in the soil also.

2. ANTAGONISM

On the same soils antagonistic effects in the plant were not identical for all crops (fig. 24) and for all years (fig. 25). Besides the plant-species the concentration of ions in the substrate, the temperature and the duration of the experiments play a part here.

3. SALT-INJURIES, CAUSED BY CERTAIN CATIONS

Several characteristic injuries of plants on salty soils (fig. 27) were recognised as potassium or calcium deficiency. This was confirmed by the chemical analysis of injured parts of barley- and pea-plants (table 25 and 26). Other indications were obtained by the chemical composition of whole plants (table 27). Especially the ratio of potassium and calcium to other absorbed cations was important for the occurrence of deficiency symptoms.

A shortage of one of these cations was not always combined with yield depression. It was the case, however, clearly with Ca-deficiency in flax and under certain circumstances with Ca-deficiency in spring wheat and with K-deficiency in horse-beans and peas.

Serious Ca-deficiency symptoms often appeared after a dry and warm period.

VII. REFLECTIONS AND CONCLUSIONS

The main conclusions are:

a. In some crops the quantity of absorbed salts is strongly influenced by the concentration in the substrate. In other crops this is the case much less and the Ca-percentage on the total of absorbed cations has a regulating influence upon absorption. Only in the latter case salt uptake is favoured by higher temperatures.

b. The possibility to limit the salt absorption is less, the higher the Ca-percentage on absorbed cations (or the higher the ratio of divalent to monovalent cations in the plant). As the reduction in yield of a crop on salty soils is more pronounced, the more difficult it is for the plant to limit the salt uptake, salt tolerance of crops seems to be related with the ratio of calcium to other cations in the plant.

c. The less sensitive the plant was for salt the less influence of high temperatures was found for the crops under investigation (fig. 29 and VAN DEN BERG, 1950). From this follows the great importance of osmotic pressure of the substrate and correlated water-shortage for growth of crops tolerant to salt. For growth of crops sensitive to salt the osmotic pressure is much less important. In the latter case reduction of yield is mainly the consequence of a high salt absorption by the plant and an unfavourable interrelation of ions in the plant (table 28).

d. In cool, wet years, when the evaporation of the plants is low a favourable effect of high quantities of salt in the soil on the yield of salt tolerant crops, may be found in the Netherlands. The absence of this effect in the large salty areas of the world is caused by the high temperatures, generally prevailing there. In a warm year the favourable influence is not found in the Netherlands also.

RÉSUMÉ

L'INFLUENCE DES SELS OBSORBÉS SUR LA VÉGÉTATION ET LE RENDEMENT DES PLANTES CULTURALES DANS DES SOLS SALÉS

En étudiant la composition chimique de différentes plantes pendant certaines phases de leur croissance, nous avons cherché à vérifier s'il se trouve une relation entre cette composition chimique et la sensibilité de ces plantes pour le sel.

I. LE MATÉRIEL, LES MÉTHODES APPLIQUÉES ET LA SÛRETÈ DES CHIFFRES

Comme point de départ pour le prélèvement des échantillons et les observations de la croissance nous avons usité:

a. des champs d'essais comportant différentes plantes et des sols contenant des pourcentages de sel différents (champs d'essais de 1946, 1947 et 1948).

b. des champs dans lesquels de petites parcelles (25 m. carrés) avaient été irriguées avec des quantités d'eau salée différentes. Chaque parcelle comportait 6 plantes (Expérimentations d'inondation de 1947 et de 1948).

c. des essais en vases avec pois (1948). Chacun des 72 vases contenait 3 horizons aux teneurs en sel différentes.

Il n'a été employé, dans tous les cas, que des sols possédant une structure convenable.

Des analyses chimiques du sol et des plantes ont été effectuées en appliquant des méthodes titrimétriques ou colorimétriques de même que des analyses au spectromètre de flamme. En général, la déviation standard pour l'ensemble du prélèvement des échantillons et des analyses oscillait entre 5 et 15 p. cent (tableaux 1 et 2).

II. LA CONDITION DU SOL

Les analyses des sols (marins) sont présentées au tableau 3.

En général, la teneur en sel du sol a été exprimé par la quantité de sel de l'horizon de 5 à 20 cm ($=C_{5-20}$). Ce chiffre exprime la quantité de NaCl en grammes par litre d'eau dans le sol. Dans quelques cas les cations les plus importants ont été déterminés également (tableau 4).

En conséquence de l'inondation par l'eau salée, la chaux adsorbée régressait de 85 à 90 p.cent jusqu'à 40 à 50 p.cent tandis que le sodium adsorbé s'élevait de 2 à 4 p.cent jusqu'à 20 à 25 p.cent. Le pourcentage du magnésium échangeable s'accrut fortement, celui de la potasse ne s'accrut que faiblement (tableaux 5 et 6). Après l'enlèvement des sels solubles par les eaux, la relation existant entre les cations échangeables ne changeait que lentement.

Dans l'expérimentation d'inondation de l'année 1948, les changements des bases échangeables dans le sol, comparés à normal, furent moins grands que ceux des sols mentionnés ci-dessus.

III. LA CROISSANCE DES PLANTES SOUS L'INFLUENCE DU SEL

Le ralentissement de la croissance s'est révélé nettement pendant la germination, mais dans cette période l'ordre de la sensibilité des plantes pour le sel n'était pas le même que pendant la récolte (fig. 3 et 4 et VAN DEN BERG, 1950).

Les mesurages des longueurs démontrèrent aussi l'enrayement de la croissance. La croissance des racines fut retardée et, finalement, s'arrêta complèment dans le cas où de grandes quantités de sel se rencontraient dans le sol (fig. 6).

IV. LA PRESSION OSMOTIQUE DU SUBSTRATUM ET LA CROISSANCE

L'idée que l'absorption réduite en eau, provoquée par la forte pression osmotique d'un substratum salin, serait responsable du déclin de la croissance des plantes fut examinée critiquement. Bien que l'absorption réduite en eau et son effet sur la croissance aient été confirmées par un grand nombre d'expérimentations, d'autre part l'influence spécifique de certains ions et l'action favorable d'un juste rapport entre les ions semble avoir été établi souvent tant pour la réduction de l'absorption en eau que pour le décroissement du rendement. De même, l'absence d'une corrélation générale entre la sensibilité pour la sécheresse et la sensibilité pour le sel montre la probabilité d'autres causes physiologiques d'importance pour la croissance réduite sur les sols salins. Evidemment, les sels absorbés par les récoltes jouent-ils aussi un rôle chez la dépression de la croissance.

V. L'EFFET DE L'ACCUMULATION DES SELS DANS LES PLANTES SUR LA CROISSANCE

A. QUELQUES ASPECTS DE L'ABSORBTION DES SELS

1. THÉORIES

En considérant les théories sur l'absorption des sels, beaucoup d'attention fut prêtée à la conception suivant laquelle des cations, en rapport avec la concentration de ces ions dans le substratum, provoqueraient des changements de la perméabilité de la membrane du plasma. Il semble que chez certaines concentrations la perméabilité soit minime et qu'elle augmente à nouveau chez des concentrations plus faibles et plus fortes.

2. L'ALLURE DE L'ABSORPTION PENDANT LA CROISSANCE

Pendant la phase finale de la croissance, la teneur en Cl augmenta dans les plantes possédant, en général, un grand pouvoir d'exclure les sels (fig. 8). Dans les plantes moins douées de ce pouvoir d'exclusion, il ne fut pas constaté d'accroissement de chlore dans la période entre la floraison et la maturité (tableau 15). Dans les sols contenant une grande quantité de sels solubles, ces plantes contenaient beaucoup de chlore déjà depuis le début de la croissance.

Dans les sols salins, entre la floraison et la maturité, la quantité de sodium absorbé dans les plantes s'accrut fortement; dans ces sols et pendant cette période la quantité de potasse absorbée décrut souvent plus que normalement (tableau 17).

3. VARIATIONS DANS DIFFÉRENTES ANNÉES

En 1947 et, le plus souvent, aussi en 1946, toutes les plantes contenaient plus d'azote et de potasse mais moins de chlore et de chaux qu'en 1948. Exception faite pour le chlore, ce fait put être expliqué par des différences de température et par des précipitations attendu que, en 1947, le temps était beaucoup plus sec et plus chaud qu'en 1948, tandis que la première moitié de l'année 1946 était plus chaude que la même période de l'année 1948.

4. DIFFÉRENCES CARACTÉRISTIQUES DANS L'ABSORPTION EN ANIONS

L'influence du sel dans le sol sur la teneur en Cl de la plante différait beaucoup pour les différentes récoltes (fig. 9 et 10).

La teneur en N chez les légumineuses restait constante. Par contre elle était plus élevée chez les céréales dans le cas où la teneur en sel du sol augmentait (fig. 13).

Le pourcentage d'acide phosphorique, sous l'influence des quantités de sel croissantes, n'avait nettement diminué que chez les légumineuses.

5. DIFFÉRENCES CARACTÉRISTIQUES DANS L'ABSORPTION EN CATIONS

Les changements des teneurs en cations se produisant à mesure que les quantités de sel dans le so augmentaient, différaient beaucoup chez les diverses plantes (fig. 16 et 17). Notamment l'accroissement de la chaux et du magnésium chez les pois était remarquable. A la suite de cet accroissement, le total des cations dans les plantes changeait aussi très différemment (fig. 19).

6. RELATIONS EXISTANT ENTRE L'ABSORPTION EN ANIONS ET L'ABSORPTION EN CATIONS

La relation existant entre les cations et le chlore dans la plante était plus forte chez les pois que chez l'orge de printemps (fig. 20). Chez différentes plantes il fut trouvé un rapport entre le pourcentage de chaux dans le total des cations absorbés, d'une part, et l'absorption de chlore et de cations, d'autre part (fig. 21 et 22).

B. ACCUMULATION DES SELS ET LA CROISSANCE

1. LA RELATION EXISTANT ENTRE L'ACCUMULATION DES SELS ET LA SENSIBILITÉ POUR LE SEL

L'ordre dans lequel les plantes manifestaient leur sensibilité pour le sel montrait une connexion bien forte avec la façon dont les teneurs en chlore et en cations dans les plantes augmentaient chez des teneurs en sel croissantes du sol. Il fut constaté que les plantes étaient plus tolérantes à l'égard du sel à mesure qu'elles étaient mieux adaptées pour limiter l'accumulation des sels. Cela constitue un argument en faveur de l'effet considérable de l'accumulation des sels dans les plantes sur le rendement (fig. 23).

2. LA CHAUX ET LA SENSIBILITÉ POUR LE SEL

Il apparaît que les plantes sont moins sensibles pour le sel à mesure que le pourcentage de chaux dans le total des cations absorbés est moins élevé (tableau 21). Si le rapport entre les cations dans le substratum et la plante approche l'optimum caractéristique pour la variété, cela est aussi valable pour des plantes autres que celles examinées dans ces expérimentations. Toutefois, nous avons constaté des déviations pouvant probablement être expliquées du fait que, même dans des conditions normales, le sol ne présente pas, pour chaque plante isolément, au plus haut degré le rapport harmonieux des cations, attendu que le niveau de la chaux est souvent trop élevé.

Peut-être, il est aussi permis de mettre en rapport la sensibilité pour le sel avec le rapport existant entre les cations monovalents et les cations bivalents.

VI. L'INFLUENCE DES CATIONS SUR LA CROISSANCE

1. LA RELATION EXISTANT ENTRE LES CATIONS ET LA CROISSANCE

La relation existant entre les cations dans la plante, telle qu'elle fut constatée dans des sols salins contenant peu de sels dissous, était favorable à l'orge d'été, à l'avoine et aux betteraves sucrières (verts), quelque peu défavorable au froment, au lin, à la féverole et aux pommes de terre, et nettement défavorable aux pois et aux haricots. Bien qu'il soit difficile de séparer les divers effets, on peut s'attendre à ce que la relation existant entre les ions dans la plante sera important pour la croissance aussi dans le cas où le sol renferme des concentrations de sel élevées.

2. ANTAGONISMES

Les effets antagonistes dans les mêmes sols n'étaient pas identiques pour toutes les plantes (fig. 24) et pour toutes les années (fig. 25). A part la variété, la concentration des ions dans le substratum, la température et la durée des expérimentations jouent un rôle.

3. DÉGÂTS PAR LE SEL PROVOQUÉS PAR CERTAINS CATIONS

Plusieurs dégâts caractéristiques des plantes dans des sols salins (fig. 27) furent identifiés avec des déficiences en potasse ou en chaux. Ce fait fut confirmé par l'analyse chimique de parties endommagées de plantes d'orge et de pois (tableau 25 et 26). D'autres indications furent fournies par la composition chimique de plantes entières (tableau 27). Notamment le rapport entre la potasse et la chaux et d'autres cations absorbés était important pour la présence des symptômes de déficience.

Le manque d'un de ces cations n'était pas toujours accompagné d'une dépression de rendement. Cela était bien le cas pour le manque de chaux chez le lin et, dans des conditions déterminées, aussi pour le manque de chaux chez le froment d'été et pour le manque de potasse chez les féveroles et les pois. Des symptômes sérieux de manque de chaux se présentaient souvent après une période sèche et chaude.

VII. CONSIDÉRATIONS ET CONCLUSIONS

Les conclusions principales sont les suivantes:

a. Chez certaines plantes la quantité de sels absorbés est fortement influencée par la concentration dans le substratum. Chez d'autres plantes cela n'est le cas que dans une mesure beaucoup moindre et le pourcentage de Ca des cations absorbés a une influence régulatrice sur l'absorption. Dans ce dernier cas seulement l'absorption en sel est favorisée par des températures plus élevées.

b. La possibilité de limiter l'absorption des sels est moins grande à mesure que le pourcentage de Ca des cations absorbés est plus élevé (ou: à mesure que les cations bivalents prévalent sur les cations monovalents). La baisse de rendement d'une plante sur un sol salin est d'autant plus forte que le pouvoir de limiter l'absorption en sel est plus faible. La résistance au sel semble donc coincider avec le rapport entre la chaux et les autres cations dans la plante.

c. Moins la plante est sensible pour le sel, moins les températures élevées influencent-elles les plantes examinées (fig. 29 et VAN DEN BERG, 1950). Il s'ensuit de cela que la pression osmotique du substratum et le manque en eau qu'elle entraîne ont une grande importance pour la croissance des plantes résistantes au sel mais que ces facteurs ont peu d'importance pour les plantes sensibles pour le sel. Dans ce dernier cas, la baisse de rendement est la conséquence de la forte absorption des sels de la plante et du rapport défavorable entre les ions dans la plante (tableau 28).

d. Dans des années fraîches et humides (quand les plantes s'évaporent peu), aux Pays-Bas, de grandes quantités de sel dans le sol peuvent influencer favorablement la production des plantes résistantes au sel. Le fait, que généralement, cet effet ne se produit pas dans les grandes régions salines du globe est dû aux températures élevées dans ces contrées. Aux Pays-Bas également cette influence favorable ne se produit pas non plus dans une année chaude.

LITERATUUR

AHI, S. M. en W. C. POWERS 1938 Salt tolerance of plants at various temperatures. *Plant Physiol.* **13**, 767–789.

ARISZ, W. H. 1942 Transport in de plant. In: Leerboek der Algemene plantkunde, o. red. van V. J. Koningsberger, Deel II.

AYERS, A. D. en H. E. HAYWARD 1948 A method for measuring the effects of soil salinity on seed germination with observations on several crop plants. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* **13**, 224–226.

BAKKER, D. 1950 De inundaties gedureude 1944-1945 en hun gevolgen voor de landbouw. Deel V: De flora en fauna en Walcheren en andere inundatiegebieden tijdens en na de inundatie. *Versl. Landbouwk. Onderz* **56**, 17

BARTSTRA, E. A. C. en J. W. VERBURGT 1947 Onderzoek omtrent de minerale samenstelling van loof en wortel van suikerbieten IV. *Med. Inst. Rat. Suikerprod.* 17–111.

BĚLEHRÁDEK, J. 1935 Temperature and living matter. *Protoplasma Monogr. V.* **8.**

BERG, C. VAN DEN 1950 De inundaties gedurende 1944–1945 en hun gevolgen voor de landbouw. Deel VI: De reactie van landbouwgewassen op het zoutgehalte van de bodem. *Versl. Landbouwk. Onderz.* **56**, 16.

BERTRAND, G. en D. J. PERIETZEANU 1927 Sur les proportions relatives de potassium et de sodium chez les plantes. *Bull. Soc. Chim. Fr. 4me sér. t.* **41**, 1378–1380.

BOSCH, S. en W. B. DEIJS 1947 Het chemisch onderzoek van gewassen op het Centraal Instituut voor Landbouwkundig Onderzoek te Wageningen. *Dir. v. d. Landb., Landb. Voorl. Med.* 53.

BOWER, C. A. en C. H. WADLEIGH 1948 Growth and cationic accumulation by four species of plants as influenced by various levels of exchangeable sodium. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* **13**, 218–223.

BRIGGS, L. J. en H. L. SHANTZ 1912 The wilting coefficient for different plants and its indirect determination. U. S. Dep. Agr. Bur. Plant Ind., Bull. 230.

BROEKEMA, C. 1933 Oogstanalytische vergelijking van tarwerassen. *Landbouwk. T.* **45**, 921–937.

BROOKS, S. C. 1937 Selective accumulation with reference to ion exchange by the protoplasm. *Trans. Faraday Soc.* 33, 1002–1006.

BROWN, A. J. 1909 The selective permeability of the coverings of the seeds of Hordeum vulgare. *Proc. Roy. Soc. London*, ser. B. 81, 82–93.

BROYER, T. C. en D. R. HOAGLAND 1943 Metabolic activities of roots and their bearing on the relation of upward movement of salts and water in plants. *Am. J. Botany* **30**, 261–273.

BUCHNER, A. 1951 Beitrag zur Frage der Chlorionenwirkung auf den Kohlenhydratstoffwechsel unserer Kulturpflanzen. *Ztschr. Pflanzenern. D. u. Bodenk.* **52** (97), 225–242.

——— 1951A Die Wirkung der Chlorionen auf den Kohlenhydratstoffwechsel in Abhängigkeit von der Kaliversorgung der Pflanze. *Ztschr. Pflanzenern. D. u. Bodenk.* **54** (99), 28–36.

BUNGENBERG DE JONG, H. G. 1942 Kolloidsystemen als variabele systemen I en II, Permeabiliteit. In: Leerboek der algemene plantkunde, o. red. van V. J. Koningsberger, Deel II.

BURSTRÖM, H. 1934 Ueber antagonistische Erscheinungen bei der Kationenaufnahme des Hafers. Diss. Uppsala.

CLERC, J. A. LE en J. F. BREAZEALE	1920	Effect of lime upon the sodium chloride tolerance of wheat seedlings. *J. Agr. Research* **18**, 347–356.
COLLANDER, R.	1941	Selective absorption of cations by higher plants. *Plant Physiol.* **16**, 691–720.
COOPER, H. P.	1949	Effect of sodium in the nutrition of certain crops. In: Sodium in agriculture, ed. Chil. Nitr. Educ. Bur.
CRAFTS, A. S. en T. C. BROYER	1938	Migration of salts and water into xylem of the roots of higher plants. *Am. J. Botany* **25**, 529–535.
DAHM, P.	1924	Untersuchungen über die Abhängigkeit der Endospermentleerung bei Zea Mays von verschiedenen Salzen. *Jb. Wiss. Botan* **63**, 273–320.
DOMINGO, W. R.	1946	Basenhuishouding en gipsbemesting van geïnundeerde gronden. In: Voordr. over zoute gronden. Uitg. Dir. Wier.meer (N.O.P.) afd. Onderzoek.
———*		De inundaties gedurende 1944–1945 en hun gevolgen voor de landbouw. Deel IXa: De kationenhuishouding in met zeewater geïnundeerde gronden. Deel IXb: Verval en herstel van de bodemstructuur in de inundatiegebieden. *Versl. Landbouwk. Onderz.*
DRAKE, M., J. VENGRIS en W. G. COLBY	1951	Cation-exchange capacity of plant roots. *Soil Sci.* **72**, 139–147
DUPONT, C.	1924	Action exercée par les chlorures alcalines sur les plantes et sur les sols. *Ann. Sci. Agron. franç. et étrang.* **41**, 369–391.
EATON, F. M.	1941	Water uptake and root growth as influenced by inequalities in the concentration of the substrate. *Plant Physiol.* **16**, 545–564.
———	1942	Toxicity and accumulation of chloride and sulfate salts in plants. *J. Agr. Research* **64**, 357–399.
ECKSTEIN, O., A. BRUNO en J. W. TURRENTINE	1937	Kennzeichen des Kalimangels. Berlin.
EHRENBERG, P.	1919	Das Kalk-Kali-Gesetz. Berlin.
ELGABALY, M. M. en L. WIKLANDER	1949	Donnan equilibria in plant nutrition II. *Kungl. Lantsbr. Högsk. Ann.* (*Ann. Roy. Agr. Coll. Sweden*) **16**, 334–338.
EYK, M. VAN	1939	Analyse der Wirkung des NaCl auf die Entwicklung, Sukkulenz und Transpiration bei Salicornia Herbacea, sowie Untersuchungen über den Einflusz der Salzaufnahme auf die Wurzelatmung bei Aster Tripolium. *Rec. Trav. Botan. Néerl.* **36**, 559–657.
FEEKES, W.	1941	De tarwe en haar milieu. *Versl. Techn. Tarwe Comm.* 17.
FILTER, P.	1914	Ueber die Wasseraufnahme und Keimung der Samen unter verschiedenen, namentlich erschwerenden Bedingungen der Wasserzufuhr. Diss. Berlijn.
FRANCK, W. J.	1949	Zaaizaad. Zwolle.
FREELAND, R. O.	1936	Effect of transpiration upon the absorption and distribution of mineral salts in plants. *Am. J. Botan.* **23**, 355–362.
GAUCH, H. G. en F. M. EATON	1942	Effect of saline substrate on hourly levels of carbohydrates and inorganic constituents of barley plants. *Plant Physiol.* **17**, 347–365.

GAUCH, H. G. en C. H. WADLEIGH	1943/44	Effects of high salt concentrations on growth of bean plants. *Botan. Gaz.* **105**, 379–387.
———	1945	Effect of high concentrations of sodium, calcium, chloride and sulfate on ionic absorption by bean plants. *Soil Sci.* **59**, 139–153.
GEDROIZ, K. K.	1931	Exchangeable cations of the soil and the plant I: Relation of plant to certain cations fully saturating the soil exchange capacity. *Soil Sci.* **32**, 51–63.
GERICKE, W. F.	1921	Influence of temperature on the relations between nutrient salt proportions and the early growth of wheat. *Am. J. Botan.* **8**, 59–62.
GOEDEWAAGEN, M. A. J.	1942	Het wortelstelsel der landbouwgewassen. 's-Gravenhage.
GREAVES, J. E. en E. G. CARTER	1923/24	The influence of irrigation water on the composition of grains and the relationship to nutrition. *J. Biol. Chem.* **58**, 531–541.
HAAN, I. DE	1935	Ionenwirkung und Wasserpermeabilität. *Protoplasma* **24**, 186–197.
HANSTEEN-CRANNER, B.	1914	Ueber das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Bodensalzen. *Jb. Wiss. Botan.* **53**, 536–598.
HARMER, P. M. en E. J. BENNE	1941	Effects of applying common salt to a muck soil on the yield, composition and quality of certain vegetable crops and on the composition of the soil producing them. *J. Am. Soc. Agron.* **33**, 952–979.
———	1945	Sodium as a crop nutrient. *Soil Sci* **60**, 137-139.
HARMSEN, G. W.	1946	Adviezen over stikstofbemesting in de inundatiegebieden. (Intern) rapport Dir. Wier.meer (N.O.P.). Microbiol. lab.
——— *		De inundaties gedurende 1944–1945 en hun gevolgen voor de landbouw. Deel VIII: Microbiologische processen in geïnundeerde gronden. *Versl. Landbouwk. Onderz.*
HARRIS, F. S.	1915/16	Effect of alkali salts in soils on the germination and growth of crops. *J. Agr. Research* **5**, 1–53.
HARRIS, F. S. en D. W. PITTMAN	1918	Soil factors affecting the toxicity of alkali. *J. Agr. Research* **15**, 287–319.
HARTER, L. L.	1908	The influence of a mixture of soluble salts, principally sodium chlorid, upon the leaf structure and transpiration of wheat, oats and barley. U. S. Dept. Agr. Bur. Plant Ind., Bull. 134.
HAYWARD, H. E. en E. M. LONG	1943	Some effects of sodium salts on the growth of the tomato. *Plant Physiol.* **18**, 556–559.
HAYWARD, H. E., E. M. LONG en R. UHVITS	1946	Effects of chloride and sulfate salts on the growth and development of the Elberta peach on Shalil and Lovell rootstocks. U. S. Dep. Agr. Tech. Bull. 922.
HAYWARD, H. E. en W. B. SPURR	1943/44	Effects of osmotic concentrations of substrate on the entry of water into corn roots. *Botan. Gaz.* **105**, 152–164.
———	1944	The tolerance of flax to saline conditions: Effect of sodium chloride, calcium chloride and sodium sulfate. *J. Am. Soc. Agron.* **36**, 287–300.
———	1944/45	Effects of isosmotic concentrations of inorganic and organic substrates on entry of water into corn roots. *Botan. Gaz.* **106**, 131–139.

HISSINK, D. J.	1929	De bodemkundige gesteldheid van den Andijker proefpolder in het jaar 1927–1928. Med. I. Comm. v. Adv. proefp. Andijk.
HOAGLAND, D. R.	1937	Some aspects of salt nutrition of higher plants, *Botan. Rev.* 3, 307–334.
———	1944	Lectures on the inorganic nutrition of plants. Waltham, Mass.
HOFFER, G. N.	1941	Deficiency symptoms of corn and small grains. In: Hunger signs in crops, publ. Am. Soc. Agron. and Nat. Fert. Assoc.
HOLT, M. E. en N. J. VOLK	1945	Sodium as a plant nutrient and substitute for potassium. *J. Am. Soc. Agron.* **37**, 821–827.
HOPKINS, H. T., A. W. SPECHT en S. B. HENDRICKS	1950	Growth and nutrient accumulation as controlled by oxygen supply to plant roots. *Plant Physiol.* **25**, 193–209.
ITALLIE, TH. B. VAN	1935	The role of sodium in the kation-balance of different plants. *Trans. 3rd Int. Congr. Soil Sci. Oxford I*, 191–194.
———	1937	Het verloop van de opname van stikstof, fosforzuur en kali door verschillende gewassen te velde. *Versl. Landbouwk. Onderz.* **43**, (2) *A*.
———	1938	Cation equilibria in plants in relation to the soil. *Soil Sci.* **46**, 175–186.
JACOB, A. en F. ALTEN	1942	Arbeiten über Kalidüngung. 3e Reihe. Berlin.
JAGER, H. DE	1933	Ziekteverschijnselen van enkele cultuurgewassen als gevolg van de inwerking van keukenzout. Proefschr. Utrecht.
JENNY, H. en E. W. COWAN	1933	Ueber die Bedeutung der im Boden adsorbierten Kationen für das Pflanzenwachstum. *Ztschr. Pflanzenern. D. u. Bodenk.* **31**, 57–67.
JENNY, H. en R. OVERSTREET	1939	Cation interchange between plant roots and soil colloids. *Soil Sci.* **47**, 257–272.
KAHO, H.	1926	Ein Beitrag zur Theorie der antagonistischen Ionenwirkungen der Erdalkalien auf das Pflanzenplasma. *Biochem. Ztschr.* **167**, 25–37.
KEARNY, T. H. en C. S. SCOFIELD	1936	The choice of crops for saline land. U. S. Dept. Agr. Circ. 404.
KRÜGER, W. en G. WIMMER	1927	Die Beziehungen der Stoffaufnahme zur Stoffbildung bei der Zuckerrübe. *Mitt. Anhalt. Vers. Stat. Bernburg* 63.
LEHR, J. J.	1942	The importance of sodium for plant nutrition III. The equilibrium of cations in the beet. *Soil Sci.* **53**, 399–411.
———	1947	Chilisalpeter. Uitg. Inlicht. Bur. v. Chilisalp., den Haag.
———	1949	Exploratory pot experiments on sensitiveness of different crops to sodium: A. Spinach. *Plant and Soil* **2**, 37–48.
LIPMAN, C. B., A. R. DAVIS en E. S. WEST	1926	The tolerance of plants for NaCl. *Soil Sci.* **22**, 303–322.
LOOSJES, R. en A. C. SCHUFFELEN	1941	Ion activities in suspensions. *Proc. Ned. Akad. Wetensch.* **44**, 475–482.
LUNDEGÅRDH, H.	1932	Die Nährstoffaufnahme der Pflanze. Jena.
———	1947	Mineral nutrition of plants. *Ann. Rev. Biochem* **16**, 503–528.
LUNDEGÅRDH, H. en H. BURSTRÖM	1933	Atmung und Ionenaufnahme. *Planta* **18**, 683–699.

MAGISTAD, O. C., A. D. AYERS C. H. WADLEIGH en H. G. GAUCH 1943 Effect of salt concentration, kind of salt and climate on plant growth in sand cultures. *Plant Physiol.* **18**, 151–166.

MAGISTAD, O. C. en J. E. CHRISTIANSEN 1944 Saline soils, their nature and management. U. S. Dept. Agr. Circ. 707.

MAQUENNE, L. en E. DEMOUSSY 1918 Influence des sels métalliques sur la germination en présence de calcium. *C. R. Acad. Sci.* 166, 89–92.

MASCHHAUPT, J. G. 1921/22 De samenstelling onzer cultuurgewassen in opeenvolgende groeiperioden I en II. *Versl. Landbouwk. Onderz.* **25** (1921) en **27** (1922).

——— 1934 In hoeverre kunnen K, Na, Ca en Mg elkander in de plant vervangen? *Versl. Landbouwk. Onderz.* **40**. *A.*

MATTSON, S. en E. KOUTLER-ANDERSSON 1943 The acid-base condition in vegetation, litter and humus: VII. The acid-base condition during growth of wheat, barley and red clover. *Lantbr. Högsk. Ann.* (*Ann. Agr. Coll. Sweden*) **11**, 207–217.

MAXIMOV, N. A. 1944 Age variations in the colloid-chemical properties of protoplasm of vegetable cells. *C. R.* (*Doklady*) *Acad. Sci. de l' U.R.S.S.* **42**, 277–280.

MAYER, W. 1951 Zusammenfassende Ergebnisse einer Anzahl von ausländischen Arbeiten über die Rolle des Kaliums und Natriums im Boden und in der Pflanze. *Ztschr. Ern. Düng. Bodenk.* **54** (99), 210–240.

MILLER, E. C. 1938 Plant physiology. 2e dr.

MUENTZ, A. 1910 La lutte pour l'eau entre le sol et la graine. *C. R. Acad. Sci.* **151**, 790–793.

NEDERLANDSCHE KALI-IMPORT MIJ N.V. 1951 Kentekenen van kaligebrek. Amsterdam.

PETRIE, A. K. H. 1927 The effect of temperature on the unequal intake of the ions of salts by plants. *Austr. J. Exp. Biol. Med. Sci.* **4**, 169–196.

PRINGSHEIM, E. G. 1930 Untersuchungen über Samenquellung. *Planta* **11**, 528–581.

RAPPORT inzake het onderzoek en de ervaringen in de Kruininger-, Nieuw Olzende- en St. Pietерspolder na de inundaties in 1939 en 1940 (1945). Uitg. Dir. Wier.meer (N.O.P.) afd. Onderzoek.

RAPPORTEN met betrekking tot de onderzoekingen in den Andijkerproefpolder gedurende de eerste vier cultuurjaren (1932). Med. II. Comm.v. Adv. proefp. Andijk.

RATNER, E. I. 1935 The influence of exchangeable sodium in the soil on its properties as a medium for plant growth. *Soil. Sci.* **40**, 459–471.

——— 1944 Interaction between roots and soil colloids as one of the problems of the physiology of mineral nutrition of plants. *C. R.* (*Doklady*) *Acad. Sci. de l'U.R.S.S.* **43**, 126–130.

RICHARDS, L. A. en L. R. WEAVER 1943 Fifteen-atmosphere percentage as related to the permanent wilting percentage. *Soil Sci.* **56**, 331–339.

——— 1944 Moisture retention by some irrigated soils as related to soil moisture tension. *J. Agr. Research* **69**, 215–235.

ROHDE, G. 1939 Kann Natrium den Nährstoff Kalium in pflanzlichen und tierischen Lebewesen teilweise oder ganz ersetzen? *Ern. d. Pfl.* **35**, 230–235.

ROSENE, H. F. 1941 Control of water transport in local root regions of attached and isolated roots by means of the osmotic pressure of the external solution. *Am. J. Botany* **28**, 402–410.

RUDOLFS, W.	1921	Effects of salt solutions having definite osmotic concentration values upon absorption by seeds. *Soil Sci.* **11**, 277–293.
———	1925	Influence of water and salt solution upon absorption and germination of seeds. *Soil Sci.* **20**, 15–37.
RUSSELL, E. J.	1937	Soil conditions and plant growth. 7e dr. London.
SCHARRER, K. en W. SCHROPP	1949	Untersuchungen über die Wirkung von Chlor und Brom auf die Keimung und die erste Jugendentwicklung einiger Kulturpflanzen. *Ztschr. Pfl. ern. D. u. Bodenk.* **46** (91), 88–110.
SCHREVEN, D. A. VAN	1937	Een onderzoek naar den invloed van het water op den groei en de samenstelling van de suikerbiet I. *Med. Inst. Suikerb. teelt* 7, 9.
———	1937A	Een onderzoek naar de beteekenis van natrium voor den groei en de ionenopname van de suikerbiet. *Med. Inst. Suikerb. teelt* 7, 7.
———	1938	Over den invloed van een tekort aan kalk bij bieten. *Med. Inst. Suikerb. teelt* **8**, 7.
SCHUFFELEN, A. C.	1940	De quantitatieve analyse met vlamspectra en hare nauwkeurigheid. Proefschr. Utrecht.
SCHUFFELEN, A. C. en R. LOOSJES	1942A	The importance of the growth medium for the absorption of cations by plants. (A working hypothesis). *Proc. Ned. Akad. Wetensch.* **45**, 726–733.
———	1942B	The influence of the ion activity and the ion concentration in the medium on the absorption of cations by plants. *Proc. Ned. Akad. Wetensch.* **45**, 944–952.
———	1942C	De kinetica der kaliumopname. *Landbouwk. T.* **54**, 22–28.
———	1946	The importance of the ion activity of the medium and the root potential for the kation-absorption by the plant. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.* **49**, 80–86.
SCOFIELD, R. K.	1935	The pF of the water in soil. *Trans. 3rd. Intern. Congr. Soil Sci, Oxford.* **2**, 37–48.
SMEDING, S.	1921	De overstroming van den Anna Paulownapolder in Januari 1916 en haar gevolgen voor den landbouw. *Versl. en Meded. Dir. v. d. Landbouw* **1**, 52–139.
SMIRNOW, A. J. en FT. S. PH. ALISSOWA	1924	Zur Frage über die Rolle der Aschenbestandteile in den Pflanzen. 1. Das Einwirken von Neutralsalzen auf die Katalase, *Biochem. Ztschr.* **149**, 63–78.
STOUT, P. R. en D. R. HOAGLAND	1939	Upward and lateral movement of salt in certain plants as indicated by radioactive isotopes of potassium, sodium and phosphorus absorbed by roots. *Am. J. Botan.* **26**, 320–324.
STRAUB, J.	1933	Harmonische Konzentrationsunterschiede an einer Membran, *Kolloid Ztschr.* **62**, 13–16.
TAGAWA, T.	1934	The relation between the absorbtion of water by plant root and the concentration and nature of the surrounding solution. *Japan. J. Botany* **7**, 33–60.
THORNE, D. W.	1946	Calcium carbonate and exchangeable sodium in relation to the growth and composition of plants. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* **11**, 397-401.
TRELEASE, S. F.	1917	The relation of the concentration of the nutrient solution to the growth of young wheat plants in water cultures. John

Hopkins Univ. Circ. 3 (Geciteerd uit: E. C. Miller, Plant Physiology 2e dr. 1938).

TURK, E. E. DE 1941 Plant-nutrient deficiency symptoms in legumes. In: Hunger signs in crops, publ. Am. Soc. Agron. and Nat. Fert. Assoc., Washington D.C.

UHVITS, R. 1946 Effect of osmotic pressure on water absorption and growth of alfalfa seeds. *Am. J. Botany* **33**, 278–285.

ULLRICH, A. 1941 Metabolism of non-volatile organic acids in excised barley roots as related to cation-anion balance during salt accumulation. *Am. J. Botany* **28**, 526–537.

——— 1942 Metabolism of organic acids in excised barley roots as influenced by temperature, oxygen tension and salt concentration. *Am. J. Botany* **29**, 220–227.

U.S. REGIONAL SALINITY LABORATORY 1947 Diagnosis and improvement of saline and alkali soils. L. A. Richards ed.

VANDEVELDE, A. J. J. 1908 Over het chloorgehalte in de bladen. *Handel. 12de Vlaamsch Nat. en Geneesk. Congr. I*, 225–229.

——— 1909 Sur la teneur en chlore des feuilles des plantes. *Bull. Soc. Chim. Belg.* **23**, 84–88.

VERHOEVEN, B. 1950 Het wisselen op korte afstand van het chloorgehalte in geïnundeerde gronden. *Landbouwk. T.* **62**, 368–372.

——— 1951 Schriftelijke mededeling.

VERSLAG van het Centraal Kaliproefveld te Wehe 1942. Amsterdam.

VIETS JR, F. G. 1944 Calcium and other polyvalent cations as accelerators of ion accumulation by excised barley roots. *Plant Physiol.* **19**, 466-480.

VISSER, W. C. 1942 Over enige grondslagen van het grafisch-statistisch onderzoek. Inleiding Studiekr. v. Proeftechn.

——— 1942A Een onderzoek naar de kali- en fosforzuurhuishouding van de Groninger klei- en zavelgronden. *Versl. Landbouwk. Onderz.* **48** (3) A.

VRIES, O. DE 1936 Das Serienprinzip in Feldversuchen. *Ztschr. Pflanzenern. D. u. Bodenk.* **43**, 83–93.

VRIES, O. DE en F. J. A. DECHERING 1948 Grondonderzoek. Uitg. Bedrijfslab. v. Grondonderz., Groningen.

WADLEIGH, C. H. 1946 The integrated soil moisture stress upon a root system in a large container of saline soil. *Soil Sci.* **61**, 225–238.

WADLEIGH, C. H., H. G. GAUCH en D. G. STRONG 1947 Root penetration and moisture extracton in saline soil by crop plants. *Soil Sci.* **63**, 341–349.

WALLACE, A., S. J. TOTH en F. E. BEAR 1948 Influence of sodium on growth and composition of Ranger Alfalfa. *Soil Sci.* **65**, 477–486.

WALLACE, T. 1950 Diagnosis of soil fertility by visual symptoms of crops. *Trans. 4th Int. Congr. Soil Sci. Amsterdam I*, 13–20.

——— 1951 The diagnosis of mineral deficiency in plants by visual symptoms. 2nd ed. London.

WELLENSIEK, S. J. 1941 Oogstanalyse I. Oriëntatie bij erwten. *Med. Landbouwhogeschool* **45**, 1.

WESTERHOF, J. J.	1947	De inundaties van 1944 en 1945 in Nederland. Deel I: Overzicht van uitvoering en verloop van de zout- en brakwaterinundaties (Gestencild rapport Rijksdienst voor Landbouwherstel).
———*		De inundaties gedurende 1944–1945 en hun gevolgen voor de landbouw. Deel XI: De invloed van de bodemstructuur op de gewassen in de inundatiegebieden. *Versl. Landbouwk. Onderz.*
WESTERHOF, J. J., C. W. C. VAN BEEKOM en J. PRUMMEL	1951	De inundaties gedurende 1944–1945 en hun gevolgen voor de landbouw. Deel XIII: De bemesting op geïnundeerde gronden. *Versl. Landbouwk. Onderz.* 57, 19.
ZIJLSTRA, K.	1946	Over de gevoeligheid van eenige landbouwgewassen voor zeewater. *Versl. Landbouwk. Onderz.* 52 (2) B.
ZUUR, A. J.	1938	Over de ontzilting van den bodem in de Wieringermeer. Uitg. Dir. Wier. meer. 's-Gravenhage.
—	1946	Het zoutgehalte en de ontzilting van geïnundeerde gronden. In: Voordr. over zoute gronden. Uitg. Dir.Wier.meer (N.O.P.) afd. Onderzoek.