

F. van Dorp

Association Euratom-Ital, Wageningen

Simulatie van veranderingen in concentraties van voedingselementen rond plantewortels

with summary:

Simulation of changes in nutrient concentrations around plant roots



Centre for Agricultural Publishing and Documentation

Wageningen - 1977

Abstract

Dorp, F. van (1977) *Simulatie van veranderingen in concentraties van voedingselementen rond plantewortels / Simulation of changes in nutrient concentrations around plant roots.* Versl. landbouwk. Onderz. (Agric. Res. Rep.) 863, ISBN 90 220 0624 7, (viii) + 162 p., 30 figs, 26 tables, 471 refs, Eng. and Dutch summaries.
Also: Doctoral thesis, Wageningen.

Factors determining nutrient uptake by plant roots can be divided into those influencing root geometry and root growth and those influencing the transport of nutrients to the roots. Experiments were carried out with maize on a nutrient solution in coarse sand and on mixtures of synthetic ion-exchangers onto which nutritive ions were adsorbed. The exchangers were used as a growth medium with characteristics between those of nutrient solution and soil.

The results from these experiments and especially from those with nutrient solution were used for computer simulation models (written in CSMP), describing the changes in ion concentration around roots caused by the uptake of nutrients and water by the roots as a function of time over long periods and more in detail over short periods.

Keywords: root, root growth, nutrient uptake, water uptake, nutrient solution, synthetic ion exchange resin, computer simulation models.

ISBN 90 220 0624 7

The author graduated as Doctor in de Landbouwwetenschappen on 15 April 1977 at the Agricultural University in Wageningen on a thesis with the same title and contents.

© Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, 1977.

No part of this book may be reproduced or published in any form, by print, photoprint, microfilm or any other means without written permission from the publishers.

Inhoud

<i>1 Inleiding</i>	<i>1</i>
<i>2 Literatuur</i>	<i>2</i>
2.1 De groei van het wortelstelsel	2
2.1.1 Inleiding	2
2.1.2 Factoren die de groei van het wortelstelsel beïnvloeden	5
2.1.2.1 Genetische eigenschappen van de plant	7
2.1.2.2 Het bovengrondse deel van de plant	8
2.1.2.3 Mechanische eigenschappen van de bodem	9
2.1.2.4 De beschikbare hoeveelheid water in de bodem	10
2.1.2.5 Chemische eigenschappen van de bodem	11
2.1.2.6 De gashuishouding van de bodem	14
2.1.2.7 De temperatuur van de bodem	16
2.1.3 De groei van wortelharen	16
2.1.4 Micro-organismen in de rizosfeer	20
2.1.5 De mucigel rond wortels en wortelharen	22
2.2 Transportprocessen in de rizosfeer	23
2.2.1 Inleiding	23
2.2.2 Algemene transportvergelijkingen	24
2.2.3 Watertransport in de vloeistoffase	27
2.2.4 Transport van voedingsstoffen	28
2.3 Uitwisseling tussen vaste fase en oplossing	29
2.3.1 Inleiding	29
2.3.2 Kationen-uitwisseling	30
2.3.3 Anionen-uitwisseling	31
2.3.4 Het oplossen en neerslaan van zouten	32
2.4 Opname en transport van water door de plant	33
2.4.1 Inleiding	33
2.4.2 Transport door de bodem	34
2.4.3 Factoren die de opname van water beïnvloeden	36
2.4.3.1 Geometrie van het wortelstelsel	36
2.4.3.2 Zouten in de oplossing rond de wortel en de opname van voedingsstoffen	36
2.4.3.3 De temperatuur	37
2.4.3.4 Aëratie	38
2.4.3.5 Andere factoren	38
2.4.4 Opname door wortelharen	39

2.4.5	Opname en transport door epidermis, schors, endodermis en pericykel	40
2.4.6	Transport door xyleemvaten in wortel, stengel en blad	40
2.4.7	Transport door het blad	41
2.5	Opname van voedingsstoffen	44
2.5.1	Mechanismen	44
2.5.2	Wortelonderschepping, convectie- en diffusiestroming en contactuitwisseling	47
2.5.3	Factoren in de plant	50
2.5.3.1	De metabolische activiteit van de plant	50
2.5.3.2	De groeisnelheid en het groeistadium van de plant	50
2.5.3.3	De behoeften aan en de gehalten van voedingselementen in de bovengrondse plant	51
2.5.3.4	De transpiratie van de plant	52
2.5.3.5	Het wortelstelsel van de plant	53
2.5.4	pH-veranderingen in de rizosfeer als gevolg van opname van ionen	55
2.5.5	De invloed van wortelharen en mucigel	56
2.5.6	De invloed van micro-organismen	58
2.5.7	De invloed van wortellexudaten	59
3	<i>Experimenten</i>	61
3.1	Inleiding	61
3.2	Materiaal en methoden	63
3.3	Resultaten	64
3.3.1	Groeiproeven op voedingsoplossing in grof zand	64
3.3.2	Het dagelijks ritme van de transpiratie	70
3.3.3	Groeiproeven op mengsels met synthetische ionenwisselaars	71
3.3.3.1	Literatuur	71
3.3.3.2	Inleidende experimenten	76
3.3.3.3	Materiaal en methoden	82
3.3.3.4	Resultaten en discussie	84
3.4	Discussie van de gezamenlijke proeven	94
4	<i>Simulatiemodellen</i>	97
4.1	Inleiding	97
4.1.1	Systemen	97
4.1.2	Systemen en modellen	97
4.1.3	Verificatie van modellen	99
4.1.4	Criteria waaraan simulatiemodellen moeten voldoen	99
4.2	Literatuur	100
4.3	Kenmerken van simulatiemodellen in CSMP	101
4.4	Simulatiemodellen van maïs geteeld op voedingsoplossing in zand	102
4.4.1	Submodel RG1A: opname zonder geometrische differentiatie van de plant	105

4.4.2	Submodel RG1AB: opname door de plant met actieve en niet-actieve wortels	108
4.4.3	Submodel RG1B: opname door wortels aanwezig in verschillende lagen	110
4.4.4	Submodel RG1C: opname in verschillende lagen onder invloed van de wortelactiviteit	113
4.4.5	Submodel RG1CS: opname in verschillende lagen onder invloed van de wortelactiviteit gedurende enkele dagen	118
4.4.6	Submodel RG1MS: opname door één wortel van één cm lengte gedurende enkele dagen in één laag	125
4.5	Simulatiemodel RG2A van maïs geteeld op synthetische ionen-wisselaars	130
4.6	Resultaten van berekeningen met simulatiemodellen	133
5	<i>Slotbeschouwing en conclusies</i>	139
5.1	De groei van het wortelstelsel	139
5.2	Transportprocessen in de rizosfeer	139
5.3	Uitwisseling tussen ionen in de vaste fase en ionen in oplossing	139
5.4	Opname van water	140
5.5	Opname van voedingsstoffen	140
5.6	Simulatiemodellen	141
5.7	Stand van zaken	141
	<i>Samenvatting</i>	142
	<i>Summary</i>	144
	<i>Literatuur</i>	146

1 Inleiding

De chemische samenstelling van de bodem is sterk variabel, zij wordt beïnvloed door bemesting en opname door planten en verder door vertering, uitspoeling, adsorptie en desorptie.

De bodemoplossing vormt het milieu waaruit planten hun voedingsstoffen opnemen. De opname wordt mede door de chemische samenstelling van deze oplossing bepaald. Voorts is de samenstelling van de bodemoplossing zeer belangrijk voor velerlei transportprocessen in de bodem.

Het onderzoek beschreven in deze publikatie werd voorafgegaan door proeven op het ITAL betreffende ionenopname door de plant uit voedingsoplossingen en transportprocessen in de bodem. Bij het onderzoek op het ITAL werd mede gebruik gemaakt van wiskundige simulatietechnieken. Bestudering van de concentratie en het gedrag van voedingselementen in de rizosfeer in verband met opname door plantewortels was een logische uitbouw van dit onderzoek. Onder de rizosfeer wordt in deze publikatie dat deel van de bodem verstaan waar de invloed van de wortels meetbaar is.

In hoofdstuk 2 worden aan de hand van literatuurgegevens processen besproken die de opname van voedingsstoffen door wortels bepalen. Hoofdstuk 3 geeft een beschrijving van de experimenten die in klimaatcellen werden uitgevoerd, waarbij mais geteeld werd op zandcultures en op mengsels van synthetische ionenwisselaars. De uit deze experimenten verkregen gegevens worden in hoofdstuk 4 gebruikt voor het berekenen van ionenconcentraties rond wortels met behulp van simulatiemodellen. De resultaten van deze berekeningen worden aan een kritische beschouwing onderworpen, waarna in hoofdstuk 5 enkele uitspraken gedaan worden omtrent de bruikbaarheid van simulatiemodellen voor het beschrijven van processen die zich in de rizosfeer afspelen.

2 Literatuur

2.1 DE GROEI VAN HET WORTELSTELSEL

2.1.1 Inleiding

Van oudsher is onderkend dat het wortelstelsel van belang is voor de groei van een plant. Door Hales werd deze kennis al in 1727 op schrift gesteld (Pavlychenko, 1937). Sindsdien is veel onderzoek verricht aan het ondergrondse deel van planten. De opmerking van Pavlychenko (1937) heeft nog niets van zijn betekenis verloren:

'Due to the fact that the most active young roots, and particularly their branches and root hairs, are extremely fine and fragile and very intimately bound with minute soil particles, their separation from ground under field conditions offers a task of utmost difficulty. For this reason some investigators have turned their attention to water cultures although they might have realized that results obtained under such highly artificial conditions would have mostly theoretical and indicative values. Many others used potted plants grown in a greenhouse in spite of the data thus secured being very misleading'.

Een van de verschillen tussen kiemplanten overgeplant op voedingsoplossing en overgeplant op grond is, dat op voedingsoplossing het bovengrondse deel direct groeit, terwijl op grond eerst een belangrijke groei van de wortels optreedt. Zelfs tussen planten geteeld op voedingsoplossing en op zandcultures vonden Wild et al. (1974) grote verschillen, onder andere in de wortel/spruit-verhouding. Ook kunnen belangrijke verschillen gevonden worden tussen wortelstelsels van planten geteeld in de kas en in het veld (tabel 1).

Klassieke beschrijvingen van wortelsystemen zijn bijvoorbeeld die van Dittmer (1940), Farris (1934), Pavlychenko (1937) en Weaver (1926). Farris stelde in 1934 voor, de volgende onderwerpen te bestuderen:

Tabel 1. Wortellengte (in cm) bij het boven de grond komen van de spruit (Pavlychenko, 1937).

	In de kas	Onder veldomstandigheden
Marquis-tarwe/wheat	33	66
Hannchen-gerst/barley	38	69
Banner oats/haver	18	36
wilde haver/wild oats	18	33
Russian thistle	4	8
wilde mosterd/wild mustard	5	13
	In the greenhouse	In the field

Table 1. Root length (in cm) at emergence of the shoot (Pavlychenko, 1937).

- de invloed van micro-organismen op wortelontwikkeling
- de invloed van de wijze van grondbewerking
- de invloed van de diepte waarop kunstmest wordt gegeven op wortelontwikkeling
- wortelsystemen van zelfbestoven lijnen van mais en hybriden hiervan.

De nog steeds aanhoudende stroom van publikaties over deze onderwerpen bewijst de juistheid van zijn voorstellen.

Het belang van de plant bestaat uit haar vermogen voor mens en dier onmisbare stoffen welke in lage concentraties in het milieu aanwezig zijn te kunnen verzamelen en te synthetiseren. Hierbij concentreert het bovengrondse deel van de plant CO_2 uit de lucht en verzamelt het wortelstelsel kalium, calcium, magnesium, fosfor, stikstof en andere elementen uit de bodem (Epstein 1973, tabel 2). Om de opname van deze stoffen en van water te optimaliseren moet het wortelstelsel zoveel mogelijk bodem bereiken. Naast opname is ook het transport van de opgenomen stoffen naar boven een essentiële taak van het wortelstelsel. Omgekeerd moeten ook, om de groei en de selectieve ionenopname in stand te kunnen houden, via het wortelstelsel assimilaten van het bovengrondse deel tot in de jongste wortelpunten gebracht worden.

Een mechanische functie van wortels is het verankeren van de plant in weer en wind.

Op het feit dat wortels voor een aantal plantesoorten een opslagplaats van reserve-stoffen kunnen vormen, wordt hier niet verder in gegaan. Evenzeer wordt hier de rol van het wortelstelsel bij de produktie van hormonen en andere voor de groei noodzakelijke

Tabel 2. Concentraties van elementen in het blad van normale planten (uit Hewitt & Smith, 1975).

Element	mg.kg ⁻¹ in droge stof	mM in celsap ¹	mM in nutrient solution ²
N	15 000 - 35 000	150 - 350	15
P	1 500 - 3 000	7 - 14	1
S	1 000 - 3 000	4.5 - 140	1.5
Ca	10 000 - 50 000	35 - 175	5
Mg	2 500 - 10 000	15 - 60	1.5
K	15 000 - 50 000	55 - 180	5
Na	200 - 2 000	1 - 12	1
Fe	50 - 300	0.15 - 0.75	0.1
Mn	25 - 250	0.06 - 0.6	0.01
Cu	5 - 15	0.01 - 0.03	0.001
Zn	15 - 75	0.03 - 0.15	0.002
Co	0.2 - 29	0.005 - 0.05	0.0002
B	15 - 100	0.2 - 1.3	0.05
Mo	0.5 - 5	0.004 - 0.075	0.0005
Cl	100 - 1 000	0.4 - 4	0.1
Element	mg.kg ⁻¹ in dry matter	mM in cell sap ¹	mM in nutrient solution ²

1. Deze waarden geven een aanwijzing van de totale concentratie in de waterige oplossing zonder rekening te houden met onoplosbare fracties.

These values indicate the total aqueous concentration without considering insoluble fractions.

2. Normale concentraties in voedingsoplossingen.

Typical nutrient solution concentrations.

Table 2. Typical concentrations of elements in foliage of normal plants (from Hewitt & Smith, 1975).

stoffen verwaarloosd (Ruckenbauer & Kirby, 1973).

Zoals Pavlychenko (1937) opmerkte, is het verzamelen van gegevens over een wortelstelsel niet eenvoudig. De minst moeilijk te bepalen karakteristieken zijn vers- en drooggewicht van het totale wortelstelsel en dan alleen wanneer het mogelijk is het totale wortelstelsel uit te graven. Vaak wordt ook het vers- en drooggewicht gemeten of geschat als functie van de horizontale afstand tot de stengel of als functie van zowel diepte als horizontale afstand (Schuurman & Goedewaagen, 1971).

Vanuit een fysiologisch standpunt is het belangrijker te weten, welke wortels en welk deel van iedere wortel voedingsstoffen kunnen opnemen. Duidelijk inzicht in de vraag welk deel van de wortels actief is, is nog niet verkregen, laat staan dat er een éénduidige methode bestaat om hieromtrent metingen te verrichten. Welbank en medewerkers kwamen onlangs (1974) tot de volgende uitspraak:

'The relation between size and growth rate of root systems and uptake of nutrients and water are likely to be another fruitful field of investigation. Uptake rates may depend on the amount of root present or on the rate at which new roots are produced, or they may be controlled by plant demand. Little has been done in the field to test the application of theoretical and laboratory work to practical situations'.

Injectie van met ^{32}P gemerkt fosfaat in bepaalde zones van een grond kan inzicht geven in het probleem, welke delen van het wortelstelsel fosfaat opnemen (McClure & Harvey, 1962; Racz et al., 1964; Vasey et al., 1963). Ook wordt het fysiologisch actieve deel van wortels wel eens bepaald door aan het bovengrondse deel van de plant $^{14}\text{CO}_2$ toe te dienen en de hoeveelheid en plaats van de activiteit in de wortels te meten (Sator, 1972; Singh & Coleman, 1973, 1974; Ueno et al., 1967). Over het algemeen wordt gevonden dat het gedeelte achter de worteltop het meest actief is, hoewel dit niet voor alle voedingsstoffen en water even sterk schijnt te gelden. Dit onderwerp komt verder aan de orde in paragraaf 2.5.3.5.

Door sommigen wordt als maat voor het opnemend vermogen van een wortelstelsel het volume van de wortels genomen, door anderen het worteloppervlak. Ook wordt wel de lengte van het totale wortelstelsel als maat gebruikt. De methode om uit de lengte van de wortels waarden voor het volume en/of het oppervlak te berekenen kan grote verschillen

Tabel 3. Afmetingen van wortelstelsels in potten met grond van 15 cm hoog en 7,5 cm diameter (Dittmer, 1940; bewerkt door Van Diest, 1971).

Soort	Wortels (zonder wortelharen)			Wortelharen	
	lengte (cm)	oppervlak (cm ²)	aantal	lengte (cm)	oppervlak (cm ²)
soyaboon/soyabean	3000	390	6.1×10^6	61000	270
haver/oats	4600	310	6.3×10^6	817000	3310
rogge/rye	6500	490	12.5×10^6	1706000	7440
veldbeemdgras/poa pratensis	39000	2060	51.6×10^6	5248000	15300
Species	length (cm)	surface area (cm ²)	number	length (cm)	surface area (cm ²)
	Roots (without root hairs)			Root hairs	

Table 3. Dimensions of root systems grown in soil cores 15 cm high and 7.5 cm in diameter (Dittmer, 1940; after Van Diest, 1971).

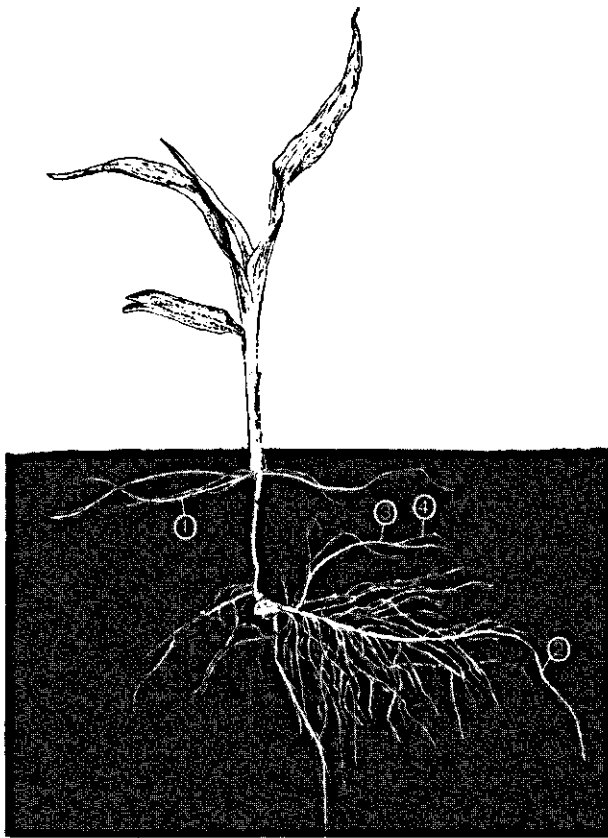


Fig. 1. Maïsplant ongeveer één week na opkomst, met kroonwortels (1), een hoofdwortel (2), primaire (3) en secundaire (4) zijwortels.

Fig. 1. Maize plant about one week after emergence, with crown roots (1), root axis (2), primary (3) and secondary (4) laterals.

in resultaten opleveren, afhankelijk van de aangenomen waarden voor de doorsnede van de wortels.

Opname kan verschillend zijn voor verschillende soorten wortels en zodoende afhangen van het aantal van iedere wortelsoort. Men kan wortels indelen in hoofdwortels en primaire, secundaire en tertiaire zijwortels. Ook kan men een indeling in hoofd- en adventiefwortels maken. Bij granen worden de adventiefwortels vaak kroonwortels genoemd (fig. 1).

Wortelharen kunnen het volume grond dat in nauw contact komt met het wortelstelsel en waaruit voedingsstoffen worden betrokken, aanmerkelijk vergroten (tabel 3). Mycorrhizae en andere micro-organismen kunnen de vorm van het wortelstelsel beïnvloeden en ook de opname veranderen.

2.1.2 Factoren die de groei van het wortelstelsel beïnvloeden

De vorm van het wortelstelsel is het gevolg van genetische eigenschappen van de plant en van invloeden uit de omgeving van de plant.

Genetische eigenschappen kunnen een directe invloed uitoefenen op het wortelstelsel

en een indirecte via het bovengrondse deel waar de voor het wortelstelsel benodigde assimilaten gevormd worden.

De bodem beïnvloedt het wortelstelsel door de mechanische weerstand, de mate van beschikbaarheid van water, voedingsstoffen, zuurstof en het al of niet aanwezig zijn van toxische en/of groeibevorderende stoffen in oplossing of in de gasfase. Ook de invloed van de bodemtemperatuur mag niet vergeten worden.

Vaak zijn deze factoren moeilijk te scheiden, bijvoorbeeld: het vochtgehalte van de bodem bepaalt niet alleen het beschikbare water met de daarin opgeloste voedingsstoffen, maar is ook één van de belangrijkste parameters welke de mechanische weerstand beïnvloeden. Bovendien oefent het vochtgehalte invloed uit op de gasuitwisseling en dus op het zuurstofgehalte van de bodem en daardoor op de eventuele vorming van toxische stoffen. Door de groei van wortels en micro-organismen worden weer verschillende van deze bodemomstandigheden gewijzigd.

Bij proeven over de opname van voedingsstoffen moet met al deze factoren rekening worden gehouden en moet ervoor gezorgd worden dat ze, althans per proef, constant zijn. Om verschillende proeven kwantitatief en vaak ook kwalitatief met elkaar te kunnen vergelijken moeten al deze factoren en hun invloeden op de proefomstandigheden bekend zijn.

Wat betreft de richting waarin wortels groeien, is voornamelijk onderzoek verricht naar de invloed van de zwaartekracht, meestal met gebruikmaking van kiemplanten. Wortels groeien over het algemeen naar beneden, zij het dat de hoek verschillend kan zijn, vooral bij zijwortels en adventiefwortels.

Vaak wordt geschreven dat wortels naar water en voedingsstoffen toe groeien. Het meest in die richting wijst een artikel van Seidel (1924) over de invloed van verschillende stoffen op de richtingsgroei van wortelharen (zie hiervoor paragraaf 2.1.3). Of dit verschijnsel ook voor wortels in het algemeen geldt is niet zeker. Een overtuigend bewijs hiervoor heb ik niet gevonden.

De sterke wortelgroei die vaak rond kunstmestkorrels en in vochtige delen van de bodem optreedt, kan veroorzaakt worden door het feit dat een toevallig daar groeiende wortel veel meer mogelijkheden krijgt om sterk uit te groeien door de plaatselijk gunstiger omstandigheden voor wat betreft voedingsstoffen. Op zichzelf vormt dit geen bewijs voor de veronderstelling dat een wortel in de richting van hoge concentraties van voedingsstoffen en water groeit. Hoewel de chemotropie van wortels van groot belang kan zijn voor de voedselvoorziening van planten is over dit onderwerp weinig literatuur te vinden. In de rest van dit hoofdstuk wordt het dan ook niet meer als apart onderwerp behandeld.

Ook kunnen wortels zones overbruggen waar ongunstige omstandigheden heersen. Dit wordt o.a. gevonden bij boomwortels welke droge zandlagen van funderingen kruisen. Komt een deel van het wortelstelsel in ongunstige omstandigheden te verkeren (droogte, lage temperatuur of beschadiging van wortels) dan kan het overige deel van het wortelstelsel dit nadeel in zekere mate compenseren, misschien niet door een duidelijke toename in drooggewicht, maar vooral door een meer vertakte groei (Crossett et al., 1975). Van groot belang is ook het functionele evenwicht tussen bovengrondse groei en wortelgroei (Brouwer, 1963, 1966; Troughton, 1960; en paragraaf 2.1.2.2).

2.1.2.1 Genetische eigenschappen van de plant

Doordat het wortelstelsel slecht voor bestudering toegankelijk is, wordt het bij selectieproeven meestal niet als direct criterium gebruikt. Ook het feit, dat veel factoren een meestal onbekende invloed kunnen hebben op de grootte en vorm van het wortelstelsel, maakt het moeilijk op de eigenschappen van het wortelstelsel te selecteren, voorzover deze eigenschappen niet tot uitdrukking komen in de bovengrondse groei.

Gebieden waar duidelijk rekening wordt gehouden met de eigenschappen van het wortelstelsel zijn o.a. de fruitteelt in verband met de keuze van onderstammen (Castle & Krezdorn, 1975) en de selectie van graangewassen in verband met het legeren (Gupta & Kovačs, 1974).

Het belang van het wortelstelsel bij de selectie van nieuwe variëteiten is duidelijk naar voren gekomen bij het kweken van kortstrovariëteiten bij granen. Bij voorbeeld veel kortstrovariëteiten van tarwe welke in de U.S.A. gebruikt worden, zijn alleen geschikt voor gebieden met voldoende regenval of met irrigatie, vanwege het relatief kleine wortelstelsel (Briggle & Vogel, 1968; Lupton et al., 1974; Subbiah et al., 1968).

De meest ideale situatie is, landbouwkundig gezien, dat de plant niet méér assimileren in de wortelgroei steekt dan nodig zijn om het wortelstelsel in staat te stellen voor optimale groei voldoende voedingselementen en water op te nemen. Dit geldt natuurlijk alleen voor dat deel van het wortelstelsel dat niet als opslagorgaan dient. Alle overige energie is dan elders beschikbaar en dient zo volledig mogelijk benut te worden voor de vorming van het te oogsten produkt (Karmacharya, 1973).

Raper & Barber (1970 a en b) onderzochten het verband tussen morfologische verschillen en verschillen in opnameactiviteiten tussen de sojaboonvariëteiten Harosoy 63 en Aoda. Harosoy 63 had een duidelijk groter worteloppervlak door een grotere lengte aan dunne wortels. Harosoy 63 kon daardoor de in de grond aanwezige voedingselementen beter benutten. Uit voedingsoplossing nam Aoda per eenheid worteloppervlak echter meer K, Ca, Mg en Zn op. In een veldproef waren de accumulaties van Ca, Mg en Zn in de bovengrondse delen ongeveer gelijk. Wanneer één plant per pot geteeld werd, was de K-accumulatie in Aoda-planten echter groter. In een rijenproef was dit verschil minder duidelijk.

Met dezelfde en andere sojaboonvariëteiten werden door Sullivan & Brun (1975) proeven gedaan om de gevoeligheid voor watergebrek na te gaan. Zij entten een Chippewa 64-spruit op wortelstelsels van Aoda, PI 79648, Harosoy 63 en Chippewa 64. Chippewa 64-spruiten geënt op Harosoy 63 en Chippewa 64 bleken het minst gevoelig voor watergebrek. Dit kwam o.a. tot uiting in een lagere weerstand in de huidmondjes bij watergebrek. Sullivan & Brun gaven als mogelijke verklaring verschillen in de morfologie van de wortelstelsels zoals die door Raper & Barber (1970 a en b) gevonden waren.

De resultaten van deze proeven tonen aan dat morfologische verschillen in wortelstelsels niet altijd verschillen in opname van voedingselementen en water hoeven te veroorzaken.

Voor een algemeen overzicht van het belang van genetische eigenschappen van wortelssystemen wordt naar Troughton & Whittington (1968) verwezen.

2.1.2.2 Het bovengrondse deel van de plant

Wortels hebben energie nodig voor de opbouw van nieuwe cellen (0,38 g fotosyntheseprodukten voor 1 g weefsel, beide als droge stof), voor het instandhouden van de levende cellen (0,01-0,04 g per g weefsel) en voor de opnameprocessen (Passioura & Ashford, 1974; Penning de Vries, 1972, 1974). Bij de kieming en de eerste groei wordt de benodigde energie uit voorraad geleverd. Daarna moet alle energie uit zonlicht en CO_2 worden verkregen en in de vorm van assimilaten naar de wortels getransporteerd worden.

Een veel geconstateerd verschijnsel is dat de verhouding tussen bovengronds gewicht en ondergronds gewicht van planten van éénzelfde variëteit, gekweekt onder dezelfde omstandigheden en met een gelijke fysiologische leeftijd, constant is. Bovendien zal na een kortdurende wijziging in deze verhouding de oorspronkelijke waarde weer herkregen worden. Deze wijziging kan ontstaan als een deel van de wortels of van het blad verwijderd wordt, als de bodemtemperatuur korte tijd gewijzigd wordt, of als de hoeveelheid licht verminderd wordt. Bij verlaging van de lichtintensiteit en bij het verwijderen van blad wordt de wortelgroei meer geremd dan de spruitgroei. Bij ongunstige omstandigheden in het wortelmilieu wordt de bladgroei meer geremd (Brouwer, 1966; Brouwer & De Wit, 1968; Davidson, 1969 a, b en c; Dittmer, 1973; Evans, 1971; Hunt & Burnett, 1973; Welbank et al., 1974).

Fig. 2, ontleend aan Brouwer (1966), toont een paar aspecten van het wortel/spruit-evenwicht. Bij veel stikstof in het wortelmilieu is de wortel/spruit-verhouding lager

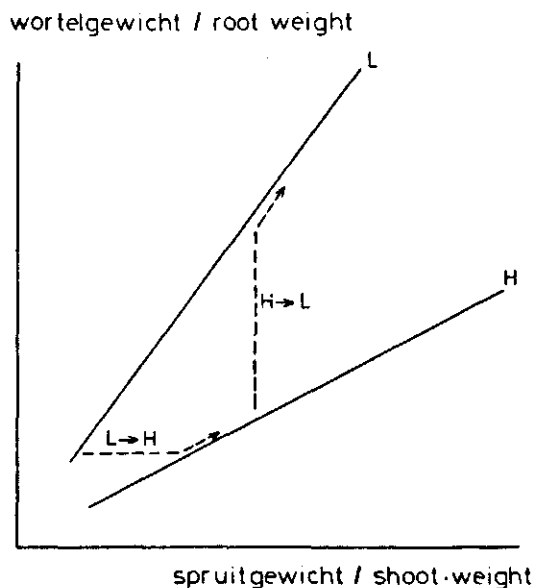


Fig. 2. Verband tussen spruit- en wortelgewicht per plant van Gramineae (naar Brouwer, 1966). Een verandering van laag naar hoog niveau is door de horizontale stippellijn weergegeven en een verandering van hoog naar laag niveau door de verticale stippellijn.

Fig. 2. Relation between shoot and root weight per plant of Gramineae (after Brouwer, 1966). A change from low to high level is shown by the horizontal dotted line and a change from high to low level by the vertical dotted line.

Geval/Case

A	hoog stikstof/high nitrogen	laag stikstof/low nitrogen
B	vochtig/moist	droog/dry
C	geen schaduw/no shadow	schaduw/shade
D	lage temperatuur/low temperature	hoge temperatuur/high temperature

dan bij weinig stikstof en hierin treedt verandering op, wanneer van veel stikstof overgegaan wordt op weinig stikstof en omgekeerd (geval A).

In geval B wordt hetzelfde getoond voor veel en weinig water beschikbaar voor de wortels. Geval C geeft het effect van schaduw weer en geval D het effect van de temperatuur, waarbij de temperatuur voornamelijk de transpiratie beïnvloedt, waardoor het effect van de temperatuur lijkt op dat van het beschikbare water.

Een constante wortel/spruit-verhouding en de afwijkingen daarvan bij veranderingen in het milieu kunnen verklaard worden, door aan te nemen dat er een functioneel evenwicht bestaat tussen de levering van voedingsstoffen en water door de wortel aan de spruit en de levering van assimilaten door de bladeren aan de wortel (Davidson, 1969 a, b en c; Troughton, 1960).

Wanneer een gewas in een later groeistadium komt, wijzigt zich meestal ook de wortel/spruit-verhouding. In het generatieve stadium bijvoorbeeld vereist de bloem en later de vrucht zoveel assimilaten, dat er weinig meer beschikbaar is voor verdere wortelgroei. Dit zou een verklaring kunnen zijn voor het feit dat bij de bloei de wortelgroei stopt, zoals gevonden werd door Mengel & Barber (1974). Beever & Woolhouse (1975) constateerden echter dat bij de bloeiïnductie van *Perilla frutescens* nog vóórdat de bloem veel assimilaten nodig kon hebben, de wortelgroei afnam. Zij vermoedden dat dit samenhang met veranderingen in de auxineproductie.

2.1.2.3 Mechanische eigenschappen van de bodem

Wortels groeien in de lengte doordat de cellen van de strekkingszone water opnemen en daardoor langer worden. De drijvende kracht hiervoor is het potentiaalverschil tussen het water in de wortelcellen en het water in de grond. De belangrijkste parameter in de waterpotentiaal van de cel, is de osmotische potentiaal (Boyer, 1973; Greacen & Oh, 1972; Pfeffer, 1893 geciteerd door Gill & Bolt, 1955; Taylor & Ratcliff, 1969).

De snelheid van de wateropname is evenredig met het potentiaalverschil tussen het water in de wortelcellen en in de bodem. De evenredigheidsfactor wordt bepaald door de volgende weerstanden (Barley & Greacen, 1967):

1. de weerstand die water ondervindt bij het passeren van de celwanden
2. de weerstand die celwanden en omliggende weefsels bieden aan het uitrekken van de celwanden (eerst reversibel, later irreversibel = groei)
3. de weerstand die de grond biedt aan de worteltop om verder door te dringen bij groei in de lengte
4. de wrijvingsweerstand welke de wortel tussen de zich strekkende cellen en het wortelmutsje ondervindt bij het door de grond schuiven
5. de weerstand die de grond biedt aan het cilindrisch wijder worden van het wortelkanaal wanneer de wortel achter de worteltop dikker wordt.

De grootheden 1 en 2 worden door de plant bepaald en worden in dit hoofdstuk niet verder behandeld.

Ad 3: Vergelijkt men de weerstand welke een wortelpunt in de grond ondervindt met die welke een penetrometer met verschillend gevormde punten laat zien, dan blijkt dat de

wortel zich het meest gedraagt als een zeer scherpe penetrometerpunt (Eavis & Payne, 1968; Greacen et al., 1968 a en b). De weerstand welke een zeer scherpe punt ondervindt is bijna uitsluitend een weerstand tegen cilindrische expansie (weerstand 5) waarbij de spits zelf nauwelijks weerstand ontmoet. Voor het feit dat de worteltop nauwelijks weerstand ondervindt zijn verschillende verklaringen te geven:

- De wortel oefent niet in alle cellen in de worteltop evenveel druk uit, maar het meest in die cellen die het minste weerstand ontmoeten (Warnaars & Eavis, 1972). Ook op foto's werd geconstateerd dat het punt waar de cellen het snelst groeien, zich over de worteltop verplaatst (Head, 1965, 1968). De wortel zoekt als het ware de minste weerstand.
- Wortels welke weerstand ondervinden worden dikker en splijten zo de grond voor zich uit (Eavis & Payne, 1968; Gerard et al., 1972; Greacen et al., 1968 a; Pearson, 1966).

Ad 4: De wrijvingsweerstand welke wortels ondervinden is verwaarloosbaar (Barley, 1968), o.a. doordat cellen van het wortelmutsje en stoffen welke de wortel uitscheidt als smeersel dienen (Jones et al., 1966; Scott, 1950). Bij het voortbewegen van het apicale deel van de wortel kunnen wortelharen helpen doordat zij de wortel achter en in de strekkingszone verankeren.

Ad 5: Zoals onder Ad 3 geconstateerd werd is de belangrijkste weerstand welke wortels ondervinden die, welke voortvloeit uit de cilindrische expansie. Evans (1970) heeft deze gesimuleerd door middel van waterdruk in rubberslangen die door de grond liepen. De zo gesimuleerde druk liep op tot 240 kPa, terwijl Pfeffer (1893) radiale worteldrukken tot 600 kPa gemeten heeft.

Bodemporiën kleiner dan de diameter van de wortel zijn ondoordringbaar voor wortels, tenzij de grond zo weinig star is dat de poriën door de wortels verwijd kunnen worden (Drew & Goss, 1973; Greacen et al., 1968 a; Wiersum, 1957). Kan een wortel niet in een porie doordringen, dan probeert hij van richting te veranderen en produceert hij meer zijwortels (Gerard et al., 1972).

Tenslotte moet nog worden vermeld dat de weerstand welke een wortel in de bodem ondervindt, ook kan veranderen doordat de wortel stoffen opneemt, zoals water (Greacen et al., 1968 a; White, 1968), waardoor de bodem uitdroogt en eventueel kan krimpen.

Ook de bodemstructuur heeft een belangrijke invloed op de mechanische weerstand van de bodem. De structuur wordt door velerlei factoren bepaald, zoals vochtgehalte, textuur, organische stofgehalte, uitwisselbare kationen, zoutconcentratie in de bodemoplossing (Gerard, 1965; Mirreh & Ketcheson, 1972). Al deze factoren oefenen ook direct invloed uit op de wortelgroei, zodat het vaak erg gecompliceerd is de directe invloed van de mechanische weerstand afzonderlijk te bepalen.

2.1.2.4 De beschikbare hoeveelheid water in de bodem

De groei van cellen is het gevolg van de opname van water (zie ook paragraaf 2.1.2.3). Hiervoor is een gradiënt van 150-300 kPa tussen de waterpotentiaal in het weefsel en in de bodem nodig (Boyer, 1973). De plantewortel beschikt door ionenopname

over een mechanisme dat hem in staat stelt de osmotische druk in de wortelcellen aan te passen aan de vochtspanning buiten de wortel, zodat over een breed traject van bodemvochtspanningen de wortel toch in staat is water op te nemen.

Een groot deel van de reductie in wortelgroei onder drogere omstandigheden kan waarschijnlijk verklaard worden door de grotere weerstand welke een drogere bodem aan de wortel biedt (Drew & Goss, 1973; Rowse, 1974; paragraaf 2.1.2.3). Naarmate de bodem droger wordt nemen de cohesiekrachten tussen de bodemdeeltjes toe en wordt het moeilijker voor een wortel om in de bodem door te dringen.

Een ander deel van de reductie in wortelgroei bij het droger worden van de bodem wordt vaak verklaard door het feit dat de hydraulische doorlatendheid van grond bij uitdroging snel minder wordt, waardoor de aanvoer van water te klein wordt (Klute & Peters, 1968; Pearson, 1966; Peters, 1957; Taylor & Klepper, 1974).

Vaak wordt bij afnemend vochtgehalte of bij minder irrigatie een uitgebreider wortelstelsel (langere wortels) gevonden, hoewel meestal het wortelgewicht hetzelfde blijft (Allmaras & Nelson, 1973; Cullen et al., 1972; El Nadi et al., 1969; McNeill & Frey, 1969; Rowse, 1974). Pas bij grotere droogte (zuigspanning groter dan 100 kPa volgens Taylor & Klepper (1974) en groter dan 350 kPa volgens Eavis (1972 a)) wordt de wortelgroei minder. Aan de andere kant heeft het vochtgehalte van de bodem duidelijk invloed op de groei van de bovengrondse delen van een plant (Cullen et al., 1972; El Nadi et al., 1969; McNeill & Frey, 1969; Rowse, 1974). Bij watergebrek worden de wortels korter en dunner (Eavis, 1972 a).

Wanneer het grootste deel van het wortelstelsel voldoende water tot zijn beschikking heeft, kunnen wortels ook in droge grond groeien, zelfs in grond die droger is dan het verwelkingspunt voor de betreffende plant (Breazeale, 1930; Hunter & Kelley, 1946 a en b; Volk, 1947).

Verschillende onderzoekers vonden ook bij hoge vochtgehalten een reductie in wortelgroei. Dit zou veroorzaakt kunnen worden door een gebrek aan zuurstof (Pearson, 1966).

2.1.2.5 Chemische eigenschappen van de bodem

Ondanks het feit dat over de invloed van de belangrijkste voedingselementen op de wortelgroei veel gegevens bekend zijn, is er toch nog te weinig inzicht in de fysiologische processen in de plant om alle verschijnselen te kunnen verklaren. Het evenwicht tussen de bovengrondse groei en de wortelgroei (paragraaf 2.1.2.2) wordt sterk beïnvloed door de beschikbaarheid van voedingsstoffen in de bodem. Of een gebrek aan een bepaalde voedingsstof meer invloed heeft op de wortelgroei dan wel op de spruitgroei, hangt af van de fysiologische functie van die stof in de plant en ook van de plantesoort en van de omgeving van de plant. Daarbij kunnen opgenomen ionen de wortelgroei zowel direct beïnvloeden als indirect via de bovengrondse groei.

De algemene opvatting is, dat wanneer planten een beperkte hoeveelheid voedingsstoffen aangeboden krijgen, wortel- en spruitgroei daardoor ongunstig beïnvloed worden; het effect bij de spruit is echter groter dan bij de wortels (Brouwer, 1963). Evans (1970) en May et al. (1965) vonden met voedingsoplossingen in lagere dan standaardconcentraties een gereduceerde bovengrondse groei met langere wortels, maar het wortelgewicht

was lager.

Veel tegenstrijdige verschijnselen beschreven in de literatuur kunnen waarschijnlijk verklaard worden uit het feit dat andere dan de bestudeerde effecten niet optimaal waren. Is bijvoorbeeld de metabolatenstroom vanuit het groene deel sub-optimaal (wat in klimaatcellen vaak het geval is), dan zal het effect van variaties in het aanbod van voedingsstoffen daardoor beïnvloed worden (McClure, 1972).

Over spoorelementen zijn minder gegevens, zij zijn enerzijds nodig voor de plant, anderzijds kunnen zij in hoge concentraties toxisch zijn. De grenzen waartussen de voor plantegroei optimale concentraties van spoorelementen liggen, zijn afhankelijk van plantesoort en/of variëteit en van de omgeving van de plant zoals de bodem en het klimaat. Factoren in de plant die deze grenzen bepalen, kunnen als volgt worden ingedeeld:

1. de mate waarin een plant het betreffende element kan opnemen of tegenhouden bij de celwanden van de wortel
2. de mate waarin het element na opname gebonden en chemisch geïnactiveerd kan worden
3. de mate waarin het element in de plant getransporteerd kan worden
4. de mate waarin het element gewenste of ongewenste bindingen kan aangaan met door de plant gevormde stoffen (eiwitten, enzymen enz.) en de mate waarin deze stoffen onmisbaar zijn en al of niet opnieuw door de plant gevormd kunnen worden
5. de mate waarin de plant de concentratie en de beschikbaarheid van het element in het wortelmilieu kan beïnvloeden (bijvoorbeeld ijzergebrek veroorzaakt een vermindering in de anionenopname, verlaagt zo de pH in de rizosfeer en het ijzer wordt beter beschikbaar (paragraaf 2.5.3.5))
6. de mate waarin andere elementen, vooral spoorelementen, door de plant worden opgenomen.

De pH van de bodem heeft het meeste invloed via de beschikbaarheid van voedingsstoffen en toxische stoffen. Bij een lage pH kunnen H-ionen concurreren met Ca²⁺, K- en Mg-ionen voor plaatsen aan opnamemechanismen, waardoor gebrek aan deze ionen kan ontstaan. In het algemeen is in oplossingen met een optimaal aanbod van voedingsstoffen wortelgroei goed mogelijk tussen pH 4 en pH 9 (Aron & Johnson, 1942).

In het volgende worden een aantal voedings- en andere stoffen behandeld waarvan bekend is dat zij een directe invloed op de wortelgroei hebben. Er is echter geen strikte scheiding tussen stoffen die de wortelgroei direct en stoffen die de wortelgroei via de bovengrondse groei beïnvloeden.

Stikstof: Behalve bij de teelt van natte rijst wordt stikstof door cultuurgewassen hoofdzakelijk in nitraatvorm opgenomen. Brouwer (1966), Brouwer & De Wit (1968) en Danielson (1967) vonden dat hoge concentraties van nitraat in voedingsoplossingen de wortelgroei bevorderden en wel meer dan de groei van de spruit. Pearson (1966) meldde in zijn overzicht dat bij weinig stikstof minder zijwortels gevormd werden en dat er meer primaire wortelgroei was. Lemaire (1975) vond bij raaigras op voedingsoplossing en op grond dat het optimum voor de wortelgroei bij een lagere stikstofconcentratie lag dan het optimum voor de spruitgroei.

Bij lokale toediening van meer nitraat groeiden ter plaatse meer en langere zijwortels (Drew, 1975; Drew & Goss, 1973; Drew & Saker, 1975; Drew et al., 1973). McNeill & Frey (1969), Schuurman & Knot (1974) en Welbank et al., (1974) vonden bij veldproeven,

in tegenstelling tot wat op voedingsoplossingen gevonden werd, dat stikstof de wortelgroei in mindere mate bevorderde dan de bovengrondse groei. Een te hoge concentratie van nitraat belemmerde bij proeven van sommige onderzoekers de wortelgroei (Danielson, 1967; Hackett, 1972; de laatste vond dat de concentratie waarbij dit optrad, 18 me/l¹ in voedingsoplossing was).

Soms werd een stimulerend effect van ammonium op de wortelgroei gevonden (Drew, 1975; Drew & Saker, 1973), maar vaker een toxisch effect (Ajayi et al., 1970; McClure & Jackson, 1968 b) afhankelijk van de plantesoort.

Fosfaat: Christie & Moorby (1975) en Hackett (1968 a en b) meldden dat bij fosfaatgebrek de wortels dunner waren met kortere zijwortels. Over het algemeen vindt men in de literatuur dat fosfaat de wortelgroei stimuleert (Böhm, 1973; Drew, 1975; Khasawneh & Copeland, 1973; McNeill & Frey, 1969; Pearson, 1966; Strong & Soper, 1974). Schnappinger et al. (1969) vonden bij een hoge fosfaatconcentratie wortels met een grotere diameter en met meer xyleemvaten. Alleen Danielson (1967) concludeerde in zijn overzicht dat fosfaat de wortelgroei niet of nauwelijks stimuleert.

Kalium: Hackett (1968 a en b) en Hackett & Bartlett (1971) namen bij kaliumgebrek dezelfde symptomen waar als bij fosfaatgebrek, maar in sterkere mate: kortere primaire zijwortels en zelfs helemaal geen secundaire zijwortels. Schnappinger et al. (1969) vonden bij hogere kalium concentraties dikkere wortels. Danielson (1967), Hunt & Burnett (1973), McNeill & Frey (1969) en Wild et al. (1974) constateerden dat kalium nauwelijks invloed had op de wortelgroei.

Calcium: is onmisbaar bij de opbouw en het in-stand-houden van celwanden en membranen. Daar het in de plant tamelijk onbeweeglijk is, moet calcium altijd aanwezig zijn in de omgeving van de wortels die op dat moment de ionenopname verzorgen. Naarmate de concentraties van andere kationen in de oplossing rond de wortels hoger zijn, moet voor een optimale ontwikkeling van het wortelstelsel ook de calciumconcentratie hoger zijn (Burstrom, 1952; Foy, 1974 a; Gerard, 1971; Haynes & Robbins, 1948; Pearson, 1966; Tanaka & Woods, 1972).

Borium: moet evenals calcium bij alle wortels die groeien aanwezig zijn. In tegenstelling tot calciumgebrek, veroorzaakt plaatselijk boriumgebrek geen afsterven van jonge wortels, hoewel de wortels zonder borium niet groeien (Haynes & Robbins, 1948).

Aluminium werkt onder bepaalde omstandigheden voor een aantal planten groeibevorderend (Foy, 1974 b). Vooral bij pH-waarden lager dan 5,5 wordt de concentratie vaak te hoog en is aluminium toxisch (McCart & Kamprath, 1965). De concentratie waarbij aluminium toxisch wordt is afhankelijk van grondsoort en plantesoort, terwijl tussen variëteiten

1. me = milliëquivalent

grote verschillen kunnen bestaan. Deze verschillen zouden veroorzaakt kunnen worden doordat planten in verschillende mate de pH rond hun wortels kunnen veranderen (Foy, 1974 b).

Aluminium veroorzaakt in eerste instantie beschadigingen aan de wortels. Vooral de invloed op het protoplasma en de binding van aluminium met proteïnen zouden daarbij een rol spelen (Foy, 1974 b).

Ammoniak schijnt toxisch voor wortels te zijn doordat het zeer gemakkelijk celmembranen passeert en in de plant verschillende biochemische processen zoals de fotosynthetische fosforylatie, de ferricyanide-reductie, de ademhaling en de reactie $\text{NADH} \rightleftharpoons \text{NAD}$ stoort (Bennett, 1974). In de bodemoplossing heerst evenwicht tussen NH_3 en NH_4^+ als functie van de pH. Vooral het NH_3 of NH_4OH schijnt toxisch te zijn voor wortels.

Als spoorelement is *koper* onmisbaar voor de plant, en kan ook toxisch zijn voor de wortels (Bennett, 1974; Wu et al., 1975). *Lood*, waarover weinig bekend is, schijnt nauwelijks in de plant getransporteerd te worden en heeft daardoor voornamelijk op de wortelgroei een nadelige invloed (Bennett, 1974). *Mangaan* en *borium* in hogere concentraties beïnvloeden niet direct de wortelgroei, maar wel indirect, omdat het bovengrondse deel van de plant schade lijdt (Bennett, 1974).

2.1.2.6 De gashuishouding van de bodem

Voor hun ademhaling gebruiken plantewortels zuurstof en produceren CO_2 . De meeste zuurstof wordt benut voor het cytochroomsysteem. De mate waarin zuurstof wordt benut, wordt niet beïnvloed door de zuurstofspanning, tenzij deze lager wordt dan 0,01-0,1 kPa (Griffin, 1968). Volgens Greenwood (1971) wordt de wortelgroei pas beïnvloed bij zuurstofspanningen lager dan 6-2 kPa. Bij welke waarde de zuurstofspanning precies limiterend wordt hangt o.a. af van de dikte van de wortel en van de ademhalingsactiviteit van de wortel. Deze laatste is o.a. hoger bij een hogere temperatuur en wanneer wortels mechanische weerstand ondervinden (Greenwood, 1971; Huck, 1970; Letey et al., 1962a; Pearson, 1966; Ralston & Daniel, 1972). Door anderen werd waargenomen dat wortelgroei al begon terug te lopen bij een zuurstofspanning van 15 kPa (Eavis, 1972a en b; Eavis et al., 1971; Gingrich & Russel, 1956).

Van belang is ook de duur en de mate waarin wortels aan verminderde zuurstofdruk worden blootgesteld. Huck (1970) vond dat wortels van sojaboon- en katoenzaailingen die na een periode met een zuurstofspanning van 21 kPa aan zuurstofspanningen van 15-3 kPa werden onderworpen, eerst veel langzamer groeiden dan de controleplanten, maar later weer bijna hun oorspronkelijke groeisnelheid hervatten. Wanneer de periode zonder zuurstof korter was dan 30 min, konden de wortels hun oorspronkelijke groeisnelheid weer opnemen. Na 3-5 uur zonder zuurstof was de wortelpunt dood. Het afsterven begon bij de strekkingszone van de wortels. Wanneer na een dergelijke periode weer normaal zuurstof toegediend werd groeiden de zijwortels uit en wel veel sterker dan bij de controleplanten.

Een parameter welke belangrijker is dan de zuurstofconcentratie, is de snelheid

waarmee zuurstof door de bodem diffundeert. Komt deze beneden de $20 \times 10^{-8} \text{ g O}_2 \text{ cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ te liggen dan wordt bij veel planten de wortelgroei gereduceerd (Van Diest, 1962; Letey et al., 1962a en b; Stolzy & Letey, 1964).

Een volledig beeld van de zuurstofvoorziening van het wortelstelsel krijgt men pas wanneer de volgende parameters bekend zijn:

1. de ademhalingsnelheid van de wortels
2. de zuurstofdiffusie in de wortels
 - a. radiaal van het worteloppervlak naar de cellen waar de zuurstof nodig is
 - b. longitudinaal door intercellulaire ruimten in de wortel en stengel vanuit het bovengrondse deel tot bij de worteltop
3. de zuurstofdiffusie in de gas- en vloeistoffase van de bodem.

Een uitgebreid voorbeeld van de diffusieprocessen wordt beschreven door Luxmoore et al. (1970) en Luxmoore & Stolzy (1972). Hun conclusies waren: (1) dat bij rijst de voor de wortels benodigde zuurstof voor 100% van boven de grond via de rijstplant kan worden aangevoerd en dat zelfs 5-7% van de aangevoerde zuurstof vanuit de wortel naar de bodem kon diffunderen, (2) dat bij maïs 34-42% van de in de wortels benodigde zuurstof via de plant, vooral via kroonwortels, kon worden aangevoerd en (3) dat bij rijst de worteltop niet en bij maïs vaak geheel was aangewezen op zuurstofdiffusie door de bodem. Dit laatste was ook een conclusie van Eavis et al. (1971) uit een proef met erwtenzaailingen. Hierbij hadden de wortels zonder zuurstof nog een groeisnelheid van 20% van de controle, wanneer de spruit normaal zuurstof ontving. Dat rijstwortels ook in anaëroob milieu zuurstof via de spruit kunnen betrekken, werd o.a. bevestigd door proeven van Van Raalte (1940). Alberda (1953) constateerde dat natte rijst na strekking van de stengel fijn verdeelde wortels aan het wateroppervlak ontwikkelde, welke mogelijk de zuurstofvoorziening voor de overige wortels verzorgden.

Over het algemeen moet rekening gehouden worden met het feit dat veel planten zich in hoge mate kunnen aanpassen aan kortere of langere perioden van verminderde zuurstofconcentraties in de bodem, mits de verdere omstandigheden niet te ongunstig zijn, zoals de doorwortelbaarheid van de bodem (Pearson, 1966; Ralston & Daniel, 1972). In een koude bodem zijn de wortels minder gevoelig voor zuurstofgebrek. Verschillende variëteiten kunnen ook verschillend reageren op gebrek aan zuurstof (Acevedes-N et al., 1975).

Niet te verwaarlozen verbruikers van zuurstof zijn micro-organismen, vooral rond de wortel (Melhuish et al., 1974; Pearson, 1966). Zij kunnen de voor de wortel beschikbare hoeveelheid zuurstof aanzienlijk verminderen.

Bij te weinig aëratie van de bodem neemt niet alleen de zuurstofconcentratie af, maar neemt ook de CO_2 -concentratie toe. CO_2 is echter pas toxisch bij concentraties boven 10-20% indien voldoende zuurstof aanwezig is (Greenwood, 1971; Pearson, 1966).

Wortels en micro-organismen kunnen onder anaërobe omstandigheden ethyleen produceren, hetgeen nadelig is voor de wortelgroei. Oorzaak en gevolg zijn hier echter nog niet duidelijk te onderscheiden. Wortels produceren ook ethyleen wanneer zij door mechanische weerstand in de groei gehinderd worden (Smith & Restall, 1971; Smith & Robertson, 1971; Kays et al., 1974).

2.1.2.7 De temperatuur van de bodem

Het is algemeen bekend dat de wortelgroei door veranderingen in de bodemtemperatuur wordt beïnvloed. Cooper (1973) vermeldde in zijn overzichtsartikel vele verschillende optimale temperaturen voor verschillende plantesoorten en variëteiten. Temperatuur heeft ook invloed op de spruit/wortel-verhouding en op de vertakking van het wortelstelsel. Over het algemeen schijnt de diameter van wortels af te nemen bij hogere dan optimale temperaturen.

Op welke wijze en in welke plantedelen echter de temperatuur precies haar invloed uitoefent is niet duidelijk. De bovengrondse groei, de worteladembaling en de opname van water en voedingsstoffen worden alle door de bodemtemperatuur beïnvloed. Aangezien wortelgroei van al deze factoren afhankelijk is, ligt het voor de hand dat veranderingen in bodemtemperatuur consequenties hebben voor het wortelstelsel.

Onderdonk & Ketcheson (1973a) vonden een invloed van de temperatuur op de hoek waaronder maïswortels groeiden. Bij 17°C was de hoek met het horizontale vlak het kleinst (10°), daaronder en daarboven groter. Bij cyclische temperatuursveranderingen was de hoogste temperatuur maatgevend. Dit kan een verklaring zijn voor het feit dat door een laag organisch materiaal aan te brengen waaronder de grond circa 2,5°C koeler bleef, meer wortels horizontaal groeiden, hoewel het totale wortelgewicht onveranderd bleef (Onderdonk & Ketcheson, 1973b).

De invloed van de worteltemperatuur op de assimilatenverdeling over de verschillende delen van een wortelstelsel, is een belangrijk verschijnsel, dat werd bestudeerd door Rovira & Bowen (1973). Bij lage temperatuur (5°C) werden assimilaten veel gelijkmatiger over de wortels van verschillende ouderdom verdeeld en was de verplaatsingssnelheid langzamer. Bij hogere temperatuur (10°C) kreeg de worteltop de meeste assimilaten. Rovira & Bowen brachten dit in verband met de verschillen in opnamepatronen voor bijvoorbeeld fosfaat bij verschillende temperaturen.

2.1.3 De groei van wortelharen

Wortelharen ontstaan over het algemeen juist achter de strekkingszone als uitstulpingen van epidermiscellen. Wanneer de worteltop weerstand ondervindt, kunnen daar ook wortelharen gevormd worden (Snow, 1905). Niet alle planten zijn in staat wortelharen te vormen.

Volgens Cormack (1949, 1962) is het bij sommige planten mogelijk uit de vorm van de epidermiscellen van de wortels te zien of zij wortelharen kunnen vormen of niet. Lange cellen in de epidermis van o.a. Phleum en andere grassoorten vormen geen wortelharen, terwijl de korte cellen (trichoblasten) dit wel kunnen.

Oudere delen van de wortel kunnen geen haren meer vormen; wel kunnen wortelharen op wortels welke geen secundaire diktegroei vertonen, nog 2-3 jaar zichtbaar blijven (Whitaker, 1923). Bij secundaire diktegroei verdwijnen wortelharen door mechanische invloeden, evenals grote delen van de cortex. Ook kunnen wortelharen na hun vorming worden aangetast door micro-organismen. McElgun & Harrison (1969) vonden een levensduur van 55, 45 en 40 uur bij wortelharen van gerst, gekweekt bij temperaturen van respectievelijk 15,

18 en 26°C.

De afmetingen van wortelharen kunnen aanzienlijk verschillen. Dittmer (1949) vond in 20 plantenfamilies bij 37 soorten wortelharen met lengten van 80-1500 μm en diktes van 5-17 μm . Alle onderzochte planten hadden wortelharen en de afmetingen verschilden weinig per variëteit. Farr (1928) vermeldde het voorkomen van wortelharen met een lengte tot 3,25 mm bij landplanten en een lengte tot 8 mm bij waterplanten.

Functie van wortelharen Wortelharen kunnen water en ionen opnemen. In grond geeft dit plantewortels met wortelharen voordelen ten opzichte van wortels zonder wortelharen (paragraaf 2.5.5). Wortelharen kunnen de wortel verankeren zodat de worteltop gemakkelijker in de bodem kan doordringen (Farr, 1928). Barley (1968) vond dat de kracht nodig om een wortel met wortelharen uit de grond te trekken vijf keer zo groot was als voor een wortel zonder wortelharen.

Factoren die invloed hebben op de groei van wortelharen Bijna unaniem is men van mening dat meer wortelharen gevormd worden in vochtige lucht dan in een voedingsoplossing, in water of in grond (Bergmann, 1958a; Cormack, 1949, 1962; Farr, 1928; Snow, 1905). Alleen Head (1968) vond bij wortels van een pruimenboom, dat de meeste wortelharen ontstonden op de plaats waar de wortel langs gronddeeltjes groeide; waar de wortel een luchtholte passeerde werden geen haren gevormd.

Calcium is voor de groei van wortelharen onontbeerlijk, zij het dat reeds zeer kleine hoeveelheden voldoende zijn. Wortels welke in hun directe omgeving geen calcium aantreffen ontwikkelen geen wortelharen, ook al beschikt de rest van het wortelstelsel over voldoende calcium (Bergmann, 1958a; Cormack, 1949, 1962; Ekdahl, 1957; Farr, 1928; Tanako & Woods, 1972, 1973; Snow, 1905).

De toevoeging van nitraat aan het water kan de groei van wortelharen bevorderen (Bergmann, 1958; Ekdahl, 1957). Ook CO_2 en bicarbonaten veroorzaakten in Bergmann's (1958a) en Cormack's (1962) proeven een overvloedige groei van wortelharen.

Licht dat op de wortels valt heeft bij de tot nu toe onderzochte planten geen invloed op de groei van wortelharen. Alleen bij Elodea werd gevonden dat wortelharen slechts in het donker gevormd werden (Cormack, 1949, 1962).

Over de invloed van de temperatuur worden tegenstrijdige berichten gemeld. Snow (1905) vond dat tarwewortels veel wortelharen vormden bij 4,5-11,5°C, minder bij 16,0-29,5°C en geen bij hogere temperaturen. Bergmann (1958a) constateerde daarentegen bij rogge een sterkere wortelhaarontwikkeling bij 29°C dan bij lagere temperaturen, evenals McElgunn & Harrison (1969) voor gerst bij 26°C in vergelijking met 15°C.

De invloed van verschillende stoffen op de richting waarin wortelharen groeien Seidel (1924) merkte op dat wortelharen zich om gronddeeltjes krommen. Om de reactie van de wortelharen te toetsen werd de te onderzoeken oplossing of suspensie in een dun capillair bij de wortelharen gebracht welke zich in water bevonden. De wortelharen groeiden dan in de richting van het capillair tot zij zich om het capillair heen kromden.

Bij 20 soorten van 11 plantefamilies onderzocht hij welke stoffen verantwoordelijk konden zijn voor deze kromming. Zuivere kwartsdeeltjes veroorzaakten geen kromming,

Tabel 4. Invloed van anorganische zouten op de groei-richting van wortelharen, uitgedrukt in het percentage proeven waarbij de wortelharen op het zout reageerden (0 = geen reactie; . = niet onderzocht) (samengesteld uit gegevens van Seidel, 1924).

Zout		Plant no.																
		1	2	3	4	5	6	7,8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18-20
K	Cl	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8-15	.	0	0
	NO ₃	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	100	0	0	8-15	.	0	0
	HPO ₄	100	100	100	100	100	100	0	0	0	10-50	10-50	8-25	9-22	15-30	11	20-30	0
	Al(SO ₄) ₂	0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Na	OH	0	.	.	.	.	.	0	.	.	0	0	0	0	0	.	.	.
	Cl	0	.	.	.	0	0	0	0	0	0	0	.	.	.	.	.	.
	NO ₃	.	0	.	0	0	0	0	0	0	100	100	0	0	0	25	0	0
	HPO ₄	.	.	.	.	100	100	0	0	0	10-50	10-50	8-25	9-22	.	.	42	0
	HCO ₃	0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
NH ₄	Cl	0	0	0	0	0	0	50-100	50	30-50	0	0	0	0	0	.	0	0
	NO ₃	0	0	0	0	0	0	.	50	30-50	100	100	.	.	.	.	.	.
	SO ₄	0	0	.	0	0	0	50-100	50	30-50	0	0	0	.	0	.	.	0
	HPO ₄	100	100	100	100	100	100	50-100	50	30-50	10-50	10-50	8-25	9-22	12-30	14-20	22-37	0
	MgPO ₄	100	.	.	.	100	100	.	.	.	.	.	8-25	9-22	.	.	.	.
	HCO ₃	0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Ca	NO ₃	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	100	0	0	0	50	.	0
	SO ₄	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	.	0	0
	HPO ₄	100	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	CO ₃	0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Mg	SO ₄	0	0	.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	.	0	0
	PO ₄	100	.	.	.	100	100	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	NH ₄ PO ₄	100	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	8-25	9-22	.	.	.	.
	CO ₃	0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Fe	Cl ₃	0	.	.	.	.	.	.	.	.	0	0	0	0	.	.	.	.
Cl	H	0	.	.	.	.	.	0	.	.	0	0	0	0	0	.	.	.
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8-25	.	0	0
	Na	0	.	.	.	0	0	0	0	0	0	0	0	.	.	.	.	.
	NH ₄	0	0	0	0	0	0	50-100	50	30-50	0	0	0	0	0	.	0	0
	Fe	0	.	.	.	.	.	.	.	.	0	0	0	0	.	.	.	.
NO ₃	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	100	0	0	8-15	.	0	0
	Na	.	0	.	0	0	0	0	0	0	100	100	0	0	0	25	0	0
	NH ₄	0	0	0	0	0	0	.	.	.	100	100	.	.	.	.	.	.
	Ca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	100	0	0	0	50	.	0

	SO ₄	NH ₄	0	1	2	3	4	5	6	7,8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18-20
Ca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mg	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
K Al	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PO ₄	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	0	0	10-50	10-50	10-50	8-25	9-22	12-30	11	20-30
NH ₄ H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10-50	10-50	10-50	8-25	9-22	0	42	0
(NH ₄) ₂ H	100	100	100	100	100	100	100	100	100	50-100	50	30-50	10-50	10-50	10-50	8-25	9-22	12-30	14-20	22-37
NH ₄ Mg	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	8-25	9-22	0	0	0
CaH	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	8-25	9-22	0	0	0
Mg	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	8-25	9-22	0	0	0
CO ₂	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
O ₂	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
grond/soil	100	100	100	60	70	100	30	30	30	30	30	30	45	35	30	15	0	32	36	0
Salt	1	2	3	4	5	6	7,8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18-20			
Plant no.																				
1 ganzevoet																				
2 suikerbiet																				
3 voederbiet																				
4 spinazie																				
5 boekweit																				
6 sierrabarber																				
7 haver																				
8 tarwe																				
9 gerst																				
10 gierst																				
11 boldrik																				
12 koekoeksbloem																				
13 koolzaad																				
14 tuinkers																				
15 serradella																				
16 hennep																				
17 boerentabak																				
18 stalgaars																				
19 teunisbloem																				
20 smalbladig weeghree																				

Table 4. Influence of several chemicals on the direction of growth of root hairs expressed in the percentage of experiments in which root hairs responded to the presence of the chemical (0 = no reaction; . = not investigated) (composed from data of Seidel, 1924).

organisch materiaal van de wortelmuts vaak wel. Onderling beïnvloeden wortelharen elkaar niet in de richtingsgroei. Tabel 4 geeft een overzicht van de anorganische zouten welke Seidel gebruikte en hun invloed op de wortelharen.

De wortelharen van de onderzochte Chenopodiaceae (ganzevoet, suiker- en voederbiet en spinazie) en Polygonaceae (boekweit en sierrabarber) reageerden uitsluitend en sterk fosfaat-zouten, zowel de oplosbare als op de onoplosbare. De grens waarbij dit bij ganzevoet nog gebeurde, lag tussen 0,0025 en 0,004% K_2HPO_4 , bij lagere concentraties reageerden de wortelharen niet meer. Werd aan de hele wortel 0,001% K_2HPO_4 gegeven, dan moest de concentratie in het capillair meer dan 0,04-0,05% K_2HPO_4 zijn om de wortelharen te doen krommen.

De wortelharen van de onderzochte Graminaeae groeiden uitsluitend naar ammonium-zouten toe, zij het minder sterk dan die van de Chenopodiaceae en Polygonaceae op fosfaat reageerden. Bij bolderik en koekoeksbloem (Caryophyllaceae) groeiden de wortelharen sterk naar nitraat en zwak naar fosfaat. De Cruciferae koolzaad en tuinkers reageerden zwak op fosfaten. Wortelharen van serradella werden nauwelijks beïnvloed door kalium en fosfaat, die van hennep evenmin door nitraat en fosfaat en die van tabak nauwelijks door fosfaat. Stalkaars, teunisbloem en smalbladig weegbree reageerden niet op één van de toegevoegde zouten en ook niet op gronddeeltjes.

Het feit dat wortelharen van verschillende planten sommige voedingsstoffen als het ware op zouden zoeken, kan grote betekenis hebben voor opnameprocessen.

De kromming die door Seidel gevonden werd, wordt veroorzaakt door het naar een stof toe groeien. Bij leguminosen wordt vaak gevonden dat wortelharen welke geïnfecteerd worden door het micro-organisme *Rhizobium*, zich op gelijksoortige wijze krommen. Hier schijnt de oorzaak een stof te zijn welke de micro-organismen uitscheiden (Dart, 1974).

2.1.4 Micro-organismen in de rizosfeer

In 1968, 1973 en 1974 verschenen een aantal artikelen en een boek waarin een goed overzicht werd gegeven van de samenleving van wortels en micro-organismen in de rizosfeer (Bowen & Rovira, 1968; Gerdemann, 1968; Gerdemann, 1974; Richards, 1974; Rovira & Davey, 1974; Marks & Kozlowski (Ed.): *Ectomycorrhizae*, 1973). De volgende verhandeling is voor het grootste deel aan deze publikaties ontleend.

In de bodemmicrobiologie wordt onder de rizosfeer dat deel van de bodem verstaan met afwijkende hoeveelheden micro-organismen ten gevolge van de invloed van wortels (Alexander, 1967). Door sommigen wordt de rizosfeer onderverdeeld in een 'rhizoplane', een 'root surface', een 'inner' en een 'outer rhizosphere' (Rovira & Davey, 1974). De 'rhizoplane' omvat de micro-organismen die direct op de celwanden van de wortels groeien; de 'root surface', 'inner' en 'outer rhizosphere' worden onderscheiden op grond van de aantallen micro-organismen. De rizosfeer kan zich van 2 mm tot 2 cm van de wortel uitstrekken. Exacte grenzen zijn niet aan te geven. Dommergues (1970) gaf een meer op de praktijk gerichte definitie, n.l. de rizosfeer is dat deel van de bodem dat bij verwijdering van het wortelstelsel aan de wortels blijft kleven en er door licht schudden van verwijderd kan worden. De 'rhizoplane' is volgens deze definitie dat deel van de bodem dat bij de vorige behandeling niet verwijderd wordt en pas door sterk schudden in water

van de wortels afgespoeld kan worden.

Bacteriën kunnen een wortel reeds koloniseren 6 uur nadat de wortel uit het zaad is gekomen. De worteltop is meestal vrij van bacteriën, ook indien hij omgeven is door een mucigellaag (paragraaf 2.1.5). De eerste bacteriën en groepen bacteriën verschijnen in de zone waar de wortelcellen zich strekken. Vaak komen ze niet regelmatig verdeeld over de wortels voor, maar in kolonies op één cel of op de plaats waar celwanden van twee cellen samenkomen. Mogelijk wordt deze onregelmatigheid veroorzaakt door de wijze van kolonievorming of doordat bepaalde cellen meer voedingsstoffen (suikers, eiwitten) voor bacteriën uitscheiden of doordat er holtes in de celwanden voorkomen die speciaal geschikt zijn voor kolonies (Newman & Bowen, 1974). Bij oudere worteldelen kunnen micro-organismen ook tussen de cellen van de cortex doordringen. In tabel 5 worden hoeveelheden micro-organismen op verschillende afstanden van lupinewortels vermeld en tabel 6 verschaft informatie omtrent de aantallen bacteriën in en buiten de rizosfeer van zes gewassen.

Micro-organismen leven voornamelijk van materialen uit afstervende en afgestoten wortelcellen en uit exudaten (uitscheidingsprodukten). Factoren welke de exudatie beïnvloeden, zoals de leeftijd van de plant, de hoeveelheid licht, temperatuur en voeding van de plant, beïnvloeden ook de groei van micro-organismen (paragraaf 2.5.6 en 2.5.7).

Een speciale vorm van samenleving tussen wortels en micro-organismen zijn de mycorrhizae, een symbiose tussen wortels en fungi. Onderscheiden worden: ectomycorrhizae, waarbij de fungi een mantel over het worteloppervlak vormen met hyfen intercellulair in de cortex, endomycorrhizae, waarbij een los netwerk van hyfen zich in de grond uitbreidt en waarbij de meeste groei intracellulair in de cortex plaatsvindt en een tussenvorm ectendomycorrhizae met hyfen in de grond en in de cortex. Ook mycorrhizae betrekken een deel van hun voedsel uit plantewortels en worden dus in hun groei beïnvloed door de leeftijd van de plant, de hoeveelheid licht en de voeding van de plant. Is de assimilaten-

Tabel 5. De verbreiding van de rizosfeer van 18 dagen oude zaailingen van lupine (*Lupinus angustifolius*) (Rovira & Davey, 1974).

Afstand tot de wortel (mm)	Micro-organismen per g droge grond			Schimmels per g droge grond		
	Bacteriën	Streptomyceten	Schimmels	Aspergillus ustus	Cylindrocarpon radiculicola	Paecilomyces marquandii
0 ¹	159x10 ⁶	47x10 ⁶	0.4x10 ⁶	5.6x10 ³	4.9x10 ³	9.0x10 ³
0- 3	49x10 ⁶	16x10 ⁶	0.2x10 ⁶	3.4x10 ³	0	2.8x10 ³
3- 6	38x10 ⁶	11x10 ⁶	0.2x10 ⁶	2.9x10 ³	0	1.6x10 ³
9-12	37x10 ⁶	12x10 ⁶	0.1x10 ⁶	2.9x10 ³	0	1.5x10 ³
15-18	34x10 ⁶	10x10 ⁶	0.1x10 ⁶	2.3x10 ³	0	0
80 ²	27x10 ⁶	9x10 ⁶	0.09x10 ⁶	1.0x10 ³	0	0
Distance to the root (mm)	Bacteria	Streptomycetes	Fungi	Aspergillus ustus	Cylindrocarpon radiculicola	Paecilomyces marquandii
	Micro-organisms per g of dry soil			Fungi per g of dry soil		

1. rhizoplane
2. control

Table 5. Extent of the rhizosphere of 18-day-old blue lupine (*Lupinus angustifolius*) seedlings (Rovira & Davey, 1974).

Tabel 6. Aantallen bacteriën in en buiten de rizosfeer bij verschillende gewassen (Rovira & Davey, 1974).

	Aantallen bacteriën per g droge grond		Rizosfeer/ wortelvrij
	rizosfeer	wortelvrij	
rode klaver/red clover/ <i>Trifolium pratense</i>	3255x10 ⁶	134x10 ⁶	24
haver/oats/ <i>Avena sativa</i>	1090x10 ⁶	184x10 ⁶	6
vlas/flax/ <i>Linum usitatissimum</i>	1015x10 ⁶	184x10 ⁶	5
tarwe/wheat/ <i>Triticum aestivum</i>	710x10 ⁶	120x10 ⁶	6
mais/maize/ <i>Zea mays</i>	614x10 ⁶	184x10 ⁶	3
gerst/barley/ <i>Hordeum vulgare</i>	505x10 ⁶	140x10 ⁶	3
	rhizosphere	root-free	
	Number of bacteria per g dry soil		Rhizosphere/ root-free

Table 6. Numbers of bacteria inside and outside the rhizosphere of several crops (Rovira & Davey, 1974).

stroom vanuit de plant gering, bijvoorbeeld door weinig licht of door ontbladering, dan groeit de mycorrhizae weinig of niet. Bij een matige minerale voeding wordt over het algemeen een betere groei van de mycorrhizae gevonden dan bij een laag aanbod van mineralen, hoewel organische voedingsstoffen gunstig kunnen zijn voor de groei (Slankis, 1974). Bij hoge mestgiftten treedt vaak geen infectie met mycorrhizae meer op.

Zoals de groei van micro-organismen beïnvloed wordt door de plant, zo wordt ook de wortelgroei beïnvloed door micro-organismen. Over het algemeen zijn steriel gekweekte wortels langer dan wanneer bacteriën in het groeimedium aanwezig zijn, alhoewel ook het omgekeerde wordt gevonden. Wortelharen en delen van de cortex worden vaak na een paar dagen aangetast door bacteriën. Wortels met een mycorrhiza zijn morfologisch geheel verschillend van dezelfde wortels zonder mycorrhiza. De eerste zijn vaak korter en meer vertakt. Deze veranderingen schijnen veroorzaakt te worden door groeistoffen uit de mycorrhiza, aangezien extracten van een mycorrhiza gelijke symptomen bij zonder mycorrhiza gekweekte wortels veroorzaken (Slankis, 1973). Wortels met mycorrhizae leven vaak langer of blijven langer actief dan wortels zonder mycorrhizae.

Ook bacteriën in de rizosfeer kunnen groeistoffen produceren welke de plantegroei beïnvloeden (Brown, 1972; paragraaf 2.5.6).

Er bestaan, voor zover bekend, geen plantesoorten waarbij geen micro-organismen rond de wortels aanwezig zijn. Er zijn ook maar zeer weinig plantesoorten waarbij nooit mycorrhizae zijn gevonden. De invloed van micro-organismen op de opname van minerale voedingsstoffen door de plant kan positief of negatief zijn, afhankelijk van veel factoren. Dit onderwerp zal in paragraaf 2.5.6 worden behandeld.

2.1.5 De mucigel rond wortels en wortelharen

Door veel onderzoekers wordt rond wortels en wortelharen een amorfe gel-achtige laag gevonden, die vaak de ruimte tussen de wortel en de bodemdeeltjes opvult. Sommigen menen dat deze laag de opname bevordert. Deze mucigel is geen produkt van microbiologische activiteit daar hij ook bij steriel gekweekte wortels in voedingsoplossing, zand en

in grond optreedt (Greaves & Darbyshire, 1972).

Hij wordt gevormd door uitscheidingsprodukten van wortelcellen, vooral in het wortelmutsje en in de epidermis. Deze uitscheiding schijnt wel gestimuleerd te worden door micro-organismen. Mogelijk speelt het Golgi-apparaat in de cellen hierbij een rol (Mollenhauer & Morré, 1966). Het molekulgewicht van de mucigel ligt rond 10^8 en de mucigel is samengesteld uit ondermeer uronzuur, galactose, arabinose, xylose en fructose (Floyd & Ohlrogge, 1970, 1971). Ook worden in de mucigel de enzymen fosfatase en ATP-ase gevonden (Floyd & Ohlrogge, 1970, 1971).

De meeste mucigel komt voor bij de worteltop (Dart, 1971; Greaves & Darbyshire, 1972; Leiser, 1968). Greaves & Darbyshire (1972) vonden dat de mucigel-laag 0,5-2,5 μm dik was bij steriel gekweekte wortels en tot 8 μm dik kon zijn onder invloed van micro-organismen.

Vaak worden op en in de mucigel gronddeeltjes, bacteriën en fungi gevonden, terwijl de micro-organismen zelden helemaal bij de worteltop zichtbaar zijn (Campbell & Rovira, 1973; Greaves & Darbyshire, 1972; Guckert et al., 1975; Jenny & Grossenbacher, 1963; Leiser, 1968). Deze micro-organismen maken waarschijnlijk gebruik van de voedingsstoffen die in de mucigel aanwezig zijn.

Leiser (1968) vond dat de wortelcellen van Ericaceae welke beschermd waren door een mucigel-laag, beter bestand waren tegen plasmolyse veroorzaakt door toegediende sucrose.

Jenny & Grossenbacher (1963), en in navolging van hen anderen, menen dat de mucigel de opname van voedingsstoffen geadsorbeerd aan bodemdeeltjes bevordert. Wanneer echter de mucigel niet de capaciteit heeft tot zelfstandige opname en transport, dan kan opname alleen bevorderd worden indien de diffusie in de mucigel sneller verloopt dan daarbuiten. Dit kan veroorzaakt worden door hogere diffusiecoëfficiënten of een hoger watergehalte in de mucigel dan daarbuiten. Een andere mogelijkheid is, dat stoffen uit de mucigel de oplosbaarheid van mineralen verhogen, waardoor opname vergemakkelijkt wordt.

2.2 TRANSPORTPROCESSEN IN DE RIZOSFEER

2.2.1 Inleiding

Alle voedingsstoffen moeten naar de wortel worden verplaatst; wel kunnen wortels naar voedingsstoffen toegroeien, maar de zo opneembare hoeveelheid voedingselementen zou voor de belangrijkste elementen snel zijn uitgeput. Ook wanneer de wortel direct contact heeft gemaakt met de op te nemen stof, moet de stof een afstand afleggen door de celwand tot in de levende celinhoud. Kortom, transport van op te nemen stoffen is onvermijdelijk.

De belangrijkste transportprocessen in de bodem zijn de beweging van water, voedings- en andere stoffen, gassen (ook waterdamp) en warmte. Verplaatsing van water en van voedingsstoffen zijn van direct belang voor de plantevoeding. De volgende transportprocessen worden in de rest van dit verslag verwaarloosd, daar zij kwantitatief minder belangrijk zijn of de opname alleen indirect beïnvloeden:

- Warmtetransport, hoewel de temperatuur in de bodem van zeer grote invloed is op de groei van het wortelstelsel en op de opname van water en voedingsstoffen (Cooper, 1973;

Jackson et al., 1974).

- Ionen- en watertransport onder invloed van temperatuursgradiënten. Watertransport vindt hierbij voor een niet onbelangrijk gedeelte in de dampfase plaats (Cary, 1966; Cary & Taylor, 1967; Cassel et al., 1969; Joshua & De Jong, 1973; Weeks et al., 1968).
- Watertransport onder invloed van gradiënten in zoutconcentraties (Cary & Taylor, 1967; Letey et al., 1969; Scotter, 1974 a en b; Scotter & Raats, 1970). Raats (1969) meldde een vloeistofverplaatsing doordat rond kunstmestkorrels het soortelijk gewicht van de bodemoplossing hoger werd en deze zwaardere oplossing omlaag zakte. Ook het watertransport veroorzaakt door verschillen in gasdruk wordt hier verwaarloosd.
- Gas transport, hoewel de CO_2 - en O_2 -concentraties grote invloed hebben op de ontwikkeling van het wortelstelsel en op opnameprocessen (Eavis, 1972a en b; Luxmoore & Stolzy, 1972). Ook zijn hoge concentraties ethyleen in anaërobe gronden van invloed op de wortelgroei (Letcombe Laboratory, 1973, 1974). Daarnaast bestaat nog de mogelijkheid van het optreden van methaan- en waterstofgas, o.a. bij de teelt van natte rijst.

2.2.2 Algemene transportvergelijkingen

De transportsnelheid, de flux, is recht evenredig met de drijvende kracht, het negatieve van de potentiaalgradiënt (indien de flux in de x-richting positief genomen wordt). De evenredigheidsfactor is de transportcoëfficiënt (Bolt et al., 1965; Crank, 1957).

Verder zullen beschouwingen uit de irreversible thermodynamica niet behandeld worden. In de huidige benadering wordt alleen aandacht besteed aan water dat door hydraulische potentiaalgradiënten stroomt en aan ionen die zich met het water of door concentratiegradiënten verplaatsen (zie voor verdere informatie Bolt & Groenevelt, 1972; Groenevelt & Bolt, 1969).

De volgende formule geldt voor een flux in de x-richting:

$$F_x = -T(\delta P/\delta x) \quad (1)$$

F_x = flux in $\text{ml.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$ voor oplossingen¹ en in $\text{me.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$ voor ionen
 $\delta P/\delta x$ = potentiaalgradiënt in Pa.cm^{-1} voor oplossingen en in $\text{me.ml}^{-1}.\text{cm}^{-1}$ voor ionen
(1 mbar = 10^2 Pa = 10^2 N.m⁻²)
 T = transportcoëfficiënt in $\text{ml.cm}^{-1}.\text{d}^{-1}.\text{Pa}^{-1}$ voor oplossingen en in $\text{ml.cm}^{-1}.\text{d}^{-1}$ voor ionen.

Voor drie gevallen wordt een conserveringsvergelijking afgeleid:

- Eéndimensionale stroming in de x-richting, bijvoorbeeld vertikaal transport in de bodem van laag naar laag
- Eéndimensionale stroming in een schijfvormig model in de r-richting (straal), bijvoorbeeld transport door de bodem naar één plantewortel

1. Voor vloeistoffen en gasen wordt hier de volume-eenheid $\text{ml}=\text{cm}^3$ gebruikt, terwijl voor vaste stoffen het volume in cm^3 gegeven wordt.

- Tweedimensionale stroming in een cilindrisch model in de r- (=straal) en z- (=diepte) richting, bijvoorbeeld een combinatie van de beide overige gevallen.

De volgende symbolen worden gebruikt:

c = concentratie in ml.cm^{-3} voor oplossingen, en in me.ml^{-1} voor ionen

t = tijd in dagen

F = flux in $\text{ml.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$ en $\text{me.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$

x = horizontale afstand tot de oorsprong (cm)

r = horizontale afstand tot het middelpunt van een cirkel (cm)

z = verticale afstand tot de oorsprong (cm).

Eëndimensionale stroming in de x-richting Beschouwd wordt een rechthoekig blok met een oppervlak van 1 cm^2 aan beide zijden loodrecht op de x-richting en een dikte in de x-richting van $2\Delta x$ (fig. 3). De hoeveelheid van een stof die het blok binnenkomt is $F_x - (\delta F_x / \delta x) \Delta x$, en die naar buiten gaat $F_x + (\delta F_x / \delta x) \Delta x$. Binnen blijft dus $-2.\Delta x (\delta F_x / \delta x)$ en de verandering van de hoeveelheid materiaal in het blok is $2.\Delta x (\delta c / \delta t)$; dus:

$$\delta c / \delta t = -\delta F_x / \delta x$$

Samen met vergelijking 1 geeft dit:

$$\delta c / \delta t = \delta T (\delta P / \delta x) / \delta x \quad \text{als conserveringsvergelijking} \quad (2).$$

Eëndimensionale stroming in een cirkelvormig model in de r-richting Beschouwd wordt een schijf, 1 cm dik, met daarin een ring, waarvan het midden op een afstand r van het midden van de schijf ligt en waarvan de dikte in de richting van de straal $2\Delta r$ is. De oppervlakken van de buiten- en de binnenzijde zijn dan respectievelijk $2\pi(r+\Delta r)$ en $2\pi(r-\Delta r)$. De inhoud van de ring is $4\pi.r.\Delta r$ (fig. 4). De flux is positief naar binnen, in tegen-

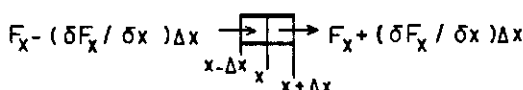


Fig. 3. Eëndimensionale stroming in de x-richting.

Fig. 3. One-dimensional flow in x-direction.

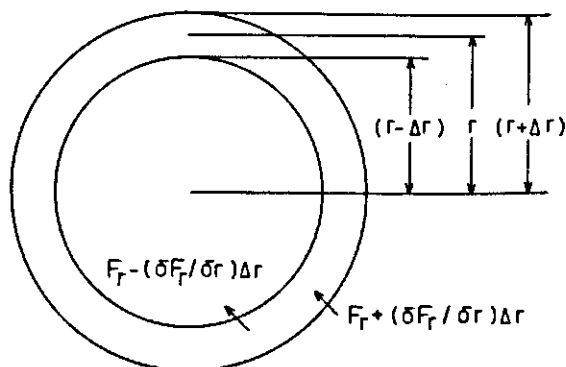


Fig. 4. Eëndimensionale stroming in de negatieve r-richting.

Fig. 4. One-dimensional flow in negative r-direction.

stelling tot r welke positief naar buiten is. Een hoeveelheid $2\pi(r+\Delta r)(F_r + (\delta F_r/\delta r)\Delta r)$ stroomt de ring in en een hoeveelheid $2\pi(r-\Delta r)(F_r - (\delta F_r/\delta r)\Delta r)$ verlaat de ring. Achter blijft in de ring $4\pi.r.\Delta r(F_r/r + \delta F_r/\delta r)$, wat gelijk moet zijn aan de verandering in hoeveelheid materiaal $4\pi.r.\Delta r.\delta c/\delta t$: dus

$$\delta c/\delta t = F_r/r + \delta F_r/\delta r$$

Samen met $F_r = T(\delta P/\delta r)$ (de flux en de straal worden tegengesteld gerekend) geeft dit:

$$\frac{\delta c}{\delta t} = \frac{T}{r} \frac{\delta P}{\delta r} + \frac{\delta T(\delta P/\delta r)}{\delta r}, \text{ de conserveringsvergelijking} \quad (3)$$

Tweedimensionale stroming in een cilindrisch model in de r - (=straal) en z - (=diepte) richting Beschouwd wordt nu een cylinder met daarin een ring als in het vorige model, alleen is hier de dikte niet 1 cm maar $2\Delta z$ in de z -richting. De binnen- en buitenoppervlakken zijn nu respectievelijk $4\pi.\Delta z(r+\Delta r)$ en $4\pi.\Delta z(r-\Delta r)$ en de inhoud is $8\pi.r.\Delta r.\Delta z$. De boven- en onderoppervlakken zijn ieder $4\pi.r.\Delta r$ (fig. 5). Transport van beneden naar boven en van buiten naar binnen is positief. z is positief naar beneden en r is naar buiten positief. Naar binnen in de ring tegengesteld aan de r -richting gaat een hoeveelheid $4\pi.\Delta z(r+\Delta r)(F_r + (\delta F_r/\delta r)\Delta r)$. Uit de ring gaat tegengesteld aan de r -richting $4\pi.\Delta z(r-\Delta r)(F_r - (\delta F_r/\delta r)\Delta r)$. Naar boven in de ring gaat tegengesteld aan de z -richting $4\pi.r.\Delta r(F_z + (\delta F_z/\delta z)\Delta z)$ en naar boven uit de ring gaat $4\pi.r.\Delta r(F_z - (\delta F_z/\delta z)\Delta z)$. Achter blijft van de stroming in de negatieve r -richting plus die in de negatieve z -richting $8\pi.r.\Delta r.\Delta z(F_r/z + \delta F_r/\delta r + \delta F_z/\delta z) = 8\pi.r.\Delta r.\Delta z(F_r/r + \delta F_r/\delta r + \delta F_z/\delta z)$. De veranderingen van de hoeveelheid materiaal in de ring is $8\pi.r.\Delta r.\Delta z.\delta c/\delta t$; dus

$$\frac{\delta c}{\delta t} = \frac{F_r}{r} + \frac{\delta F_r}{\delta r} + \frac{\delta F_z}{\delta z}$$

De vergelijkingen voor de fluxen zijn $F_r = T.\delta P/\delta r$ en $F_z = T.\delta P/\delta z$; dus

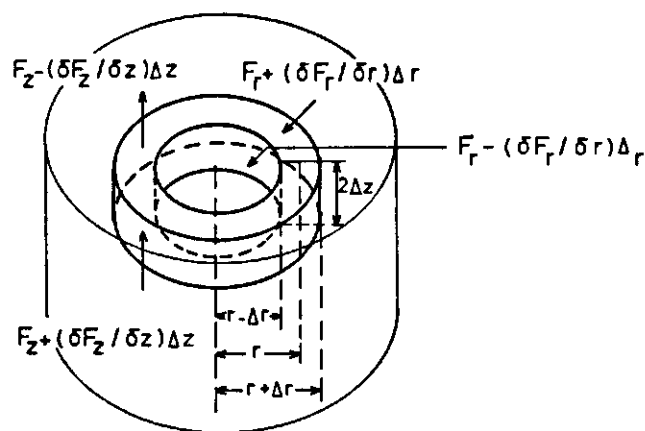


Fig. 5. Tweedimensionale stroming in de negatieve r -richting en in de negatieve z -richting.

Fig. 5. Two-dimensional flow in negative r -direction and in negative z -direction.

$$\frac{\delta c}{\delta t} = \frac{T}{r} \frac{\delta P}{\delta r} + \frac{\delta T \cdot \delta P / \delta r}{\delta r} + \frac{\delta T \cdot \delta P / \delta z}{\delta z} \quad (4)$$

is de conserveringsvergelijking.

2.2.3 Waterstroming in de vloeistoffase

De belangrijkste waterstroming in een bodem vindt plaats door gradiënten in de hydraulische potentiaal. De hydraulische potentiaal is samengesteld uit een zwaartekracht-potentiaal en een matrixpotentiaal. Deze laatste bestaat uit een adsorptiepotentiaal door adhesiekrachten van water aan bodemdeeltjes, een capillaire potentiaal en een potentiaal door osmotische binding in de dubbellaag.

De volgende vergelijkingen voor waterstroming kunnen worden afgeleid (Stroosnijder, 1976):

$$\frac{\delta \theta}{\delta t} = \frac{\delta}{\delta x} (D(\theta) \frac{\delta \theta}{\delta x}) \quad (5)$$

voor ééndimensionale horizontale stroming en

$$\frac{\delta \theta}{\delta t} = \frac{\delta}{\delta z} (D(\theta) \frac{\delta \theta}{\delta z} - \rho \cdot g \cdot K(\theta))$$

voor ééndimensionale verticale stroming. Wanneer numerieke waarden voor ρ en g worden ingevuld wordt deze laatste vergelijking:

$$\frac{\delta \theta}{\delta t} = \frac{\delta}{\delta z} (D(\theta) \frac{\delta \theta}{\delta z} - 1,3 \cdot 10^{-7} K(\theta))$$

Voor waterstroming naar boven in en naar het midden van een cylinder wordt deze vergelijking:

$$\frac{\delta \theta}{\delta t} = D(\theta) \frac{\delta \theta}{\delta r} + \frac{\delta}{\delta r} (D(\theta) \frac{\delta \theta}{\delta r}) + \frac{\delta}{\delta z} (D(\theta) \frac{\delta \theta}{\delta z}) - 1,3 \cdot 10^{-7} K(\theta)$$

zodat

$$\theta = \theta_{t=0} + \int_{t=0}^{t=T} \left\{ D(\theta) \frac{\delta \theta}{\delta r} + \frac{\delta D(\theta)}{\delta r} \frac{\delta \theta}{\delta r} + \frac{\delta}{\delta z} (D(\theta) \frac{\delta \theta}{\delta z}) - 1,3 \cdot 10^{-7} K(\theta) \right\} dt \quad (6)$$

In deze formules is

θ = volumetrisch vochtgehalte ($\text{ml} \cdot \text{cm}^{-3} = \text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$)

t = tijd (d)

x = horizontale afstand (cm)

z = vertikaal de diepte (cm, naar beneden toenemend)

$D(\theta)$ = 'diffusivity' of vochtvereffeningscoëfficiënt ($\text{cm}^2 \cdot \text{d}^{-1}$)

$K(\theta)$ = hydraulische doorlatendheid ($\text{cm}^2 \cdot \text{d}^{-1} \cdot \text{Pa}^{-1}$) ($K(\theta) \cdot 1,1574 \cdot 10^{-10}$ = hydraulische doorlatendheid in $\text{g}^{-1} \cdot \text{cm}^3 \cdot \text{s}^{-1}$)

$D(\theta)$ = $K(\theta) / C(\theta)$

$C(\theta)$ = vochtcapaciteit (Pa^{-1})

ρ = dichtheid van water ($\approx 1 \text{ g} \cdot \text{ml}^{-1}$)

g = versnelling van de zwaartekracht ($= 980,621 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-2} = 1,31363 \cdot 10^{-7} \text{ cm} \cdot \text{d}^{-2}$)

r = afstand tot het midden van de cylinder (cm).

2.2.4 Transport van voedingsstoffen

De meeste voedingsstoffen worden door planten als ionen uit de bodemoplossing opgenomen. Ook bij de zogenaamde 'contact exchange' en 'root interception', welke in paragraaf 2.5.2 besproken zullen worden, passeren ionen altijd een vloeistoflaag voor zij de levende celinhoud binnengaan. De meeste formules voor het transport van ionen gelden ook voor stoffen welke misschien niet als ion worden opgenomen, zoals chelaten.

De formules die hier gebruikt worden, gelden alle voor transport van ionen in de positieve x-richting. Transport van ionen kan plaatsvinden door het zich verplaatsen van de oplossing, (de convectiestroming) en/of door beweging onder invloed van een concentratiegradiënt (de diffusiestroming).

Is er alleen convectie, dan is de hoeveelheid ionen die per dag 1 cm^2 van een vlak loodrecht op de transportrichting passeert:

$$F_i = F_{\text{H}_2\text{O}} \cdot c_i \quad (7)$$

waarbij $F_{\text{H}_2\text{O}}$ de hoeveelheid oplossing is, die per dag 1 cm^2 passeert en c_i de concentratie van het ion in bijvoorbeeld me per ml oplossing.

Is er alleen diffusie, dan wordt de flux

$$F_i = -D_{\text{eff}} \cdot \delta c_i / \delta x \quad (8)$$

waarbij D_{eff} de effectieve diffusiecoëfficiënt van het ion in de bodem is.

De verandering van de hoeveelheid ionen per volumeëenheid grond per dag moet gelijk zijn aan het verschil tussen de totale in- en uitgaande ionenflux van het beschouwde volume. Deze eis, samen met de formules voor convectiestroming en diffusiestroming, levert de volgende vergelijking op:

$$\frac{\delta Q_i}{\delta t} = - F_{\text{H}_2\text{O}} \frac{\delta c_i}{\delta x} + D_{\text{eff}} \frac{\delta^2 c_i}{\delta x^2} \quad (9)$$

waarin Q_i de totale hoeveelheid van het ion i (in welke vorm dan ook) is per 1 cm^3 grond.

Geïntegreerd geeft dit:

$$Q_i = \text{constante} + \int_{t=0}^{t=T} \left\{ -F_{H_2O} \frac{\delta c_i}{\delta x} + D_{\text{eff}} \frac{\delta^2 c_i}{\delta x^2} \right\} dt \quad (10)$$

waarbij de constante de totale hoeveelheid i per cm^3 op tijd $t = 0$ is.

Deze formules gelden alleen, als D_{eff} onafhankelijk is van x en c_i (Reiniger & Bolt, 1972). De effectieve diffusiecoëfficiënt D_{eff} kan uit de diffusiecoëfficiënt in vrij water D_i berekend worden. Wanneer er geen convectiestroming is, gebeurt dit vaak door D_i te vermenigvuldigen met het vochtgehalte θ en met de 'tortuosity' of 'labyrintfactor' Tort, welke de wegverlenging om bodemdeeltjes weergeeft. Wanneer er ook convectiestroming is, moet een dispersieterm, vaak beschreven als $\text{Disp.}|F_{H_2O}|$ bij D_{eff} worden opgeteld. Disp is een maat voor de menging die optreedt wanneer een oplossing door poriën van verschillende diameter verschillend snel stroomt (Frissel & Reiniger, 1974; Goudriaan, 1973). D_{eff} wordt dan dus:

$$D_{\text{eff}} = \theta \cdot \text{Tort} \cdot D_i + \text{Disp.}|F_{H_2O}| \quad (11)$$

Tort is dimensieloos; Disp in cm; $|F_{H_2O}|$ is de absolute waarde van de waterflux.

Vaak wordt in de diffusiecoëfficiënt nog een term opgenomen voor de buffercapaciteit van de bodem, dat wil zeggen de mate waarin de concentratie in oplossing gebufferd wordt door de ionen die geadsorbeerd zijn of die als zouten neergeslagen zijn. Dit wordt in de volgende paragraaf behandeld.

De diffusiecoëfficiënt D_i in vrij water kan berekend worden uit de elektrolytische beweeglijkheid van het ion met behulp van de volgende formule (Bloksma, 1955):

$$D_i = \lambda RT / z F^2$$

λ = elektrolytische beweeglijkheid in $\Omega^{-1} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{gequiv.}^{-1}$

R = gasconstante = $8,31 \text{ J.K.}^{-1} \cdot \text{mol}^{-1}$

T = absolute temperatuur in Kelvin

F = Faraday = $96500 \text{ gequiv.}^{-1}$

z = valentie van het ion in gequiv. mol^{-1}

wanneer λ in $\Omega^{-1} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{gequiv.}^{-1}$ gegeven is en T in graden Kelvin dan is

$$D_i = (8,31/96500^2) \cdot \lambda \cdot T / z \text{ in } \text{cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}.$$

2.3 UITWISSELING TUSSEN VASTE FASE EN OPLOSSING

2.3.1 Inleiding

De hoeveelheid $\delta Q_i / \delta t$ uit de vergelijkingen (9) en (10) in de vorige paragraaf stelt de totale hoeveelheid ionen voor per eenheid volume. Deze kan gesplitst worden in:

$$\frac{\delta(\theta \cdot c_i)}{\delta t} + \frac{\delta c_{i, \text{ads}}}{\delta t} + \frac{\delta c_{i, \text{salt}}}{\delta t}$$

θ = het watergehalte in $\text{ml} \cdot \text{cm}^{-3}$ grond

c_i = de concentratie van ionen in de oplossing in $\text{me} \cdot \text{ml}^{-1}$ oplossing

$c_{i,ads}$ = de hoeveelheid geadsorbeerde ionen in $me.cm^{-3}$ grond

$c_{i,salt}$ = de hoeveelheid aanwezig als zouten in $me.cm^{-3}$ grond

In plaats van de concentratie c_i zou eigenlijk de activiteit van het ion genomen moeten worden, waarbij eventueel nog rekening gehouden zou moeten worden met ionparen en complex gebonden ionen. Van deze correcties is afgezien omdat de daarvoor benodigde gegevens meestal ontbreken.

Zoals in de vorige paragraaf reeds is aangegeven, wordt het verband tussen de concentratie in de oplossing en de concentratie in de vaste fase vaak weergegeven in de diffusiecoëfficiënt van het betreffende ion. Hierbij wordt de bodem als homogeen beschouwd, waarin een hoeveelheid ionen (in vaste en vloeibare fase samen) per cm^3 bodemvolume ($=c_{i,tot}$) aanwezig is. Voor de diffusiecoëfficiënt geldt dan $D_{eff} = \theta.Tort.Di.\Delta c_i / \Delta c_{i,tot}$ (zie voor de betekenis van de symbolen de vorige paragraaf). $\Delta c_{i,tot} / \Delta c_i$ wordt de buffercapaciteit van de bodem genoemd (Nye, 1968a). Ook wanneer anderzijds de bodem als meerfasig systeem wordt beschouwd, kan de buffercapaciteit gebruikt worden, maar deze komt dan niet voor in de diffusiecoëfficiënt D_{eff} ($=\theta.Tort.Di$). Voor de volledigheid zou hier nog rekening moeten worden gehouden met diffusie in de vaste fase, doch deze is over het algemeen zo langzaam in vergelijking met diffusie in de oplossing dat zij verwaarloosd wordt.

2.3.2 Kationen-uitwisseling

Voor kationen bestaat tussen $c_{i,ads}$ en de concentratie in de oplossing c_i een verband dat meestal in een uitwisselingsvergelijking wordt weergegeven. De belangrijkste werden beschreven in een overzicht van Bolt (1967).

Bijna steeds wordt aangenomen dat na verstoring van een evenwicht tussen de geadsorbeerde ionen en de ionen in oplossing zich vrijwel ogenblikkelijk een nieuw evenwicht instelt, zodat de werkelijke situatie op ieder moment door de evenwichtsvergelijking beschreven wordt.

Wanneer slechts kleine hoeveelheden van een ion tussen de geadsorbeerde fase en de oplossing uitgewisseld worden, kan een lineaire adsorptie-isotherm worden gebruikt:

$$c_{i,ads} = \text{constante} \cdot c_i$$

Over het algemeen zal deze lineaire adsorptie-isotherm niet gelden, maar moeten empirische uitwisselingsvergelijkingen als die van Gapon, Vanselow of van Eriksson het verband tussen geadsorbeerde ionen en ionen in oplossing weergeven (Eriksson, 1952; Gapon, 1933; Vanselow, 1932).

Voor de uitwisseling tussen twee éénwaardige ionen en voor de uitwisseling tussen twee tweewaardige ionen zijn steeds dezelfde formules geldig. De eenheden kunnen verschillen, maar dit heeft alleen invloed op de constante in de vergelijking:

$$\frac{c_{a,ads}}{c_{b,ads}} = \text{constante} \frac{c_a}{c_b}$$

a en b = twee éénwaardige of twee tweewaardige ionen,

$c_{a,ads}$ en $c_{b,ads}$ = geadsorbeerde kationen en c_a en c_b kationen in oplossing.

Voor de uitwisseling van één- tegen tweewaardige ionen zijn de Gapon-, Vanselow- en Eriksson-vergelijkingen als volgt:

Gapon: $N^+/N^{++} = \text{Gapon-constante} \cdot c_+ / \sqrt{2 \cdot c_{++}}$

N^+ en N^{++} = de equivalent-fracties voor geadsorbeerde één- en tweewaardige kationen.

c_+ en c_{++} = concentraties in oplossing in me.ml⁻¹.

Vanselow: $(M^+)^2/M^{++} = \text{Vanselow-constante} \cdot (c_+)^2 / 2 \cdot c_{++}$

M^+ en M^{++} = mol-fracties.

Eriksson: $(N^+)^2/N^{++} = \text{Eriksson-constante} \cdot (c_+)^2 / 2 \cdot c_{++}$

N^+ en N^{++} = de equivalent-fracties.

Verandering van vochtgehalte in de bodem heeft meestal een verschuiving tot gevolg in de verhouding éénwaardige en tweewaardige ionen in oplossing en aan het adsorptie-complex. De geadsorbeerde ionen zijn in de zojuist genoemde formules gegeven als fracties. De concentraties in oplossing zijn gegeven per volumeëenheid oplossing in de bodem.

Door het invullen van $c = c_v/\theta$ voor de één- en tweewaardige ionen in de uitwisselingsvergelijkingen, blijkt duidelijk de invloed van veranderingen in vochtgehalte op de evenwichten.

Hierin is c = de concentratie in de oplossing in me.ml⁻¹ oplossing

θ = het vochtgehalte in ml oplossing.cm⁻³ bodem

c_v = de concentratie in de oplossing in me.cm⁻³ bodem.

Voor sommige kationen als K en NH₄ is er naast gewone adsorptie een min of meer irreversibele adsorptie of fixatie, afhankelijk van de grondsoort. Bij opnameprocessen is meestal niet de fixatie belangrijk, maar het weer in oplossing gaan van gefixeerde ionen. Dit is een proces met een eindige snelheid, niet zoals de gewone kationenadsorptie, welke oneindig snel de evenwichtstoestand bereikt. Het in oplossing gaan van gefixeerde ionen gaat langzamer dan het proces van fixatie. De snelheid van beide processen zal evenredig zijn met het verschil tussen de feitelijke toestand en de evenwichtstoestand (Frissel & Reiniger, 1974). Bij verdere beschouwingen zal geen rekening gehouden worden met fixatie.

2.3.3 Anionen-uitwisseling

Ook voor anionen kan de term $\delta Q_i/\delta t$ uit vergelijking (9) gesplitst worden in:

$$\frac{\delta c_{i,ads}}{\delta t} + \frac{\delta \theta \cdot c_i}{\delta t} + \frac{\delta c_{i,salt}}{\delta t}$$

$c_{i,ads}$ = geadsorbeerde ionen i in me.cm⁻³,

θ = vochtgehalte in ml.cm⁻³,

c_i = concentratie in oplossing in me.ml^{-1} en
 $c_{i,\text{salt}}$ = de overige hoeveelheid i in me.cm^{-3} .

Het verband tussen c_i en $c_{i,\text{salt}}$ zal in paragraaf 2.3.4 beschreven worden. Voor anionen wordt net zoals voor kationen de betrekking tussen $c_{i,\text{ads}}$ en c_i meestal weergegeven in adsorptie-isothermen.

Vaak worden deze betrekkingen weergegeven door de Freundlich-vergelijking:
 $c_{i,\text{ads}} = a \cdot c_i^{1/n}$ of de Langmuir-vergelijking: $c_{i,\text{ads}} = k_1 c_i / (1 + k_2 c_i)$ (a , n , k_1 en k_2 zijn constanten). De Freundlich-vergelijking is empirisch en de Langmuir-vergelijking gaat ervan uit dat de bindingsenergie bij adsorptie constant is, waarbij duidelijk één maximale hoeveelheid geadsorbeerd kan worden. Deze vergelijkingen zijn dus zeker niet algemeen geldig, zoals aangetoond door Bache & Williams (1971), Gunary (1970), Holford et al. (1974) en Muljadi et al. (1966).

Adsorptie-isothermen beschrijven de evenwichtstoestand, doch in werkelijkheid wordt de evenwichtstoestand vaak pas na zekere tijd bereikt. Meestal zal adsorptie sneller zijn dan desorptie en kunnen beide als 1ste of 2de orde reacties beschreven worden (Barrow, 1974; Barrow & Shaw, 1975a, b, c en d; Cooke, 1966; Enfield, 1974; Griffin & Jurinak, 1974; Kuo & Lotse, 1972, 1974).

Evenals bij kationen-uitwisseling heeft ook bij anionen-uitwisseling een verandering in vochtgehalte van de bodem consequenties voor het evenwicht. Doordat adsorptie- en desorptiesnelheden vaak niet gelijk zijn, kan ook de toestand in de bodem na uitdroging en herbevochtiging anders zijn dan voor de uitdroging.

Voor simulatiemodellen is de vorm van de adsorptie-isotherm niet van belang, aangezien deze op vele manieren in de modellen ingevoerd kan worden. Wel is het nodig, gegevens omtrent adsorptie- en desorptiesnelheden te verschaffen.

2.3.4 Het oplossen en neerslaan van zouten

Van veel ionen komen ook zouten in de bodem voor, dit geldt vooral voor de macro-elementen Ca, Mg, SO_4 en PO_4 en vele micro-elementen. De evenwichtssituatie wordt hier bepaald door het oplosbaarheidsprodukt van de zouten. Er moet rekening gehouden worden met het voorkomen van ionenparen en complexe ionen in de oplossing.

Een voorbeeld van een evenwichtssituatie is CaCO_3 (calciet) opgelost in zuiver water (C.G.E.M. van Beek, 1972, persoonlijke mededeling). In de oplossing spelen de volgende componenten een rol: Ca^{2+} , CO_3^{2-} , HCO_3^- , H_2CO_3^* , H^+ , OH^- , CaCO_3^0 , CaHCO_3^+ en CaOH^+ , waarbij H_2CO_3^* bestaat uit de som van opgeloste H_2CO_3 en CO_2 .

Bij het oplossen van gips in aanwezigheid van Na moet naast Na^+ en Ca^{2+} in de oplossing ook nog rekening gehouden worden met CaSO_4^0 , MgSO_4^0 , Na_2CO_3 , NaHCO_3 , NaSO_4^- , MgCO_3^0 , MgHCO_3^+ en MgOH^+ (Hassett & Jurinak, 1971; Nakayama, 1969, 1970; Rao et al., 1968; Tanji, 1969). Marion & Dutt (1974) meldden nog het voorkomen van $\text{NH}_4\text{HCO}_3^0$ en NH_4CO_3^- . Wat voor Na geldt, geldt natuurlijk ook voor K (Truesdell & Hostettler, 1968).

Voor fosfaat zijn naast Ca- veel Fe- en Al-zouten bekend. Ionenparen en complexe ionen bestaan waarschijnlijk eveneens voor fosfaten. Niet vermeld zijn hier de vele mogelijke organische complexen, die in de bodem en vooral rond plantewortels kunnen voorkomen.

De evenwichtssituatie bij het oplossen en neerslaan is al gecompliceerd genoeg en

meestal zal deze evenwichtstoestand zich pas na enige tijd instellen, wanneer ondertussen niet een nieuwe verandering een weer andere evenwichtstoestand met zich mee heeft gebracht. Over het algemeen zal de snelheid waarmee de processen van oplossen en neerslaan verlopen, evenredig zijn met de grootte van het verschil tussen de feitelijke toestand en de evenwichtstoestand. Door herkristallisering in stabielere vormen van neergeslagen zouten zal het daarna weer in oplossing gaan van deze zouten langzamer verlopen dan het neerslaan (Aylmore et al., 1971).

2.4 OPNAME EN TRANSPORT VAN WATER DOOR DE PLANT

2.4.1 Inleiding

De vergelijking voor waterstroming $F_x = -T \delta P / \delta x$, zoals beschreven in paragraaf 2.2.2, heeft ook betrekking op transport van water naar en door wortels. In fig. 6a wordt de weg beschreven, welke water door de plant volgt. Meestal wordt de term $1/R$ gebruikt in plaats van $T.1/\delta x$, waarbij R de weerstand is en $-\delta P$ het verschil wordt in waterspanning dP over het beschouwde traject. Voor ieder deel-traject in de plant geldt, dat de waterflux gelijk is aan het verschil in waterpotentiaal, gedeeld door de weerstand over dat traject (Van der Honert, 1948). Er geldt dus $dP_1/R_1 = dP_2/R_2 = dP_3/R_3 = \dots$

Vaak wordt het watertransport door de plant voorgesteld in een elektrisch analoog model (fig. 6b). Hoewel meestal niet toegepast voor simulatie (paragraaf 4.1.2), wordt het model veel gebruikt om stationaire waterstromingen en weerstanden in planten te berekenen.

In fig. 6c is de hele plant schematisch weergegeven. Een vergelijking met fig. 6a toont dat berekeningen met het model uit fig. 6b alleen mogelijk zijn, wanneer de weerstanden in deze laatste figuur substitutie-weerstanden voor groepen weerstanden zijn. Bijvoorbeeld de weerstanden tussen grond en xyleen moeten substitutie-weerstanden zijn voor een combinatie van alle overeenkomstige weerstanden in alle primaire, secundaire, enz. wortels samen. Evenzeer geldt voor de weerstanden in de bovengrondse plant dat deze substitutie-weerstanden zijn voor alle vertakkingen en bladeren samen.

Fig. 6d geeft het schema zoals een elektrisch analoog model van watertransport in de plant er uit kan zien, wanneer de waterpotentiaal in de grond met de diepte verandert en de waterdampspanning in de lucht niet dezelfde is rond alle bladeren. Ook fig. 6d is een vereenvoudigd model, alle weerstanden zijn ook hier substitutie-weerstanden. In het volgende wordt de weg die het water aflegt via de plant tussen bodem en atmosfeer beschreven, ongeveer zoals die in fig. 6a is weergegeven.

Factoren, die het watertransport beïnvloeden, kunnen dit doen doordat zij de weerstand R doen veranderen of doordat zij een vochtpotentiaal en dus het potentiaalverschil dP doen veranderen.

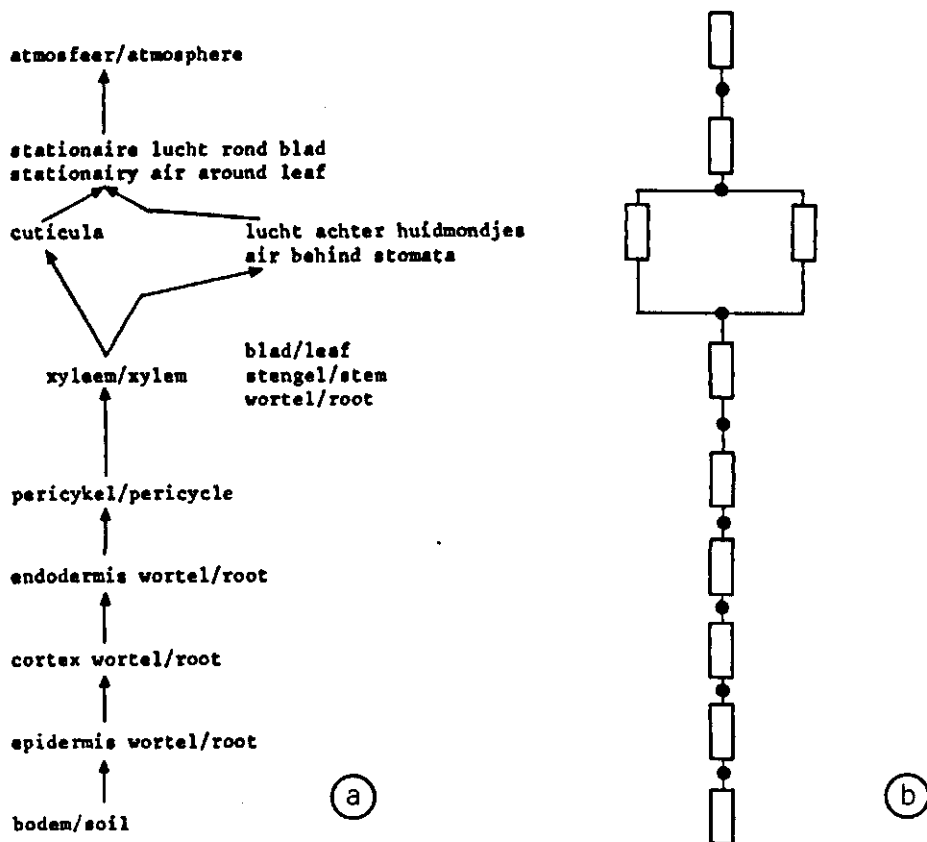


Fig. 6. Transport van water door de plant. a: verbaal model, b: elektrisch analoog model van a, c: getekend model, d: elektrisch analoog model van c (blokken stellen weerstanden R voor).

2.4.2 Transport door de bodem

Vochttransport in de bodem werd reeds beschreven in paragraaf 2.2.3. Voor de plant zijn vooral de volgende overwegingen van belang:

1. De transportcoëfficiënt of de weerstand wordt beïnvloed door het vochtgehalte. Namelijk, naarmate er minder water in de bodem is, is de volume fractie waardoor water getransporteerd kan worden kleiner en zijn de met water gevulde poriën nauwer en is dus door beide oorzaken de weerstand groter.
2. Bij uitdrogende grond kan door inkrimping rond de wortel het contact wortel-bodem slechter worden, waardoor de weerstand groter wordt. Hetzelfde kan het geval zijn wanneer de wortel dunner wordt door hogere onderdruk van het water in de wortel (Hansen, 1974a).
3. De bodemvocht-potentiaal is samengesteld uit een zwaartekrachts-potentiaal, een matrix-potentiaal, een druk-potentiaal en een osmotische potentiaal.

Door water- en ionenopname door de plant kunnen de matrix- en de osmotische poten-

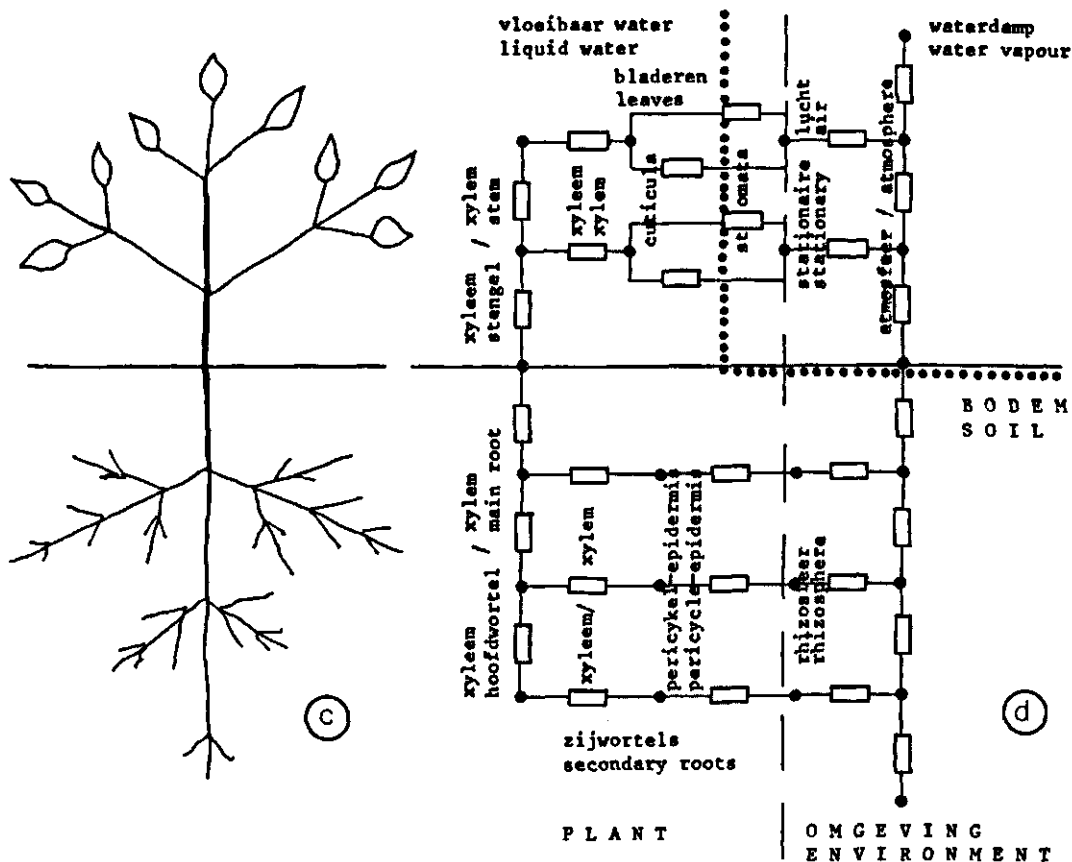


Fig. 6. Water transport through the plant. a: word model, b: electrical analogue model of a, c: drawn model, d: electrical analogue model of c (blocks stand for resistance R).

tiaal beïnvloed worden. De mate van verandering van de osmotische potentiaal hangt af van de verhouding tussen de wateropname door de plant, vermenigvuldigd met de ionenconcentraties in de bodemoplossing, en de ionenopname door de plant. Is de wateropname maal de concentratie groter dan de ionenopname, dan neemt de concentratie rond de wortel toe en dus de vochtpotential af. Omgekeerd wanneer de wateropname maal de concentratie kleiner is dan de hoeveelheid ionen die de plant opneemt, dan neemt de concentratie af en de vochtpotential toe. Belangrijk is hier nog de mate waarin de concentratie in oplossing gebufferd wordt door evenwichten met uitwisselcomplexen en/of door het overschrijven van oplosbaarheidsprodukten, zoals besproken is in paragraaf 2.3.

2.4.3 Factoren die de opname van water beïnvloeden

2.4.3.1 Geometrie van het wortelstelsel

De uitgestrektheid van het wortelstelsel bepaalt voor een groot deel de weerstand welke water in het wortelstelsel en in de grond moet overwinnen. Vergelijkt men het watergeleidend vermogen van wortels die een bepaalde hoeveelheid grond overbruggen met het watergeleidend vermogen van diezelfde grond zonder wortels, dan blijkt of het al of niet nuttig was voor de plant deze wortels te hebben gevormd, voor wat betreft de wateropname en het watertransport. Deze vergelijking moet dan gemaakt worden voor de hele reeks van vochtgehalten die tijdens een groeiseizoen in de bodem voorkomen. In de grond wordt de doorlatendheid voor water in zeer sterke mate door het vochtgehalte beïnvloed, terwijl het watertransporterend vermogen van wortels niet of nauwelijks beïnvloed wordt door het vochtgehalte van de grond rond deze wortels.

Over het algemeen wordt aangenomen dat een uitgebreid wortelstelsel onder droge omstandigheden gunstiger is, omdat de plant dan met de wortels nog zoveel mogelijk water kan bereiken (Hurd, 1974).

Passioura (1972) meende echter, dat, vooral wanneer de plant aangewezen is op een beperkte voorraad water in de grond, een klein wortelstelsel gunstiger was. De reden hiervoor zou zijn, dat de plant met weinig wortels niet reeds in het begin van het groeiseizoen een belangrijk deel van het water verbruikt en dus zuiniger met de voorraad water omspringt.

De vorm en uitgestrektheid van het wortelstelsel en ook de inwendige structuur en de fysiologie zijn het gevolg van een samenspel van genetische eigenschappen en van invloeden uit de omgeving van de plant, zoals reeds beschreven is in paragraaf 2.1.2.

2.4.3.2 Zouten in de oplossing rond de wortel en de opname van voedingsstoffen

De wateropname wordt, zoals reeds vermeld, beïnvloed door de potentiaal van het bodemvocht. Een deel van deze potentiaal wordt gevormd door de osmotische potentiaal, welke door opgeloste stoffen bepaald wordt.

Door veel onderzoekers werd gevonden, dat de weerstand voor watertransport in de wortels niet constant is, maar afhangt van het potentiaalverschil dat aanwezig is of aangelegd werd tussen bodem en stengel (Boyer, 1971; Dalton et al., 1975; Fiscus, 1975; Hansen, 1974a, b; Mees & Weatherley, 1957). Dalton et al. (1975) en Fiscus (1975) konden tenminste een deel van deze verschijnselen verklaren met behulp van de thermodynamica van irreversibele processen. Zij gingen uit van de volgende formules:

$$F_{H_2O} = T(\Delta P - \sigma \Delta \pi)$$

waarbij de waterflux over een wortelmembraan gezien wordt als het produkt van een transportcoëfficiënt T en de som van de hydraulische drukgradiënt ΔP en een osmotische gradiënt $-\sigma \Delta \pi$ (σ is de reflectiecoëfficiënt van het membraan en π de osmotische waarde van het beschouwde zout).

$$F_i + \omega \Delta \pi + (1-\sigma) c_i \cdot F_{H_2O} + k$$

waarbij de molaire flux van een opgeloste stof i over het membraan (F_i) gedacht wordt te zijn samengesteld uit een flux door diffusie ($\omega \Delta \pi$, ω is de osmotische doorlatendheid), een convectie of 'mass flow'-stroming $(1-\sigma) c_i \cdot F_{H_2O}$ (c_i is de concentratie in de oplossing) en een term k voor de onafhankelijke opname (metabolisch beïnvloede opname).

Uitwerking van deze formules voor de gegevens van Mees & Weatherley (1957) gaf een verklaring voor het daar gevonden verband tussen hydraulische gradiënt en weerstand.

Bij de hier genoemde vergelijkingen werd er vanuit gegaan, dat de ionenopname de concentratie in de oplossing rond de wortel niet beïnvloedt. Dit is echter zelfs in zeer goed geroerde oplossingen niet geheel juist door de aanwezigheid van een stationaire waterfilm rond de wortel. Bovendien geldt het zeker niet voor de oplossing in de inwendige vrije ruimte van de wortel, van waaruit de plant voedingsstoffen en water opneemt. Daarnaast is het tweecompartimenten-model van Dalton et al. en Fiscus (omgeving van de wortel + inhoud van de wortel) geen juiste afbeelding van de werkelijkheid. Bij de beschrijving van de opname van water moet rekening gehouden worden met minstens drie compartimenten, namelijk de wortelomgeving, wortelcellen vóór het xyleem en het zyleem zelf (Newman, 1976).

2.4.3.3 De temperatuur

De belangrijkste factor waardoor de temperatuur invloed uitoefent op het watertransport door een wortel is door verandering van de viscositeit van water. In de eerste plaats neemt de viscositeit van water bij afnemende temperatuur toe ($\eta = 0,018 \text{ dyn.cm}^{-2} \cdot \text{s}$ bij 0°C en $0,009 \text{ dyn.cm}^{-2} \cdot \text{s}$ bij 25°C). In de formule van Poiseuille komt de transportfactor T (uit $F_x = -T \Delta P / \Delta x$) in buisvormige systemen overeen met $\pi r^4 / 8 \eta$. Verlaging van de temperatuur van 25°C tot ca. 0°C heeft dus een verlaging van het watertransport met een factor twee tot gevolg.

Bij planten met dode wortels werd dit inderdaad gevonden (Kramer, 1969). Bij levende wortels wordt bij lagere temperatuur een grotere verlaging van het watertransport gevonden dan door de viscositeit van water verklaard kan worden.

Kuiper (1964) vond bij verlaging van de worteltemperatuur eerst een verlaging in watertransport ten gevolge van de viscositeit, na 15-30 min werd echter het watertransport nog lager, hetgeen hij verklaarde uit een verandering van de permeabiliteit van membranen in de wortel bij temperatuursveranderingen.

Verschillende planten reageren ook verschillend; over het algemeen zijn planten uit gematigde streken minder gevoelig voor lage worteltemperaturen dan planten uit warmere streken (Kramer, 1969). Ook de voorgeschiedenis van de plant is belangrijk. Een plant die zich continu bij lage worteltemperatuur ontwikkeld heeft, ondervindt daarvan bij haar wateropname minder last dan een plant die van een hogere temperatuur op een lage temperatuur gebracht wordt (Kramer, 1969; Kuiper, 1964).

Op de vochtpotentialaál heeft de temperatuur slechts geringe invloed. De thermodynamische potentialaál wordt meestal gedefinieerd als $RT \ln c$, waarin R = gasconstante, c = concentratie (hier van water) en T = de temperatuur in graden kelvin. Een verandering

van $10^{\circ}\text{C} = 10\text{ K}$ heeft bij $273\text{ K} (=0^{\circ}\text{C})$ een verandering van minder dan 4% tot gevolg.

2.4.3.4 Aëratie

Over het algemeen wordt de wateropname minder, naarmate de doorluchting van het wortelmilieu slechter wordt. Dit kan veroorzaakt worden door verlaagde zuurstofconcentraties, verhoogde CO_2 -concentraties of produktie van toxische stoffen. Volgens Brouwer & Kuiper (1972) en Kramer (1969) is het effect aan CO_2 te wijten; volgens Willey (1970) aan O_2 -gebrek.

Duidelijk is, dat de aëratie invloed heeft op de permeabiliteit van de membranen. Ook hier hebben planten die gewend zijn aan slechtere doorluchting minder last dan planten die er plotseling aan blootgesteld worden. Sommige plantesoorten zijn beter aangepast aan omstandigheden waarin de gasuitwisseling beperkt is (zie ook paragraaf 2.1.2.6).

Door verminderde metabolische activiteit van de wortels door een onvoldoende aëratie kan de zoutopname veranderen. Dit heeft natuurlijk direct invloed op de osmotische potentiaal van het water binnen en buiten de wortel en dus op de potentiaalgradiënt.

2.4.3.5 Andere factoren

Een verandering van de metabolische activiteit van de wortels heeft invloed op de permeabiliteit van wortels. Daarnaast bepaalt de metabolische activiteit ook de actieve opname van ionen door wortels, en dus de osmotische waarde van het bodemvocht rond de wortels.

Veel factoren kunnen de metabolische activiteit beïnvloeden. Genoemd werden reeds temperatuur en aëratie. De bovengrondse groei heeft vanzelfsprekend invloed door o.a. de hoeveelheid opgevangen straling en door het stadium van groei (bijvoorbeeld de overgang van vegetatief naar generatief).

Stoffen die het metabolisme beïnvloeden, kunnen zijn remstoffen (zoals KCN), narcotica (zoals chloroform) of oppervlakte-actieve stoffen (zoals decenyl-barnsteen-zuur). Ook excessieve hoeveelheden van ionen die al of niet een rol spelen bij de voeding van de plant zijn belangrijk.

De groeisnelheid van de plant kan eveneens van invloed zijn. McElgunn & Heinrichs (1975) vonden dat lucerne-variëteiten die langzaam groeiden minder water verbruikten dan variëteiten die snel groeiden.

Evenals de CO_2 -assimilatie is de transpiratie afhankelijk van de opening van de huidmondjes. Dat er een verband tussen groei en transpiratie bestaat is dus niet verwonderlijk. Vaak wordt dit in formules weergegeven, waarvan de uitdrukking 'drogestofproduktie per eenheid transpiratie' er één is. Vermeld moet nog worden dat sommige voedingsstoffen zoals kalium de openingstoestand van de huidmondjes en dus de transpiratie kunnen beïnvloeden. Klimatologische invloeden worden in paragraaf 2.4.7 besproken.

2.4.4 Opname door wortelharen

Rosene (1955) berekende uit proeven aan afzonderlijke wortelharen van rogge en uit gegevens van Dittmer (1937) over het oppervlak van wortelharen, dat via wortelharen meer dan genoeg water kan worden opgenomen (254 l per dag per plant), om vochtverlies door transpiratie (4,6 l per dag berekend door Rosene (1955)) te kunnen compenseren. Absorptie van water door de hoogstens één dag oude wortelharen zou een transpiratie van 2 l per dag mogelijk maken.

Rosene & Walthall (1949) vonden wel verschillen tussen verschillende planten (tabel 7), eveneens vonden zij (1954) verschillen tussen jonge en oude wortelharen (fig. 7).

Alhoewel wateropname volgens de meeste onderzoekers slechts indirect door metaboli-

Tabel 7. Gemiddelde snelheid van wateropname (in $\mu\text{m}^3 \cdot \mu\text{m}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$) door wortelharen van verschillende gewassen (uit Rosene & Walthall, 1949).

haver/oats	0.17-0.71
Chinese kool/Chinese cabbage	0.61-0.83
tarwe/wheat	0.31-0.94
erwt/field pea	0.85-5.73
mosterd/mustard	1.82-2.22
tomaat/tomato	2.26-2.55
maïs/maize	4.54

Table 7. Mean velocity of water uptake by root hairs of several crops (in $\mu\text{m}^3 \cdot \mu\text{m}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$) (from Rosene & Walthall, 1949).

Fig. 7. De snelheid van wateropname door wortelharen van verschillende lengte en leeftijd van tarwezaailingen (uit Rosene & Walthall, 1954).

snelheid / velocity ($\mu\text{m}^3 \cdot \mu\text{m}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$)

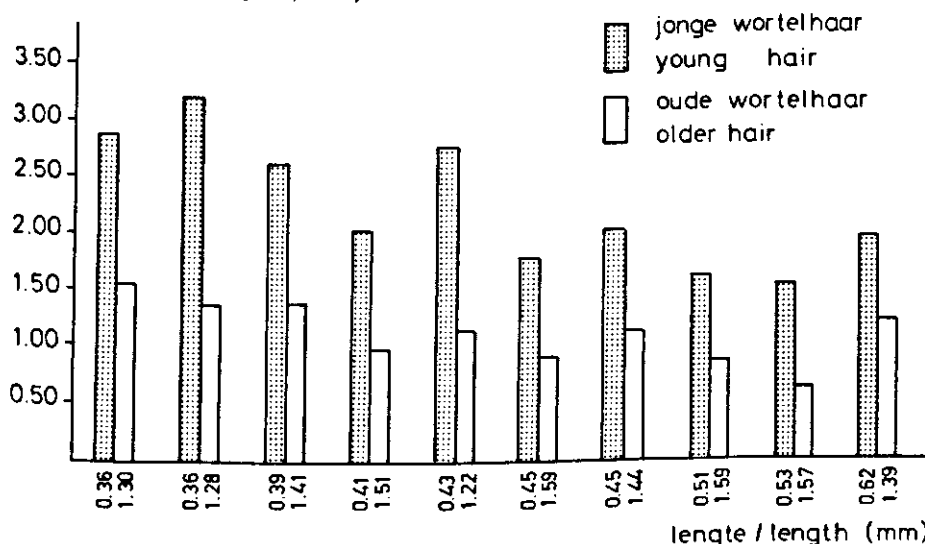


Fig. 7. Velocity of water uptake by root hairs of different length and age of wheat seedlings (from Rosene & Walthall, 1954).

sche processen beïnvloed wordt, vonden Ahmad & Cailloux (1972) en Cailloux (1972) dat wateropname door wortelharen een metabolisch proces is. Bovendien werd bij hun proeven water alleen opgenomen op die plaats in een wortelhaar, waar cytoplasma aanwezig is. De wateropname was dan ook geen functie van het oppervlak van een wortelhaar.

Water wordt zeker niet uitsluitend door wortelharen opgenomen (Rosene, 1954); in de natuur komen planten voor zonder wortelharen en ook planten op voedingsoplossing missen vaak wortelharen, terwijl zij toch voldoende water opnemen. Volgens Kramer et al. (1967) is de betekenis van wortelharen voor de wateropname niet groot.

Door het nauwe contact tussen bodem en wortelharen en door het grotere grondvolume dat wortels met wortelharen beslaan, kan men zich echter voorstellen dat wortelharen gunstig zijn. Dit geldt natuurlijk alleen, wanneer de weerstand voor het water in de wortelharen geringer is dan de weerstand welke het water in de grond zonder wortelharen zou ondervinden.

2.4.5 Opname en transport door epidermis, schors, endodermis en pericykel

Water dat door wortelharen en/of epidermiscellen de wortel is binnengekomen, gaat of door de symplast in de cellen of door de celwanden en intercellulaire holten naar de endodermis. De vacuolen spelen hierbij waarschijnlijk geen rol (Kramer, 1969, p. 118).

De radiale wanden van de endodermis zijn voorzien van een laag suberine, waardoor zij ondoorlatend zijn voor water en oplossingen. Bij de endodermis moet dus alle transport via het protoplasma in de cel verlopen. Als later ook de tangentielle wanden van de endodermis verkurkt zijn, blijven doorlaatcellen en plasmodesmata radiaal transport mogelijk maken (Clarkson, 1974, pp. 195 e.v.).

Na de endodermis passeert het water de pericykel voordat het in het xyleem terecht komt. Er zijn aanwijzingen dat de belangrijkste weerstand voor watertransport bij de endodermis ligt (Brouwer & Kuiper, 1972).

Uit de invloed welke temperatuur en ademhalings-inhibitoren op de weerstand hebben, blijkt dat het metabolisme van het protoplasma in wortelcellen toch belangrijk is voor het watertransport (zie paragraaf 2.4.3).

Oudere wortels en oudere delen van wortels zijn meestal niet meer voorzien van wortelharen, bovendien ontstaan in de schors kurklagen waardoor watertransport alleen nog mogelijk is via scheuren en lenticellen. Volgens Addoms (1946), Chung & Kramer (1975) en Kramer (1946) is vooral bij naaldbomen wateropname door oudere wortels niet te verwaarlozen. Vaak kan dit plaatsvinden op plaatsen waar de kurklagen gescheurd zijn door het ontstaan van zijwortels.

2.4.6 Transport door xyleemvaten in wortel, stengel en blad

In het xyleem wordt het water getransporteerd onder invloed van de worteldruk en door de zuigspanning van verdampende bladeren.

De worteldruk veroorzaakt de guttatie (druppelvorming aan de randen van bladeren) en bloeding, wanneer een stengel of tak wordt afgesneden. Tussen de epidermis en de endodermis in de wortel worden ionen door een metabolisch proces opgenomen en deze worden aan

de binnenzijde van de endodermis via de pericykel in het xyleem gebracht. Hierdoor heeft de oplossing in het xyleem een andere samenstelling dan de vloeistof die de wortel omringt en een andere osmotische waarde. Door de zo ontstane osmotische gradiënt wordt water in de xyleemvaten geperst.

Naarmate de verdamping van de bladeren groter wordt, neemt de zuigspanning toe. Deze kan zo groot worden dat de xyleemvaten enigszins samengedrukt worden door de onderdruk in de vaten, hetgeen aan de omtrek van de stengel gemeten kan worden.

De weerstand welke watertransport door xyleemvaten ondervindt, is volgens de wet van Poiseuille omgekeerd evenredig met de vierde macht van de straal van de vaten. In de vergelijking voor waterstroming $F_x = -T \cdot \Delta P / \Delta x$ is T dan gelijk aan $\pi r^4 / 8 \eta$ waarbij r de straal is en η de viscositeit van het water. Hiermee werd door Wind (1955) de theoretische mogelijke waterstroom onder invloed van drukgradiënten in graswortels berekend.

2.4.7 Transport door het blad

Nadat het water de xyleemvaten in het blad verlaten heeft, bereikt het via een paar parenchymcellen en waarschijnlijk via de wanden van deze cellen, de intercellulaire ruimten in het blad. Het celwandoppervlak in deze ruimten is meestal groter dan het buitenoppervlak van het blad. Het water kan nu verdampen in deze intercellulaire ruimten, welke gevuld zijn met lucht. De potentiaal van het verdampte water verschilt waarschijnlijk maar weinig van die van het vloeibare water in de xyleemvaten (Brouwer & Kuiper, 1972; Dainty, 1969).

Vanuit de intercellulaire ruimten zal het water via cuticula en via huidmondjes de lucht rond het blad bereiken. Aangezien de meeste planten het water dat het blad verlaat actief met de huidmondjes trachten te reguleren en verlies zoveel mogelijk proberen te beperken, is watertransport via de cuticula meestal grotendeels verhinderd door een waslaag.

De weerstand van de huidmondjes wordt bepaald door de mate waarin deze geopend zijn. Bij de meeste planten is het aantal huidmondjes per eenheid bladoppervlak voldoende om de weerstand van de huidmondjes ongeveer even groot te doen zijn als de weerstand van de stationaire luchtlag rond het blad (Brouwer & Kuiper, 1972).

De opening van de huidmondjes wordt bepaald door de turgor van de sluitcellen. Factoren die deze turgor bepalen zijn onder andere:

- licht (vooral rood en blauw) dat opening van de huidmondjes bevordert
- een verlaagde CO_2 -concentratie, welke eveneens opening bevordert
- sommige groei- en andere stoffen, welke het metabolisme van de sluitcellen beïnvloeden
- temperatuur.

Reacties van huidmondjes van het ene blad kunnen overgebracht worden op andere bladeren. Ook vertonen veel planten een endogeen ritme van openen en sluiten van huidmondjes, ook wanneer de dag- en nachtwisseling veranderd wordt in een continu-dag- of continu-nachtregime (Dainty, 1969; Heath & Mansfield, 1969).

Naast de opening van de huidmondjes is het verschil in dampspanning tussen de waterdamp in het blad en om het blad één van de belangrijkste factoren voor het transport van water uit het blad. Dit verschil in dampspanning wordt vooral bepaald door de energie-

balans van het blad, welke met de volgende formules beschreven kan worden:

$$Q_{\text{sens}} + Q_{\text{lat}} + Q_{\text{rad}} - Q_{\text{sh}} = 0$$

Q_{sens} = de warmteuitwisseling door convectie

Q_{lat} = de latente warmteuitwisseling door de verdamping van water

Q_{rad} = de warmteuitwisseling in het langgolvlige gebied, in het open veld ten dele afkomstig van het zonlicht en voor de rest uitwisseling tussen stralende objecten en het blad; in klimaatcellen uitsluitend uitwisseling tussen bijvoorbeeld de wanden en het blad

Q_{sh} = de kortgolvlige geadsorbeerde straling, gecorrigeerd voor de door de fotosynthese gebruikte straling

De dimensies zijn $\text{mcal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ ($= 4,187 \text{ MJ.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$). De formules, waarmee de verschillende soorten energie berekend kunnen worden, zijn:

$$Q_{\text{sens}} = A(t_1 - t_a) / r_a$$

$$Q_{\text{lat}} = B(e_1 - e_a) / \epsilon r$$

$$Q_{\text{rad}} = C(t_1 - t_w) + \text{een term voor de te meten langgolvlige instraling van de zon}$$

$$Q_{\text{sh}} = \text{meetbaar}$$

Deze vergelijkingen leveren na een paar vereenvoudigingen voor maïsbladeren in klimaatruimten de volgende formules op voor het temperatuurverschil tussen blad en lucht en voor de latente warmteuitstraling door verdamping:

$$t_1 - t_a = \left[Q_{\text{sh}} + 2C \cdot t_w - \frac{B}{\epsilon r} (e'_a - e_a) \right] / Z$$

$$Q_{\text{lat}} = \left[\frac{B \cdot A}{\epsilon r} (Q_{\text{sh}} + 2C \cdot t_w) + \frac{B}{\epsilon r} \left(\frac{Z \cdot A}{r_a} + 2C \right) (e'_a - e_a) \right] / Z$$

waarin:

A = constante = 17,4

B = constante = 34,6

C = functie van de temperatuur; de waarde van C loopt van $10-30^\circ\text{C}$ op van ongeveer 7,5-9,2

$$Z = \frac{2A}{r_a} + \frac{B \cdot A}{\epsilon r} + 2C$$

t_1 = bladtemperatuur in $^\circ\text{C}$

t_a = luchttemperatuur in $^\circ\text{C}$

r_a = weerstand van de luchtlaag rond het blad in s.cm^{-1}

$$r_a = 0,224 \cdot x^{0,3} \cdot u^{-0,7} \quad \begin{array}{l} x = \text{breedte blad (cm)} \\ u = \text{windsnelheid (m.s}^{-1}\text{)} \end{array}$$

e = waterdampspanning in het blad in mm Hg ($= 1333 \text{ Pa}$)

e_a = waterdampspanning in de lucht in mm Hg ($= 1333 \text{ Pa}$)

$$\epsilon r = r_a + r_l$$

verandering waterdampspanning /
change in water vapour pressure (mm Hg)

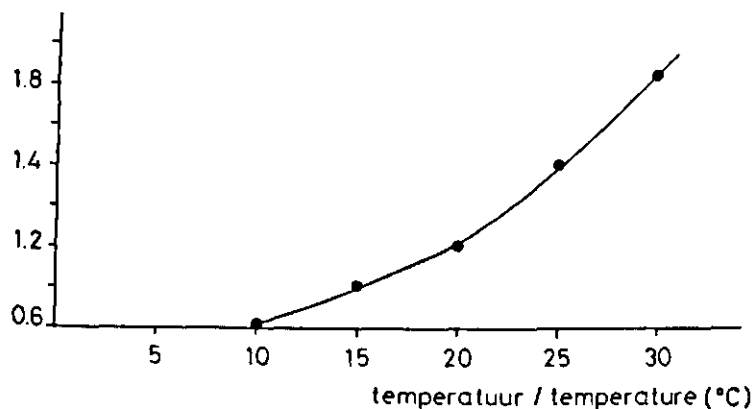


Fig. 8. De verandering van de waterdampspanning in lucht als functie van de temperatuur (Sinnaeve, 1974, persoonlijke mededeling) (1 mm Hg = 1333 Pa).

Fig. 8. The change in water vapour pressure in air as function of the temperature (Sinnaeve, 1974, pers. commun.) (1 mm Hg = 1333 Pa).

r_l = weerstand van het blad in $s \cdot cm^{-1}$, deze is samengesteld uit de weerstand in het blad (de cuticulaire weerstand en de weerstand van de huidmondjes)

t_w = temperatuur ($^{\circ}C$) van een stralend oppervlak in de omgeving, hier de wand van de klimaatkamer

e'_a = verzadigde waterdampspanning in mm Hg bij temperatuur t_a

Δ = $\Delta e / \Delta t$ (mm Hg. $^{\circ}C^{-1}$ = 1333 Pa. $^{\circ}C^{-1}$) is de verandering in waterdampspanning per $^{\circ}C$ temperatuurverandering, weergegeven in fig. 8.

Als klimatologische factoren zijn belangrijk: de hoeveelheid en de aard van de straling, de windsnelheid, de waterdampspanning en de temperatuur van de lucht en, vanuit het blad gezien, de vorm van het blad, de bladweerstand (in de huidmondjes) en eventueel de osmotische waarde van het water in het blad.

Een uitgewerkt voorbeeld van het effect van temperatuurverschillen tussen blad en omgeving op de transpiratie wordt in paragraaf 3.3.1 gegeven.

Door de stand van het blad te wijzigen kunnen veel planten de instraling veranderen. Ook kunnen sommige planten het blad bij droogte oprollen, zoals maïs, en daardoor de laag stationaire lucht rond het blad vergroten.

De invloed van de instraling komt ook vanzelfsprekend tot uitdrukking in de verschillen in wateropname door de plant overdag en 's nachts. Deze ritmische verandering van de verdamping door de plant kan, zoals gemeten werd door Carbon (1973), Fiscus & Huck (1972) en Rice (1975), een ritmische verandering in de vochtspanning van de bodem veroorzaken. Fig. 9 (Rice, 1975) toont een dergelijke verandering onder bermudagrass.

vochtspanning/water potential
(cm H₂O)

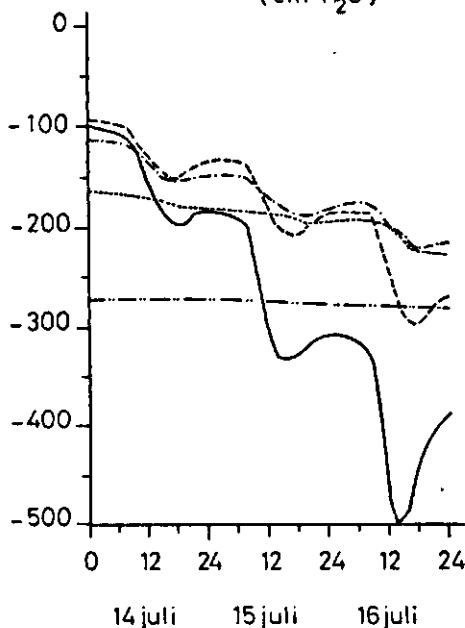


Fig. 9. Het verloop van de vochtspanning op verschillende diepten onder bermudagrass na irrigatie op 12 juli (uit Rice, 1975) (1 cm H₂O = 100 Pa, — = 10 cm diepte, --- = 20 cm, -.- = 40 cm, ... = 80 cm, -.-.- = 120 cm).

Fig. 9. Diurnal pattern of water potential at different depths under Bermudagrass after irrigation on 12 July (from Rice, 1975) (1 cm H₂O = 100 Pa, — = 10 cm depth, --- = 20 cm, -.- = 40 cm, ... = 80 cm, -.-.- = 120 cm).

2.5 OPNAME VAN VOEDINGSSTOFFEN

2.5.1 Mechanismen

Transport wordt bepaald door een potentiaalgradiënt, vermenigvuldigd met een transportcoëfficiënt (paragraaf 2.2). Worden ionen door de plant onafhankelijk van de wateropname geabsorbeerd, dan is de bepalende factor hiervoor aan de kant van de bodem in eerste instantie de thermodynamische potentiaal van het ion in de bodemoplossing. Meestal wordt in plaats van de moeilijk te bepalen thermodynamische potentiaal eenvoudigweg de concentratie genomen.

Worden ionen daartegenover uitsluitend tegelijk met het water opgenomen, dan zijn de wateropname en de concentratie van de ionen in het water bepalend voor de hoeveelheid ionen die de plant binnentreden.

In beide gevallen is dus de concentratie de belangrijke factor, zoals door Fried & Broeshart in 1967 werd geschreven:

'If the plant takes up its ion from this (the soil) solution, at any instant of time, the solution concentration of the ion at the root surface is the instantaneous supply. This concentration may change with time in a different way for each nutrient and each environmental situation. A continuous description of this solution concentration all during the growth of the plant would be the near-perfect description of soil nutrient supply over one growing season'.

Fig. 10 geeft de weg aan, welke ionen door de wortel hebben af te leggen, voor zij

Fig. 10. Radiaal transport van ionen en water door de wortel. IH = intercellulaire holte/intercellular space, CW = celwand/cell wall, PL = plasmalemma, CP cytoplasma, T = tonoplast, V = vacuole, PD = plasmodesmata, CB = bandje van Caspary/Casparian band.

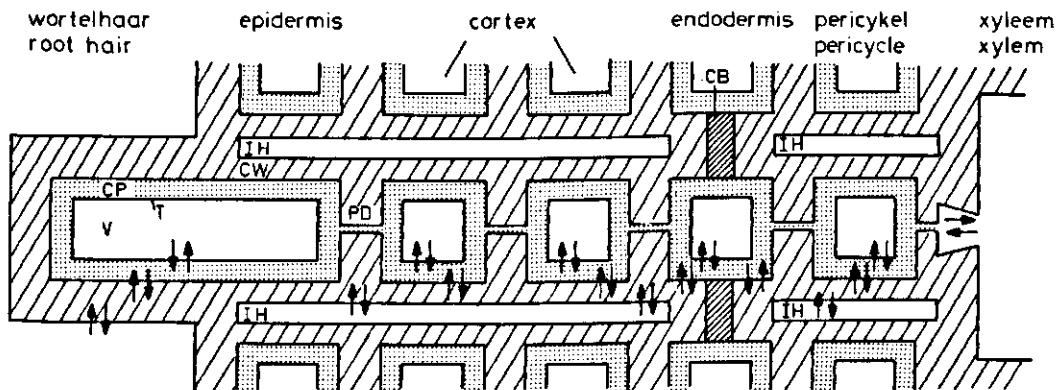


Fig. 10. Radial transport of ions and water through the root.

de xyleemvaten bereiken. In het schorsparenchym (cortex) buiten de endodermis bevindt zich de 'apparent free space' van waaruit ionen met gedeïoniseerd water kunnen worden uitgespoeld en de 'Donnan free space' waar ionen kunnen worden uitgewisseld tegen andere ionen. Opname in de 'apparent' en 'Donnan free space' is reversibel.

Deze ruimten zouden zich vanaf de celwanden zelfs voorbij de plasmalemma tot in het cytoplasma kunnen uitstrekken. Waar de grenzen liggen is nog niet exact bepaald (Hewitt & Smith, 1975). Meer algemeen wordt aangenomen dat bij metabolische (irreversibele) opname ionen in het cytoplasma moeten zijn doorgedrongen voor zij de endodermis kunnen passeren.

Tabel 8 geeft een aantal mogelijke mechanismen weer, welke bij de opname van ionen volgens Hewitt & Smith (1975) een rol zouden kunnen spelen. Diffusie, 'mass flow' en 'contact exchange' worden in paragraaf 2.5.2 behandeld. Behalve bij 'contact exchange' zijn de fysiologische eigenschappen van de plant voor deze transportmechanismen van minder belang. 'Facilitated diffusion' zou transport zijn waarbij ionen het diffunderen gemakkelijker gemaakt wordt door eigenschappen van biologische membranen. Het Donnan-evenwicht verklaart ionaccumulatie achter een membraan dat voor sommige ionen permeabel is en voor andere niet. In de cel moeten daarbij voortdurend organische ionen geproduceerd worden die het membraan niet kunnen passeren. De redoxpomp-hypothese beschrijft een mechanisme van twee ruimtelijk gescheiden redox-systemen. Wanneer een verschil in redox-potentiaal met metabolische energie kan worden gehandhaafd, ontstaat een ionenpomp. Ook chemi-osmose, anionenademhaling en opname via een carriercomplex zijn opnamemechanismen welke energie gebruiken.

Samengevat zou opname ten eerste plaats kunnen vinden via zuiver fysisch-chemische processen, zoals diffusie door een potentiaalgradiënt en opname met het water (mass flow); ten tweede zou opname beïnvloed kunnen worden door de eigenschappen van membranen die tussen de omgeving en de wortelcel-inhoud liggen (deze membranen ontstaan en worden in stand gehouden met verbruik van metabolische energie) en ten derde zou opname bewerkstelligd kunnen worden door 'carriers', ionenpompen, enz., welke eveneens energie

Tabel 8. Mogelijke mechanismen voor ionenopname door biologische systemen (naar Hewitt & Smith, 1975).

Mechanisme	Ionen- accumu- latie	Ionen- selecti- viteit	Principe	Waarschijnlijke verbreiding
Gewone diffusie Simple diffusion	-	-	beweging van molekulen molecular movement	algemeen universal
'Facilitated diffusion'	-	+	polypeptide-carrier	micro-organismen micro-organisms
'Mass flow'	+	-	transpiratie transpiration	algemeen in landplan- ten met vaatbundels universal in vascular land plants
Contactuitwisseling Contact exchange	-	+	ionuitwisseling ion exchange	wortels in contact met klei roots in contact with clay
Donnan-evenwicht Donnan-equilibrium	+	+	biopolymerensynthese biopolymer synthesis	algemeen universal
Redoxpomp Redox pump	+	+	elektroforetisch transport electrophoretic transport	gist, dieren yeast, animals
Chemi-osmose Chemi-osmosis	+	+	ladingsscheiding charge separation	mitochondria, chloro- plasts
Anionen-ademhaling Anion respiration	+	+	cytochroomafhankelijk cytochrome dependent	mitochondria?
'Carrier complex'	+	+	ATP-afhankelijke beweging van eiwit ATP-dependent protein movement	tonoplast?
Mechanism	Ion accumu- lation	Ion selecti- vity	Principle	Probable distribution

Table 8. Possible mechanisms of ion uptake by biological systems (after Hewitt & Smith, 1975).

behoeven. Opname kan nooit plaatsvinden in strijd met fysisch-chemische wetten, maar de plant kan een 'zeer verstandig' gebruik van deze wetten maken.

Hoewel de opname van ionen plaatsvindt door gecompliceerde processen die nog niet geheel bekend zijn, worden toch eenvoudige formules gebruikt om het verband tussen de opnamesnelheid en de ionconcentratie aan het worteloppervlak te beschrijven.

In de eenvoudigste vergelijking is de opnamesnelheid evenredig met de concentratie:

$$V = k \cdot c_i$$

V = opnamesnelheid, k = constante, c_i = concentratie.

Meestal werd echter in opnameproeven met voedingsoplossing gevonden dat de Michaelis-Menten-vergelijking voor enzymreacties beter voldeed:

$$V = \frac{V_m \cdot c_i}{k + c_i}$$

V_m = maximale opnamesnelheid.

Ook werd vaak een zogenaamd dubbel Michaelis-Menten-mechanisme beschreven (Epstein, 1972, blz. 132 ev.):

$$V = \frac{V_{m1} \cdot c_i}{k_1 + c_i} + \frac{V_{m2} \cdot c_i}{k_2 + c_i}$$

V_{m1} en V_{m2} = de maximale opnamesnelheden voor het eerste en tweede opnamemechanisme en k_1 en k_2 = bijbehorende constanten

Nissen (1973) kwam tot de conclusie dat voor verschillende ionen de opname het best door een meervoudige Michaelis-Menten-vergelijking beschreven kan worden.

In de drie bovengenoemde vergelijkingen wordt de opname van voedingsionen voorgesteld als een functie van alleen de concentratie rond de wortel. Om opname van de plant over langere perioden zoals een heel groeiseizoen te beschrijven, is het nodig met meer factoren dan alleen deze concentratie rekening te houden.

2.5.2 Wortelonderschepping, convectie- en diffusiestroming en contactuitwisseling

Van Barber en medewerkers (Barber, 1962; Barber et al., 1963) stamt de idee, de gemeten opname door de plant te verdelen in drie te berekenen hoeveelheden: wortelonderschepping, convectie- en diffusiestroming.

Wortelonderschepping De wortelonderschepping (root interception) is te berekenen uit de hoeveelheden voedingsstoffen aanwezig in dat volume van de bodem dat door de wortels, eventueel met ingebrip van de wortelharen, ingenomen wordt. Deze voedingsstoffen zijn voornamelijk in de bodemoplossing aanwezig, maar ook de gemakkelijk beschikbare voedingsstoffen in de vaste fase kunnen tot deze fractie gerekend worden. Dit bodemvolume zou zelden meer dan 3% (v/v) van de bouwvoor uitmaken. Bovendien nemen wortels bij de worteltop welke de bodemoplossing verplaatst, nauwelijks voedingsstoffen op. Wel zou het volume bodemvocht dat vervangen wordt door wortelharen ook daadwerkelijk door deze wortelharen kunnen worden geabsorbeerd.

Contactuitwisseling Hierbij is, evenmin als bij de wortelonderschepping, sprake van transport van voedingsstoffen. De theorie van de contactuitwisseling (contact exchange) van Jenny (Jenny, 1953, 1961a en 1966; Jenny & Cowan, 1933) gaat ervan uit dat ionen direct tussen de vaste fase in de bodem en de wortel uitgewisseld kunnen worden, zonder dat daarvoor de tussenfase de bodemoplossing nodig is. Jenny en medewerkers leidden uit verschillende proeven af, dat de opname van voedingsionen uit suspensies van ionenwisse-

laars hoger kon zijn dan uit de evenwichtsoptlossing van die suspensies zonder vaste fase. Door anderen (o.a. Olsen & Peech, 1960) werd dit betwijfeld. Lagerwerff (1958, 1960 en 1965) stelde op thermodynamische gronden, dat er geen verschil kan bestaan tussen opname uit de evenwichtsoptlossing van een suspensie of direct vanuit de suspensie, mits er evenwicht tussen alle fasen heerst.

Van Praag (1972) trachtte voor de tegengestelde opvattingen en resultaten een verklaring te vinden in de grootte van de thermodynamische potentiaalverschillen tussen geadsorbeerde ionen, ionen in oplossing en ionen aan het worteloppervlak. Opname vindt plaats doordat de plant een potentiaalgradiënt aanlegt tussen ionen in de plant en ionen in de omgeving van de wortel. Het thermodynamische evenwicht is dan verstoord. De snelheid van toelevering van ionen aan de wortel wordt bepaald door de afstand waarover ionen zich moeten verplaatsen en door de snelheid van nalevering vanuit het adsorptiecomplex. Vaak zal de diffusie tussen adsorptiecomplex en wortel de beperkende factor zijn. De invloed van het adsorptiecomplex op de transportsnelheid van ionen blijkt ook duidelijk wanneer men de uitwisseling tussen vaste fase en oplossing in de diffusieconstante verwerkt (paragraaf 2.3).

Bijna steeds zal transport van ionen naar de wortel via de oplossing plaatsvinden. Dit blijkt uit de afstand tussen adsorptiecomplex (klei) en levende celinhoud zoals die in fig. 11 is weergegeven.

Er zijn wel aanwijzingen dat het contact tussen wortels en bodem bij de opname van spoorelementen een rol speelt. Naast de resultaten over de ijzeropname van Jenny en medewerkers (Charley & Jenny, 1961; Glauser & Jenny, 1960 a en b; Grunes & Jenny, 1960; Jenny, 1961 a en b; Pozuelo & Grossenbacher, 1965), die in die richting wijzen, vonden ook Passioura & Leeper (1963) dat de mangaanopname door haver hoger was naarmate het contact wortel-bodem intenser was. Ook Wilkinson et al. (1968) concludeerden dat zink zeer waarschijnlijk direct van de vaste fase kan worden opgenomen. Bij al deze uitspraken moet er rekening mee worden gehouden dat wortels en micro-organismen veranderingen in de beschikbaarheid van voedingsstoffen in de rizosfeer kunnen bewerkstelligen (zie paragraaf 2.5.6 en 2.5.7).

Fig. 11. Afstanden (in μm) tussen bodem en levende wortelinhoud (naar Mengel et al., 1969).

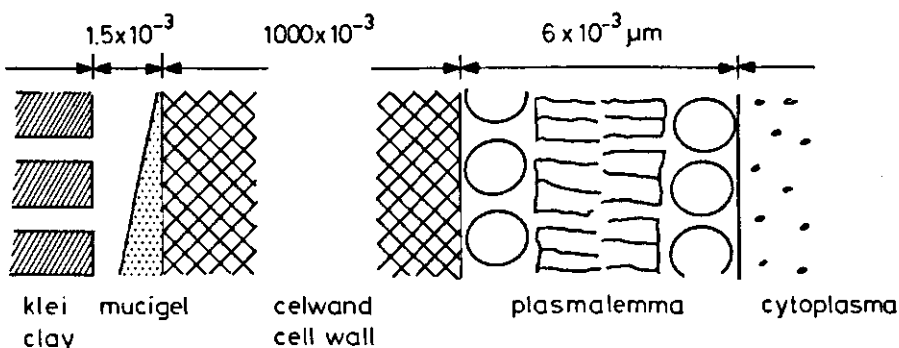


Fig. 11. Distances (in μm) between soil and living-cell content (after Mengel et al., 1969).

Hoewel het inzicht in opnameprocessen vergroot is, geeft de volgende opmerking van Van Praag (1972) de stand van zaken betreffende de theorie van contactuitwisseling goed weer:

'Il n'est pas possible à l'heure actuelle de démontrer d'une manière indiscutable la théorie des échanges par contacts, car on ne connaît pas encore suffisamment la structure microscopique du milieu sol-racine et les lois de transfert qui en découlent'.

Convectie- en diffusiestroming Bij de door Barber en medewerkers gehanteerde indeling in wortelonderschepping, convectie- en diffusiestroming (mass flow and diffusion) wordt de bijdrage via convectiestroming berekend door de door de plant opgenomen hoeveelheid water te vermenigvuldigen met de concentraties voedingsstoffen in de bodemoplossing. Meestal wordt voor deze concentratie de concentratie in het verzadigingsextract van de bodem genomen (enige malen in het groeiseizoen bepaald).

De bijdrage via diffusiestroming is tenslotte het verschil tussen de werkelijk opgenomen hoeveelheid voedingsstoffen en die berekend uit convectiestroming plus wortelonderschepping. Deze bijdrage kan positief zijn indien de werkelijke opname groter is dan die berekend vanuit convectiestroming + wortelonderschepping, of negatief indien de werkelijke opname kleiner is. In het eerste geval is er diffusie naar de wortel toe geweest en in het tweede van de wortel af.

Volgens Nye (1968 a en b, 1972) is niet de convectie- maar de diffusiestroming het belangrijkste mechanisme voor de aanvoer van voedingsstoffen. Hij ging er van uit dat de wortel actief opneemt, waardoor de concentratie aan voedingsstoffen rond de wortel verlaagd wordt. Hierdoor ontstaat een concentratiegradiënt en een stroming door diffusie.

De formules voor convectie- en diffusiestroming werden in paragraaf 2.2.4 gegeven, samengevoegd leveren zij daar de vergelijkingen 9 en 10 op. Als alleen de diffusiestroming belangrijk zou zijn en niet de convectiestroming, dan zou vergelijking 8 gebruikt kunnen worden. Zouden alle voedingsstoffen zonder selectie met het water worden opgenomen, dan geldt vergelijking 7. Bijna altijd zal de opname van water en voedingsstoffen tegelijkertijd, maar wel ten dele onafhankelijk van elkaar plaatsvinden. 'Mass flow' en diffusion kunnen dan niet gescheiden worden. Het onderscheid dat Barber en medewerkers maken, is slechts een mogelijke verklaring achteraf.

Bij berekeningen van de aanvoer welke door convectie- of diffusiestroming zou plaatsvinden, wordt meestal geconstateerd dat mass flow voor het aanbod van calcium ruim voldoende is, voor dat van magnesium ongeveer voldoende en voor kalium, fosfaat en nitraat onvoldoende.

Wanneer meer calcium naar de wortel wordt aangevoerd dan wordt opgenomen, kunnen fosfaten, sulfaten en carbonaten rond de wortel neerslaan (Malzer & Barber, 1975). De evenwichten tussen kationen in de oplossing en aan het adsorptiecomplex van de bodem worden hierdoor dan beïnvloed.

2.5.3 Factoren in de plant

2.5.3.1 De metabolische activiteit van de plant

De mogelijke invloed van het metabolisme van de plant op de opname van voedingsstoffen was reeds lang geleden onderkend. (Broyer & Hoagland, 1943). Zij beschreven dat afgesneden wortels met een laag zout- en een hoog suikergehalte meer ionen opnemen dan wortels met een hoog zout- en een laag suikergehalte.

Het effect van de metabolatenvoorziening van de wortels op de opname van ionen werd duidelijk aangetoond door o.a. Bowling (1965 en 1968a). Hij verbrak de floëem-verbinding tussen bladeren en wortels, waardoor het transport van suikers naar de wortels verhinderd werd. Dit had een grote invloed op de opname van ionen, doch nauwelijks op de wateropname.

Pitman (1972) vond dat de kaliumopname tot een bepaalde waarde door de hoeveelheid beschikbare suikers werd beïnvloed. Waren meer suikers beschikbaar, dan nam de kaliumopname niet verder toe.

De stroom metabolaten naar de wortels is afkomstig uit een aangelegde voorraad of direct uit de koolzuurassimilatie. Hatrick & Bowling (1973) constateerden dan ook dat het gehalte aan koolhydraten, de ademhalingssnelheid en de rubidiumopname van wortels lager waren gedurende de nachtperiode. Frith & Nichols (1975) vonden dat appelzaailingen die slechts via een deel van hun wortelsysteem stikstof ontvingen, beter in staat waren aan hun stikstofbehoefte te voldoen wanneer zij voldoende licht kregen.

Hunt & Burnett (1973) merkten op dat een hogere lichtintensiteit een hogere kaliumopname tot gevolg had. Dit kon echter ook het gevolg zijn geweest van een hogere transpiratie, daar ook de transpiratie sterk door de instraling in het blad beïnvloed wordt (paragraaf 2.4.7).

Factoren die het metabolisme van de wortel en dus de opname van voedingsstoffen kunnen veranderen, zijn reeds genoemd in paragraaf 2.4.3 bij de wateropname. Vermeld wordt hier slechts dat Letey et al. (1962b) vonden dat bij zuurstofgebrek rond de wortel de kalium- en fosfaatconcentraties in de spruit van gerst lager waren. De natrium-, calcium- en magnesiumconcentraties reageerden nauwelijks op variaties in het zuurstofgehalte in de rizosfeer. De totaal opgenomen hoeveelheden waren bij zuurstofgebrek natuurlijk wel steeds minder omdat de gerst als geheel slechter groeide.

2.5.3.2 De groeisnelheid en het groeistadium van de plant

De groeisnelheid en het groeistadium (bijvoorbeeld vegetatief of generatief) van een plant worden door genetische eigenschappen en door de omgeving van de plant bepaald. De groeisnelheid is nauw verbonden met de metabolische activiteit en heeft zo een duidelijke invloed op de opname van voedingsstoffen. Een hogere groeisnelheid gaat vaak gepaard met lagere concentraties aan voedingsstoffen in de plant, hoewel de totaal opgenomen hoeveelheden meestal hoger zijn (Rees & Hassouna, 1964; Terman et al., 1975b; Vose & Breese, 1964).

Het groeistadium van de plant bepaalt voor een groot deel de behoeften aan voedings-

stoffen van de plant. Variaties in concentraties in de plant (Clark, 1975 a en b) en in opnamesnelheden (Junk & Barber, 1975) tijdens de groei kunnen waarschijnlijk ten dele verklaard worden uit de behoeften als functie van de leeftijd van de plant.

Het wegnemen van een groeibeperkende factor, zoals het gebrek aan een voedingsion, zal de groeisnelheid van een plant verhogen. Dit kan tot gevolg hebben dat andere voedingsstoffen welke niet beperkend waren, in de plant verdund worden door de sterke toename in massa (Terman & Allen, 1974; Terman et al., 1975a).

2.5.3.3 De behoeften aan en de gehalten van voedingselementen in de bovengrondse plant

Door sommige onderzoekers werd gevonden dat verschillen in opname van voedingsstoffen tussen variëteiten verklaard konden worden uit de behoefte van de bovengrondse plant. Phillips et al. (1971) voerden proeven uit met afgesneden wortels en bladeren van verschillende maïshybriden in voedingsoplossingen. Tussen de opnamemechanismen van de wortels werden geen verschillen gevonden, wel tussen die van de afgesneden bladeren. Phillips (1967) concludeerde uit proeven met wortels en stengels van verschillende variëteiten maïs die onderling geënt waren, dat de fosfaatopname bepaald werd door de fosfaatbehoefte van het bovengrondse deel van de plant. Kleese (1968) kwam na eenzelfde soort proef over calcium- en strontiumopname door sojabonen tot dezelfde conclusie.

Clark (1975c) vond tussen twee maïsvariëteiten verschillen in de hoeveelheid magnesium die uit de wortels naar het blad getransporteerd werd en in de hoeveelheid magnesium die in de wortels achterbleef. De mogelijkheid dat het verschil in transport naar het blad veroorzaakt werd door een verschil in behoefte van het blad, kan hier niet worden uitgesloten. Eveneens kan gedacht worden aan de invloed van andere factoren, zoals de transpiratie die het transport in de plant zouden kunnen beïnvloeden.

Reeds lang geleden werd geconstateerd dat wortels van planten met een laag zout- en een hoog suikergehalte meer ionen opnamen dan die van planten met een hoog zout- en laag suikergehalte, hoewel het niet duidelijk was of het zoutgehalte dan wel het suikergehalte hier de oorzaak van was (Broyer & Hoagland, 1943).

Hoffman (1966a en b) vond ook dat maïs en rogge die zich bij kaliumgebrek ontwikkeld hadden, na toedienen van voldoende kalium meer kalium opnamen dan planten die continu overvloedig van kalium voorzien waren. Hij constateerde dat zowel het kaliumgehalte in het bloedingssap van de wortel als de kaliumopname van intacte kaliumgebrekige planten hoger was. In tegenstelling tot kalium was de calciumopname onafhankelijk van de hoeveelheid calcium die voordien was opgenomen.

Ohki & Ulrich (1975) vonden dat afgesneden wortels van gerst met een licht kaliumgebrek meer kalium opnamen dan de wortels van gerst met zwaar kaliumgebrek en meer dan die van gerst zonder kaliumgebrek. Een tekort aan fosfaat én kalium veroorzaakte een lage kaliumopname. Bij dezelfde proef bevatten wortels met te weinig stikstof waarschijnlijk meer suikers en konden daardoor meer kalium opnemen bij hogere kaliumgehalten in de plant dan wortels met voldoende stikstof.

Maertens & Clauzel (1975a) vonden eveneens een relatief hoge kaliumopname bij maïs met lage kaliumgehalten in de plant. Zij merkten echter op dat planten die steeds voldoende nitraat ontvangen hadden, beter nitraat konden opnemen dan planten met stikstofgebrek (Maertens & Clauzel, 1975b).

In 1917 vonden Gile en Carrero dat de helft van de wortels van rijst en maïs in staat waren ongeveer 76% van de stikstof en fosfaat en circa 66% van het kalium en ijzer op te nemen in vergelijking met planten waarvan alle wortels deze voedingsstoffen ontvingen.

Maertens & Clauzel (1975 a en b) constateerden dat wanneer slechts één wortel van 15 dagen oude maïs alle kalium of alle nitraat toegediend kreeg, de hoeveelheid opgenomen kalium of nitraat per hoeveelheid behandelde wortel wel toenam, maar dat de totale hoeveelheid door de plant opgenomen kalium of nitraat afnam.

Frith & Nichols (1975) constateerden dat appelzaailingen de stikstofopname door een deel van de wortels wel konden verhogen, maar dit slechts bij een optimale voorziening aan metabolaten door voldoende licht.

Jungk & Barber (1974, 1975) vonden in proeven met maïs van korte duur (max. 8 uur) dat de fosfaatopname evenredig was met de hoeveelheid wortels die van fosfaat voorzien werden. Over een periode van 4 dagen werd echter 20-40% meer fosfaat opgenomen per eenheid wortellengte, wanneer de totale wortellengte door afknippen 37-85% geringer was geworden.

De hoeveelheid wortels die nodig is voor voldoende opname is waarschijnlijk afhankelijk van

- de concentratie van de voedingsstof rond de wortels
- de behoefte van de plant, welke o.a. afhankelijk is van het groeistadium
- de maximale opnamesnelheid per eenheid wortel
- de potentiële assimilatiesnelheid van de plant.

Om na te gaan, in hoeverre wortels van verschillende planten in staat zijn fosfaat op te nemen, werd door Kalra (1971) een 'split root' techniek toegepast. Aan het grootste deel van de wortels werd een voedingsoplossing zonder fosfaat aangeboden, en aan één wortel of een complete voedingsoplossing met fosfaat of een oplossing met alleen KH_2PO_4 en K_2HPO_4 (pH 5,4). Het bleek dat een goede fosfaatopname door een wortel alleen mogelijk was, wanneer ook andere voedingsstoffen aan die wortel aangeboden werden.

De opnameactiviteit van verschillende soorten wortels en van verschillende delen van een wortel Voor de meeste Gramineae geldt, dat wanneer de adventiefwortels gevormd zijn, deze het grootste deel van de opname voor hun rekening nemen. Alleen al in hoeveelheid vormen zij na enige tijd het grootste deel van het wortelstelsel (Russell & Clarkson, 1973; Russell & Sanderson, 1967). Dorrington Williams (1962) vond dat *Phleum pratense* L. duidelijk stikstofgebrek vertoonde naast een veel slechtere groei, wanneer het voor opname uitsluitend op de seminale wortels was aangewezen. Planten die via adventiefwortels gevoed werden, verschilden niet van de controle. Ook zijwortels komen in veel grotere aantallen voor dan hoofdwortels en zijn daardoor belangrijker voor de opname (Bowen & Rovira, 1971).

De plaats waar de grootste opnameactiviteit op één wortel heerst, is volgens de meeste onderzoekers de zone met wortelharen in en direct achter de strekkingszone (Bowen & Rovira, 1967, 1971; Rovira & Bowen, 1968 a en b, 1970). Volgens Kramer (1956) kunnen ook door de oudere wortels via scheuren in de endodermis nog voedingsstoffen worden opgenomen.

Door onderzoekers in het 'Letcombe Laboratory' werd de opname in verband gebracht met de graad van verkurking van de endodermis (Clarkson et al., 1968, 1971; Clarkson & Robards, 1975; Ferguson & Clarkson, 1975, 1976; Harrison-Murray & Clarkson, 1973; Robards et al., 1973; Russell & Clarkson, 1973). Hun waarnemingen waren kort samengevat als volgt:

- calcium werd alleen opgenomen en getransporteerd waar de endodermis nog niet verkurkt was,
- of fosfaat wel of niet via de verkurkte endodermis kon worden opgenomen, hing van de plant af: bij pompoenen (*Cucurbita pepo*) niet en bij gerst wel,
- kalium werd bij alle onderzochte planten door de gehele wortel opgenomen en getransporteerd.

Volgens Clarkson (1974) zou transport door de verkurkte endodermis mogelijk zijn via doorlaatcellen en/of via plasmodesmata aanwezig in de verkurkte celwanden.

Wat betreft de opname van ijzer vonden Weavind & Hodgson (1971) dat deze uniform over de hele wortel plaatsvond, mits ijzer voldoende beschikbaar was. Bij planten met ijzergebrek was de opname beperkt tot het deel van de wortel waar de endodermis nog niet verkurkt was, met uitzondering van de worteltop.

De fysiologische reactie van wortels bijvoorbeeld op gebrek aan bepaalde voedingselementen Tussen verschillende variëteiten maïs en sojabonen onderling en tussen maïs en zonnebloem werden verschillen geconstateerd in de gevoeligheid van deze planten voor ijzergebrek. Kashirad & Marschner (1974 a en b) vonden dat zonnebloem, zodra ijzergebreksverschijnselen zichtbaar werden, minder anionen opnam dan normaal en daardoor de pH van de voedingsoplossing verlaagde. Door deze pH-verlaging kwam meer ijzer beschikbaar en verdwenen de ijzergebreksverschijnselen. De bij deze proef gebruikte maïsvariëteit kon dit niet. Sojaboon- en maïsvariëteiten die minder gevoelig voor ijzergebrek waren, hadden de volgende eigenschappen:

- Bij ijzergebrek konden zij de pH van het wortelmilieu verlagen
- Bij ijzergebrek werden reducerende stoffen aan het worteloppervlak uitgescheiden.

De voor ijzergebrek gevoelige variëteiten vertoonden deze eigenschappen niet en hadden ook eerder ijzergebrek bij een overvloedige fosfaatvoorziening (Brown & Ambler, 1973, 1974; Brown & Bell, 1969; Clark & Brown, 1974).

2.5.4 pH-veranderingen in de rizosfeer als gevolg van opname van ionen

Plantewortels absorberen zelden gelijke hoeveelheden kationen en anionen. Worden meer equivalenten voedingsanionen (vooral NO_3^- , Cl^- , SO_4^{2-} en H_2PO_4^-) opgenomen dan voedingskationen (voornamelijk Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} en mogelijk NH_4^+), dan wordt ter handhaving van de elektroneutraliteit in en rond de plant het verschil goed gemaakt door uitscheiding van HCO_3^- of OH^- of door opname van H^+ . Worden anderzijds meer equivalenten voedingskationen dan -anionen opgenomen, dan wordt het verschil gecompenseerd door de opname van OH^- of HCO_3^- of door de uitscheiding van H^+ .

Het door de plant opgenomen nitraat wordt voor het grootste deel in de plant gereduceerd en het daaruit gevormde basische produkt wordt geneutraliseerd met organische

zuren (carboxylaten). In de plant zijn daardoor meer anorganische kationen (voornamelijk Ca^{2+} , K^+ , Mg^{2+} en Na^+) dan anorganische anionen (Cl^- , NO_3^- , H_2PO_4^- en niet gebonden SO_4^{2-}) aanwezig. Het verschil wordt gecompenseerd door organische anionen.

In het eerste geval (meer opgenomen voedingsanionen dan -kationen) zal de hoeveelheid geproduceerde organische anionen op equivalent basis kleiner zijn dan de hoeveelheid organische stikstof in de plant. De pH rond de wortel zal stijgen. In het tweede geval zal de hoeveelheid gevormde organische anionen op equivalent basis groter zijn dan de hoeveelheid organisch stikstof in de plant en de pH zal dalen (zie fig. 13).

Wordt NO_3^- in de voeding vervangen door NH_4^+ , dan zullen meer equivalenten voedingskationen dan -anionen opgenomen worden en zal de pH in de rizosfeer dalen (o.a. Blair et al., 1971; Breteler, 1973; Smiley, 1974). In de grond kan nitrificatie van NH_4^+ echter niet geheel voorkomen worden, wat op zichzelf reeds een pH-verlagend effect heeft.

Verschillen in kationen- en anionenopname door planten hebben invloed op de pH in de rizosfeer. Haver neemt bijvoorbeeld meer voedingsanionen op dan -kationen en boekweit meer kationen dan anionen (wanneer stikstof als NO_3^- aangeboden wordt). Bij haver ontstaan daardoor meer equivalenten organisch stikstof dan organische anionen, terwijl dit bij boekweit omgekeerd is. Worden meer voedingsanionen dan -kationen opgenomen, dan wordt een deel van de organische anionen waarschijnlijk tot HCO_3^- afgebroken. Uiteindelijk heeft boekweit daardoor een verzurende werking en haver een pH-verhogende (Van Diest, 1973, 1976).

Dit bleek ook uit proeven van Pierre et al., (1970, 1971) en Pierre en Banwart (1973). Zij bemestten potten met NH_4NO_3 , wat door de nitrificatie van NH_4^+ zeer verzurend werkt. Bij neutralisatie van de verzurende werking met kalk bleek, dat haver de pH nog boven die van de controlepot zonder plant bracht en dat bij boekweit de kalk niet voldoende was om de verzurende werking van de NH_4NO_3 én van de boekweit te compenseren.

De pH-verandering in de rizosfeer door verschil in kationen- en anionenopname heeft invloed op de beschikbaarheid van andere voedingsstoffen, met name van fosfaat en van spoorelementen. Blair et al., (1971) vond dan ook een hogere fosfaatopname wanneer stikstof als NH_4^+ werd opgenomen. De pH-verlaging geïnduceerd door ijzeregebrek, welke Venkat Raju et al. (1972) en Kashirad & Marschner (1974 a en b) opmerkten (zie ook paragraaf 2.5.3.5), werd eveneens veroorzaakt door een verschil tussen kationen- en anionenopname.

2.5.5 De invloed van wortelharen en muigel

Door de wortelharen kan het worteloppervlak meer dan twee keer zo groot worden. Bovendien kunnen wortelharen in nauwe poriën in de grond groeien, waar de wortels zelf niet in kunnen doordringen (Barley, 1970). Over het algemeen wordt aangenomen, mede op grond van modelberekeningen, dat wortelharen de opname van voedingsstoffen minstens bevorderen en door een aantal onderzoekers werd geconstateerd dat de opname niet mogelijk was geweest zonder wortelharen (Baldwin & Nye, 1974; Bhat et al., 1976; Bouldin, 1961; Drew & Nye, 1969, 1970; Nye, 1966). Bole (1973) concludeerde echter uit veldproeven met tarwevariëteiten met en zonder wortelharen, dat wortelharen voor de fosfaatopname niet nodig waren.

Fig. 13. Opname van voedingsionen door planten, waarbij HCO_3^- of OH^- (—) uitgescheiden of opgenomen wordt en waarbij H^+ (---) uitgescheiden of opgenomen wordt. a: anionenopname is groter dan kationenopname, b: anionenopname is kleiner dan kationenopname (RCOO^- = organisch zuur) (naar Van Egmond, 1975).

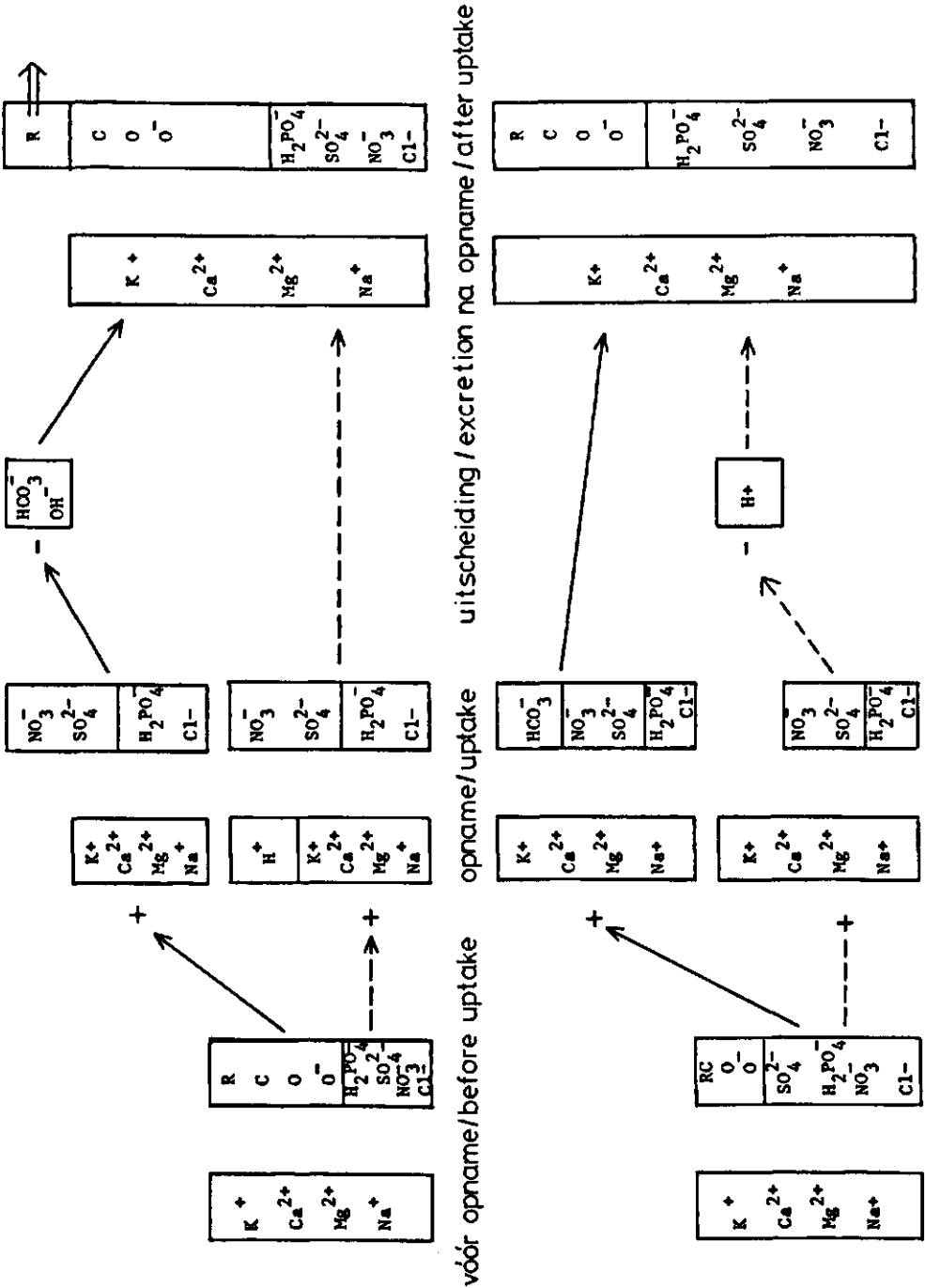


Fig. 13. Uptake of nutrient ions by plants, whereby HCO_3^- or OH^- (—) is excreted or absorbed and whereby H^+ (---) is excreted or absorbed. a: Anion uptake is greater than cation uptake, b: Anion uptake is less than cation uptake (RCOO^- = organic acid) (after Van Egmond, 1975).

Lewis & Quirk (1967 a en b) vonden dat de depletiezone van fosfaat samenviel met de wortelhaarzone en dat deze zone zich in de loop van de tijd niet meer uitbreidde. Hun conclusie, dat wortelharen de fosfaatopname bevorderden, bevestigden zij met berekeningen van de diffusie van fosfaat naar wortels zonder wortelharen en naar afzonderlijke wortelharen. In goed geroerde voedingsoplossingen brachten wortelharen geen voordeel voor de fosfaatopname van gerst en tarwe, doch bij de teelt van planten op grond toonden Barley & Rovira (1970) duidelijk het nut van wortelharen.

Net zo als wortelharen het contact tussen bodem en wortels kunnen bevorderen, kan mucigel rond wortels en wortelharen de grond als het ware aan de wortel vastkleven. Proeven waaruit blijkt dat mucigel de opname van voedingsstoffen bevordert zijn mij echter niet bekend (zie ook paragraaf 2.1.5). Wel is het waarschijnlijk dat stoffen die door de wortel met mucigel worden uitgescheiden, de oplosbaarheid van o.a. fosfaat en van spoorelementen kunnen verhogen (paragraaf 2.5.7).

2.5.6 De invloed van micro-organismen

Micro-organismen in de rizosfeer kunnen de morfologie van de wortels en de groei van wortelharen veranderen. Bovendien kunnen ze de stofwisseling van de wortels wijzigen. De stikstofbindende bacteriën blijven in deze bespreking buiten beschouwing.

Vrij levende micro-organismen Enerzijds kunnen micro-organismen in concurrentie met de wortels voedingsstoffen opnemen. Dit kan zowel in de bodem als ook in voedingsoplossingen plaatsvinden. Volgens onderzoekers in het 'Letcombe Laboratory' kunnen micro-organismen, vooral bij lage concentraties ($< 1 \text{ mg fosfor.kg}^{-1}$), fosfaat opnemen ten koste van wortels (Barber, 1973; Benians & Barber, 1974).

Aan de andere kant werd o.a. door Rovira & Bowen (1971) en door Gaur & Ostwal (1972) gevonden, dat fosfaat beter opgenomen werd in aanwezigheid van micro-organismen dan uit steriele grond. Dit vond vooral plaats op gronden die arm aan fosfaat waren en wanneer fosfaat als ruw fosfaat toegediend werd.

De microflora kan organische verbindingen afbreken en daardoor onder meer organisch fosfaat en organische stikstof voor de wortels beschikbaar maken. Bovendien zijn veel micro-organismen in staat met behulp van fosfatasen uit polyfosfaten, ijzer-, aluminium- en andere moeilijk oplosbare fosfaten te hydrolyseren (Azcon et al., 1976; Bartlett & Lewis, 1973; Boutin & Roux, 1974; Estermann & McLaren, 1961; Ridge & Rovira, 1971; Savant & Racz, 1972).

Ook bij de opname van spoorelementen kan de aanwezigheid van micro-organismen gunstig zijn. Barber & Lee (1974) vonden dat niet-steriele gerstewortels meer mangaan opnamen dan steriele. Werd mangaan-EDTA toegediend, dan werd meer mangaan dan EDTA opgenomen.

Over de kwantitatieve betekenis van micro-organismen bij de opname van voedingsstoffen door landbouwgewassen lopen de meningen uiteen (Tinker & Sanders, 1975).

Symbiotisch levende micro-organismen, zoals mycorrhizae Samen met symbiotisch levende micro-organismen zoals mycorrhizae, hebben wortels een veel groter oppervlak dan wortels

alleen (paragraaf 2.1.4). Ook schijnt het absorberend vermogen van mycorrhizae gedurende langere tijd werkzaam te blijven dan dat van wortels (Bowen & Theodorou, 1967). De invloed van mycorrhizae op de opname van mineralen werd uitgebreid door Bowen (1973) behandeld. Hier volgen enkele van zijn conclusies:

- Vooral voor bomen zijn mycorrhizae vaak onmisbaar
- Fosfaatopname uit fosfaatarme gronden wordt door mycorrhizae bevorderd
- Ook enige spoorelementen worden bij aanwezigheid van mycorrhizae beter opgenomen (o.a. zink volgens Bowen et al., 1974).

Ook bij veel landbouwgewassen kan de opname van voedingsstoffen door mycorrhizae bevorderd worden, zoals in tabel 9 is weergegeven. In hoeverre mycorrhizae ook nuttig zijn voor de opname door planten op goed bemeste gronden, is nog onduidelijk.

2.5.7 De invloed van wortellexudaten

De in paragraaf 2.1.5 en 2.5.5 genoemde mucigel is in feite een produkt van wortellexudaten. Alhoewel nog onzekerheid heerst over de betekenis van mucigel voor de opname van voedingsstoffen, is het zeker dat de microflora rond de wortels gestimuleerd kan worden door wortellexudaten, en dat zulks in bepaalde gevallen invloed heeft op de opname (paragraaf 2.5.5).

Door verschillende onderzoekers werd geconstateerd dat wortels fosfatasen kunnen uitscheiden, waardoor het fosfaat uit polyfosfaten, uit ijzerfosfaat, aluminiumfosfaat en andere moeilijk oplosbare fosfaten gehydrolyseerd wordt en beschikbaar komt voor de wortels (Chang & Bandurski, 1964; Estermann & McLaren, 1961; Pammenter & Woolhouse, 1975; Ridge & Rovira, 1971; Roux & Boutin, 1974, 1975; Savant & Racz, 1972). Het hiervoor genoemde onderzoek werd met steriel gekweekte wortels uitgevoerd, daar ook micro-organismen fosfatasen kunnen produceren (zie paragraaf 2.5.6). Wel moet er rekening mee gehouden worden, dat fosfatasen uit de wortelcelinhoud door de extractie en bepalmingsmethoden als uitgescheiden enzymen beschouwd zouden kunnen zijn (Rovira & Ridge, 1973).

Tabel 9. De invloed van mycorrhizae op de opname van voedingsstoffen bij verschillende gewassen.

Sojaboon/Soyabean	PO ₄	uit Fe-, Al- en ruw fosfaat from Fe-, Al- and rock phosphate	Ross & Gilliam, 1973
	PO ₄	geen/no effect	Jackson et al., 1972
	⁹⁰ Sr	gunstig/favourable effect	Jackson et al., 1973
Ui/Onion	PO ₄		Gray & Gerdemann, 1969
	PO ₄	gunstig/favourable effect	Mosse, 1973
	PO ₄		Hatting et al., 1973
	SO ₄		Gray & Gerdemann, 1973
Maïs/Maize	PO ₄	gunstig/favourable effect	Jackson et al., 1972
Centrosema pubescens	PO ₄	gunstig/favourable effect	Mosse et al., 1973
Gramineae			
Sudan gras(s)	PO ₄	gering/small effect	Jackson et al., 1972
Paspalum notatum	PO ₄	gunstig/favourable effect	Mosse et al., 1973
Melinis minutiflora	PO ₄	geen/no effect	Mosse et al., 1973

Table 9. Influence of mycorrhizae on the uptake of elements by several crops.

Soms werd bij fosfaatgebrek een hoge fosfatase-activiteit rond de wortels gevonden (Boutin & Roux, 1973; Gilliam, 1970).

De invloed van exudaten op de opname van spoorelementen is vooral bestudeerd met betrekking tot ijzer, zoals in paragraaf 2.5.3.5 beschreven werd (Ambler et al., 1971; Brown & Ambler, 1970; Brown & Jones, 1975).

De mate van exudatie van bijvoorbeeld suikers en aminozuren wordt beïnvloed door o.a. de plantesoort, de leeftijd van de plant, de temperatuur, de voeding van de plant, de lichtinstraling op het blad, het vochtgehalte van de bodem, eventuele wortelbeschadigingen en het al of niet aanwezig zijn van micro-organismen rond de wortel (Rovira, 1971).

3 Experimenten

3.1 INLEIDING

Zoals in het vorige hoofdstuk besproken werd, kunnen de factoren die de opname van voedingsstoffen door wortels bepalen ruwweg in twee groepen verdeeld worden: de eerste groep bestaat uit processen die het transport van voedingsstoffen in de bodem naar de wortels beïnvloeden, de tweede bestaat uit de mogelijkheden die de plant heeft om enerzijds de groei van het wortelstelsel te beïnvloeden en anderzijds de opname door de wortels te beïnvloeden.

Transportprocessen van water en voedingsstoffen in de bodem zijn in de literatuur goed beschreven (paragraaf 2.2).

Uit de literatuur (paragraaf 2.1) blijkt dat wortelgroei beïnvloed wordt door zeer veel factoren, die zelden tegelijkertijd zijn bepaald. Gegevens over wortelgroei zijn niet voor kwantitatieve beschrijvingen van opnameprocessen te gebruiken, tenzij alle voor de beschrijving nodige gegevens in één en dezelfde proef verzameld werden. Dergelijke gegevens werden in de literatuur niet gevonden.

In de literatuur worden vele theorieën over opname door wortels beschreven. Adsorptiekinetica en opnamemechanismen werden voornamelijk in verdunde oplossingen bestudeerd. Hieraan werd en wordt op het ITAL onderzoek verricht met behulp van radioactieve isotopen. Bovendien werden, gebaseerd op dit onderzoek, simulatiemodellen ontwikkeld welke de opname van fosfaat kwantitatief beschrijven (Sinnaeve, 1969).

Uit eigen berekeningen met een voorlopig simulatiemodel waarbij gebruik gemaakt werd van literatuurgegevens bleek dat vanwege de grote variaties in de gebruikte gegevens geen eenduidige conclusies getrokken konden worden. Het bleek daarom noodzakelijk om zelf experimenten op te zetten, waarin de voor de simulatie benodigde parameters tegelijkertijd bepaald konden worden. De belangrijkste van deze parameters zijn de snelheden waarmee water en voedingsstoffen door planten worden opgenomen en de verbreiding van het wortelstelsel. Doordat de wortelgroei en het opnamepatroon van plantewortels in het veld grote verschillen vertonen met die op voedingsoplossingen, is het zeer moeilijk gegevens verkregen met behulp van voedingsoplossingen te extrapoleren naar veldomstandigheden. Het gebruik van vaste groeisubstraten wordt daarom ook onvermijdelijk.

Als stap tussen voedingsoplossingen en een natuurlijke grond kunnen als vast groeimedium synthetische ionenwisselaars gebruikt worden. Een schematisch overzicht van de eigenschappen van voedingsoplossingen, mengsels van ionenwisselaars en grond is in fig. 14 gegeven.

In een voedingsoplossing zijn alle voedingsstoffen als ion of als complex aanwezig en wel in stoichiometrische hoeveelheden anionen en kationen (afgezien van bijvoorbeeld ionenparen). De ionenconcentraties moeten laag zijn om vergelijkbaar te zijn met die van

Fig. 14. Een schematische voorstelling van een voedingsoplossing (a), een mengsel met synthetische ionenwisselaars (b) en een grond (c).

R = wortel/root, S = oplossing/solution, G = gasfase/gas phase, S.R. = synthetische ionenwisselhars/synthetic ion-exchange resin, I = inert materiaal/inert material, O.M. = organisch materiaal/organic matter, A.C. = adsorptie complex/adsorption complex, M = mineralen/minerals, Sa = zouten/salts, O_2 = opgeloste zuurstof/dissolved oxygen.

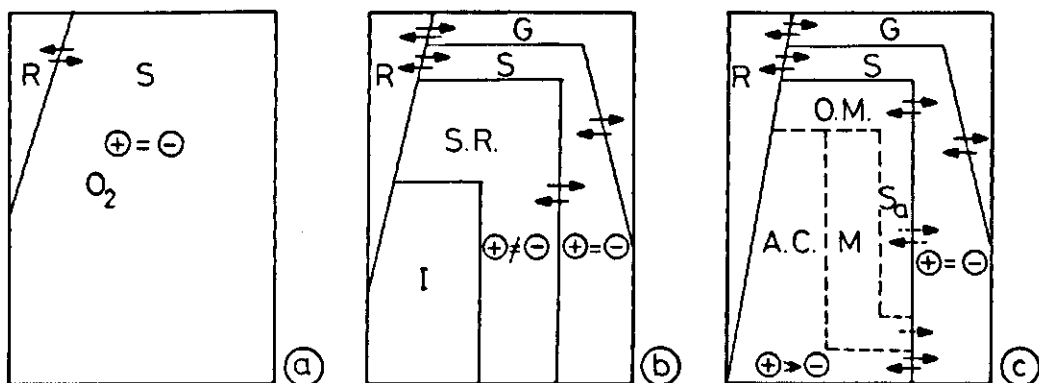


Fig. 14. Schematic representation of a nutrient solution (a), a mixture with synthetic ion-exchange resins (b) and a soil (c).

bodemoplossingen. Bij langere opnameproeven maakt dit echter mengen en zeer vaak verversen van de oplossing noodzakelijk. Een totale concentratie van 20 me.l^{-1} , zoals in een Hoagland-Arnon-I-oplossing, moet dan ook gezien worden als een compromis tussen een bodemoplossing en een geconcentreerde voedingsoplossing die weinig ververst behoeft te worden. Voor een toereikende zuurstofvoorziening van de wortels is bij een aantal gewassen doorluchting van de voedingsoplossing noodzakelijk.

Bij mengsels van ionenwisselaars is de grootste hoeveelheid voedingsstoffen geadsorbeerd en is een klein deel in de evenwichtoplossing aanwezig. De totale aantallen equivalenten voedingsanionen en voedingskationen in het medium hoeven niet gelijk te zijn. De uitwisselingsharsen dienen hier als buffer om de ionenconcentraties in de oplossing enigszins constant te houden. Mengen en verversen zijn dan ook bij de meeste proeven niet nodig. Door de keuze van het inerte materiaal waarmee de harsen gemengd worden, kan men de verhouding vast:vloeibaar:gas en daarmee de gasuitwisseling met de atmosfeer beïnvloeden.

In grond is de situatie ingewikkelder. Naast min of meer inerte mineralen zijn er de kleimineralen met een vaak groot uitwisselend vermogen, doorgaans groter voor kationen dan voor anionen. Daarnaast zijn er zouten welke in oplossing kunnen gaan. Belangrijk is de organische stof met een grote adsorptiecapaciteit en met complexerende eigenschappen. Gronden vertonen derhalve een grote spreiding in vermogen om voedingsstoffen te binden en in manieren waarop dit geschiedt. Mede hierdoor is het nabootsen van het bufferend vermogen van grond moeilijk.

3.2 MATERIAAL EN METHODEN

Klimaatcellen In paragraaf 2.1.1 werd gesteld dat in het vrije veld en in kassen grote verschillen kunnen optreden in de ontwikkeling van het wortelstelsel en natuurlijk ook in de opnamesnelheden van voedingsstoffen. De experimenten die in dit hoofdstuk worden beschreven, werden in klimaatcellen uitgevoerd. Proeven in het veld of in kassen geven wel een betere afspiegeling van praktijkomstandigheden, maar de klimatologische omstandigheden in klimaatcellen kunnen beter worden gereproduceerd en bovendien zijn zij onafhankelijk van het jaargetijde. De resultaten kunnen daardoor met meer betrouwbaarheid onderling vergeleken worden.

De klimaatcellen werden verlicht met fluorescentiebuisen. Bij het begin van iedere proef werden nieuwe lampen aangebracht. Tijdens de proef liep de lichtsterkte terug van 30 tot 20 klx, gemeten op 1 m onder de lampen. Om de spectrale verdeling van het licht te verbeteren was gloeilicht toegevoegd (met 3% van het totale vermogen).

De nacht duurde van 20 tot 7 uur, de dag van 7 tot 20 uur, waarbij van 7 tot 7.45 en van 19.15 tot 20 uur schemering werd gesimuleerd door slechts 2/3 van het aantal lampen te laten branden. 's Nachts was de temperatuur 16°C en overdag 22°C. De relatieve luchtvochtigheid varieerde van 70 tot 80%.

De lucht in de klimaatcel werd ongeveer 150 keer per uur ververs, waarbij 6% door buitenlucht werd vervangen.

Kieming van het zaad Zaden van maïs (*Zea mays* L. cv. Ona), gerst (*Hordeum vulgare* L. cv. Aramir), erwt (*Pisum sativum* L. cv. Allround) en spinazie (*Spinacia oleracea* L. cv. Winterreus) werden te kiemen gelegd in agraperliet (een poreus vulcanisch gesteente, paragraaf 3.3.3.2), bevochtigd met leidingwater. De kieming vond plaats in de klimaatcellen waarin ook de verdere proeven werden uitgevoerd.

Tot het moment waarop de meeste zaden ontkiemd waren, werd het kiemmedium in het donker bewaard. Na 7-10 dagen werden de kiemplanten op het uiteindelijke groeimedium overgeplant.

Analysemethoden Tijdens en aan het einde van de proeven werden de planten geoogst, vervolgens werden één of meer van de volgende karakteristieken bepaald:

Van de bovengrondse plant:

- Lengte
- Aantal bladeren
- Bladoppervlak
- Vers- en drooggewicht
- K-, Ca-, Mg-, PO₄ en totaal-N-gehalte.

Van de wortels als geheel:

- Vers- en drooggewicht
- K-, Ca-, Mg-, PO₄ en totaal-N-gehalte.

Van de wortels, verdeeld in de categorieën: hoofdwortels, primaire-, secundaire- en tertiaire zijwortels verdeeld over de diepten waarop ze in het groeimedium voorkwamen:

- Aantal

- Lengte
- Diameter
- Lengte van de wortelharen
- Vers- en drooggewicht.

Het bladoppervlak werd bepaald door op regelmatig over het blad verdeelde plaatsen met een kurkboor rondjes te ponsen van een bekend oppervlak. Uit de verhouding van het gewicht van de gedroogde rondjes en het gewicht van het totale blad (bij maïs zonder bladschede) werd met het bekende oppervlak van de rondjes het bladoppervlak berekend.

Het drooggewicht werd bepaald aan materiaal dat bij 70°C was gedroogd. Voor de gehalten aan K, Ca, Mg, PO₄ en totaal-N werd een deel van het gedroogde en gemalen plantemateriaal gedestrueerd met zwavelzuur, salicylzuur en waterstofperoxide. In het destruaat werden na de nodige verdunningen magnesium via atoomadsorptie en calcium en kalium via vlamemissie bepaald. Fosfaat in het destruaat werd met molybdeen en ascorbinezuur als reductiemengsel gekleurd en vervolgens colorimetrisch bepaald en totaal stikstof werd als ammonium na destillatie getitreerd volgens de methoden van Slangen & Hoogendijk (1970).

De diameters van de wortels werden geschat, zo nodig met behulp van een loep (vergroting 10 x). Deze schattingen werden bij een aantal wortels onder een microscoop met maatverdeling in het oculair gecontroleerd. Ook werd de lengte van de wortelharen op een aantal wortels op deze manier bepaald.

3.3 RESULTATEN

3.3.1 Groeiproeven op voedingsoplossing in grof zand

Bij een eerste reeks proeven werd maïs op voedingsoplossing gekweekt om:

- Gegevens te verkrijgen voor een beoordeling van de mate van geschiktheid van synthetische ionenwisselaars als groeimedium (paragraaf 3.3.3)
- Gegevens te verzamelen, welke gebruikt konden worden in een simulatiemodel dat de veranderingen beschrijft in de chemische samenstelling van het groeimedium rond de wortels als gevolg van opname van ionen en water door de wortels.

Om al een, zij het kleine, stap in de richting van een vast groeimedium te maken, werd in eerste instantie maïs geteeld op grof zand waartussen zich de voedingsoplossing bevond. Iedere plant stond daarbij op een afzonderlijke teeltcilinder. Er werden twee proeven uitgevoerd, de eerste met 12 planten, de tweede met 8 planten.

Plexiglasen buizen met een inwendige doorsnede van 9 cm en een hoogte van 75 cm werden met zand gevuld. In de bodem van deze teeltcilinders bevonden zich slangaansluitingen voor aëratie en voor de toevoer van voedingsoplossing. Door middel van een voorraadvat (één vat per cilinder) werd het niveau van de oplossing in de teeltcilinder min of meer constant gehouden op 17-19 cm onder het oppervlak. Het zand in de cilinders had voor 13 % (w/w) een korreldiameter van 2-3 mm en voor 87% een diameter van 1-2 mm. Als voedingsoplossing werd een Hoagland-Arnon-I-oplossing gebruikt, de samenstelling wordt gegeven in tabel 10.

Tabel 10. De samenstelling van de Hoagland-Arnon-I voedingsoplossing.

	Molecuul- gewicht	Concentratie- (mg/l)	Molariteit (mmol/l)
KNO ₃	101	50	5
Ca(NO ₃) ₂ ·4H ₂ O	236	118	5
MgSO ₄ ·7H ₂ O	246	493	2
KH ₂ PO ₄	136	136	1
MnSO ₄ ·H ₂ O	169	1.5	9.1x10 ⁻³
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	288	0.22	7.6x10 ⁻⁴
CuSO ₄ ·5H ₂ O	250	0.079	3.1x10 ⁻⁴
MoO ₃ ·H ₂ O	162	0.017	1.0x10 ⁻²
H ₃ BO ₃	62	2.9	4.6x10 ⁻²
Fe(EDTA)Na	367	30	8.2x10 ⁻²
	Molecular weight	Concentration (mg/l)	Molarity (mmol/l)

Table 10. Composition of the Hoagland-Arnon-I nutrient solution.

Per dag werd vier maal gedurende één kwartier lucht door de teeltcilinder geblazen. Dit bleek voldoende te zijn voor maïs, daar wortels tot onder in de cylind ers door-
drongen. Gedurende de aëratie placht het niveau van de oplossing in de teeltcilinders
tot boven het oppervlak van het zand te stijgen. Na afloop van de doorluchting bleef
boven het waterniveau oplossing hangen en onder het waterniveau vormden zich tussen de
zandkorrels luchtinsluitingen.

Om de andere dag werd de voedingsoplossing in de cilinder ververst door de aanwezige
vloeistofinhoud uit te laten stromen, de cilinder te spoelen met één liter verse voe-
dingsoplossing en dezelfde hoeveelheid aan verse oplossing toe te voegen nadat de spoel-
vloeistof uitgestroomd was. Afhankelijk van de verdamping werd het voorraadvat met op-
lossing eens in de drie dagen tot twee keer per dag aangevuld.

Door het waterverbruik per cilinder te meten, werd de evapotranspiratie bepaald. De
evapotranspiratie minus het verbruik van cylind ers zonder plant leverde de transpiratie
per plant op.

Op gezette tijden werden door het lot aangewezen planten geoogst. Voor aan het
wortelstelsel uit te voeren bepalingen werd de vaste fase uit de teeltcilinder gedrukt.
Voor een aantal bepalingen werd de cilinderinhoud verdeeld in segmenten met een dikte
van 7,5 cm en werden de wortels uitgewassen.

In fig. 15a-f en tabel 11 worden de resultaten van de groei van maïs weergegeven.
Deze resultaten zullen in hoofdstuk 4 gebruikt worden voor simulatiemodellen. De punten

Fig. 15. Results of experiments with maize on nutrient solution (S = shoot, R = roots, x---x = first experiment, 0...0 = second experiment, — = both experiments combined).
a: Course of dry weight (ordinate in g.plant⁻¹), b: Dry weight (ordinate in g.plant⁻¹) of
the roots in different segments of the cylinder, c: Water content (ordinate in ml.g⁻¹),
d: Leaf area (ordinate in cm².plant⁻¹), e: Transpiration rate (ordinate in ml.d⁻¹.plant⁻¹),
f: Concentrations of nutrients, in me.g⁻¹ dry matter, on the left; in me.plant⁻¹ for
shoot and roots, in the middle; in me.plant⁻¹ for the total plant, on the right.

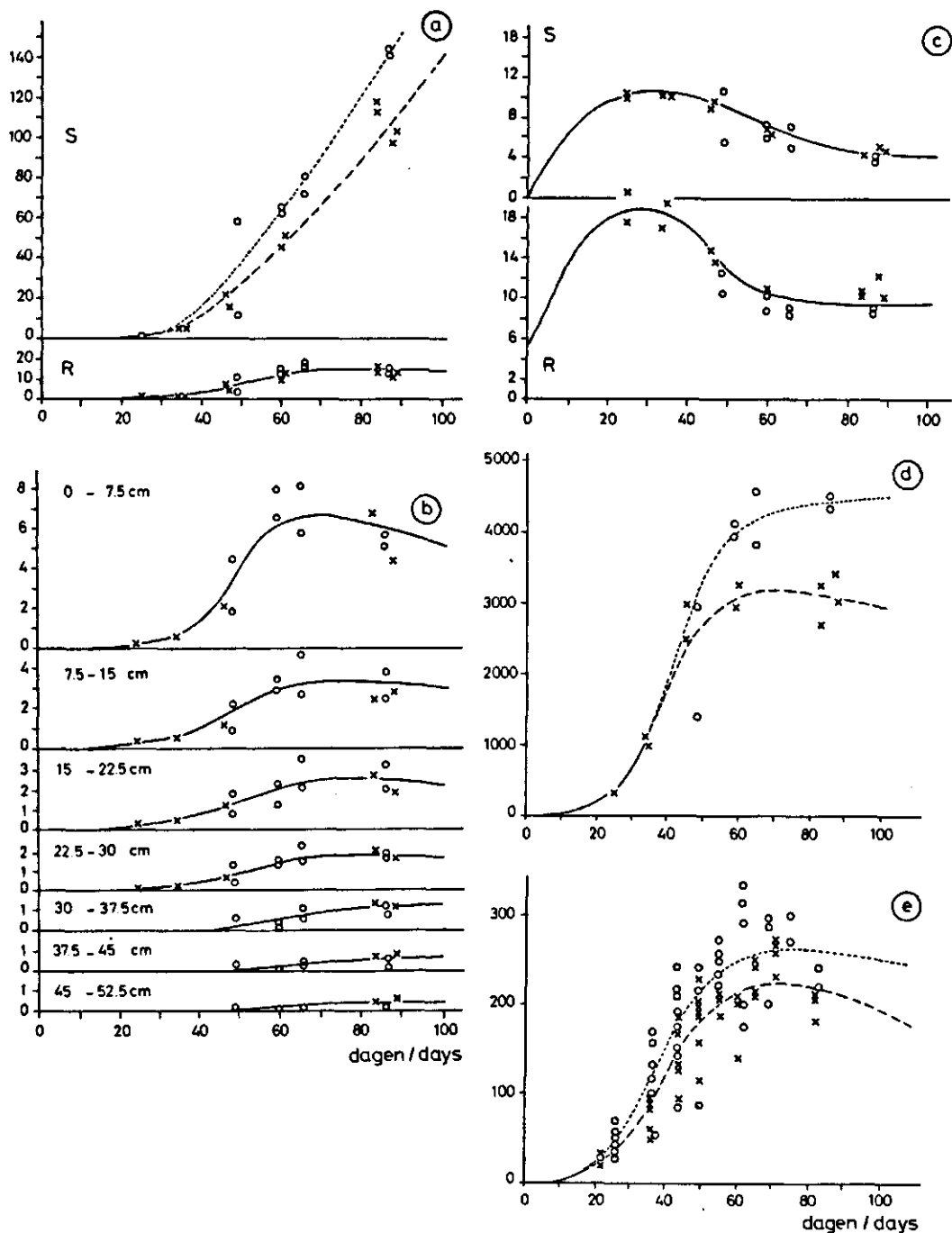
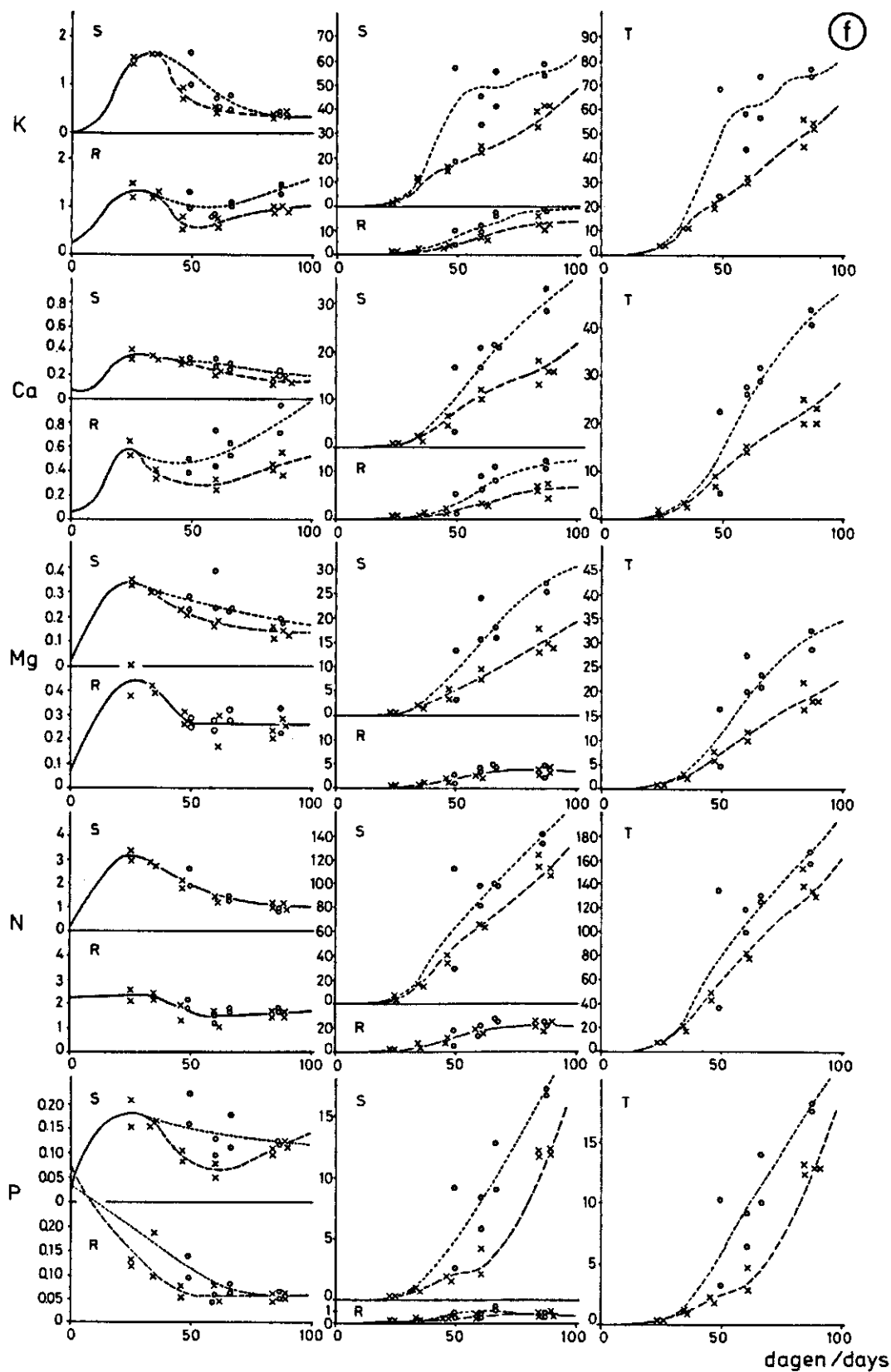


Fig. 15. Resultaten van experimenten met maïs op voedingsoplossing (S = bovengrondse delen, R = wortels, x---x = eerste proef, o...o = tweede proef, — = beide experimenten samen). a: Verloop van het drooggewicht (ordinaat in g.plant⁻¹), b: Drooggewicht (ordinaat in g.plant⁻¹), c: Vochtgehalte (ordinaat in ml.g⁻¹), d: Bladoppervlak (ordinaat in cm².plant⁻¹), e: Transpiratiesnelheid (ordinaat in ml.d⁻¹.plant⁻¹), f: Concentraties van voedingselementen, in me.g⁻¹ droge stof, links; in me.plant⁻¹ verdeeld over bovengronds en wortels, midden; in me.plant⁻¹ voor de totale plant, rechts.



in de figuren op dag 0 zijn verkregen uit de analyses van 2 keer 25 maïszaden en de punten op dag 7 uit de analyses van 4 keer 25 kiemplanten, voordat zij werden overgeplant.

Opvallend zijn de verschillen tussen de eerste en de tweede proef. Het drooggewicht van het bovengrondse deel van de plant, het bladoppervlak en de totale transpiratie na 50 dagen waren voor de tweede proef duidelijk groter. Verder waren voor de tweede proef de Ca- en Mg-concentraties in de bovengrondse delen, en de K- en Ca-concentraties in de wortels (in me.g^{-1} droge stof) hoger. Door het hogere drooggewicht van de planten waren de totale hoeveelheden opgenomen mineralen ook duidelijk hoger.

Verklaringen voor deze verschillen kunnen gezocht worden in de windsnelheden in de klimaatcellen en in het CO_2 -gehalte van de lucht.

Verschillen in windsnelheden veroorzaken verschillen in dikte van de stationaire luchtlaag rond de bladeren, dus ook verschillende bladtemperaturen, in de opening van huidmondjes, in transpiratiesnelheden en in fotosynthese-snelheid (zie ook fig. 12).

Met behulp van de formules in paragraaf 2.4.7 kan de energiebalans van een blad en daarmee het temperatuurverschil tussen blad en lucht en de transpiratiesnelheid berekend worden.

De windsnelheid in de klimaatcel bleek voor beide proeven van plaats tot plaats van $0,125$ – $0,35 \text{ m.s}^{-1}$ te variëren. Met de formule $r_a = 0,224 \cdot x^{0,3} \cdot u^{-0,7}$ (x = bladbreedte in cm, u = windsnelheid m.s^{-1}) werd luchtweerstand r_a (s.cm^{-1}) berekend. Voor een blad met een breedte van 1 cm was deze $0,960$ en $0,467 \text{ s.cm}^{-1}$ en met een breedte van 5 cm $1,556$ en $0,757$ bij windsnelheden van respectievelijk $0,125$ en $0,35 \text{ m.s}^{-1}$.

Voor weerstanden van de lucht rond het blad van respectievelijk $0,5$, $1,0$ en $1,5 \text{ s.cm}^{-1}$ werden de potentiële transpiratiesnelheden en de temperatuurverschillen tussen blad en lucht berekend. Dit werd gedaan voor luchttemperaturen van 20 en 25°C en voor relatieve luchtvochtigheden van 70 en 80% . De weerstand in het blad r_l varieert bij maïs afhankelijk van de leeftijd tussen 1 en 5 s.cm^{-1} . Aangenomen werd dat de wanden van de klimaatcellen 3 of 5°C warmer waren dan de lucht. Uit metingen werd geschat dat $60 \text{ mcal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ ($\text{mcal} = 4,2 \cdot 10^{-3} \text{ J}$) van de lichtenergie door het blad geadsorbeerd werd. De berekende waarden voor opwarming van het blad en transpiratiesnelheid zijn in fig. 16 weergegeven.

Bij een hogere luchtweerstand r_a loopt de temperatuur van het blad meer op. Is daarbij de weerstand van het blad laag ($r_l = 1 \text{ s.cm}^{-1}$) dan wordt de transpiratiesnelheid lager door de hogere luchtweerstand. Is de weerstand van het blad echter hoog ($r_l = 5 \text{ s.cm}^{-1}$) dan heeft de luchtweerstand nauwelijks invloed op de transpiratie.

Bekend is dus dat de windsnelheid, die van plaats tot plaats in de klimaatcel verschilde, de transpiratie en de groei van de planten sterk kan beïnvloeden. Het zou nu mogelijk zijn, dat in de eerste proef de (tengevolge van hogere windsnelheid) goed groeiende planten toevallig in het begin geoogst werden, terwijl in de tweede proef de juist minder goed groeiende planten eerst geoogst werden. Dit heeft dan tot gevolg dat in de tweede proef de groeicurve hoger ligt dan in de eerste.

Behalve aan de invloed van de windsnelheid kan men denken aan variaties in het CO_2 -gehalte van de lucht welke verschillen in de groei van maïs tussen de eerste en de tweede proef veroorzaakt kunnen hebben. Hier zijn geen verschillen van plaats tot plaats

Fig. 16. Het temperatuurverschil tussen blad en lucht (boven, ordinaat in $^{\circ}\text{C}$) en de potentiële transpiratiesnelheid (onder, ordinaat in $\text{g H}_2\text{O} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) als functie van de luchtweerstand rond het blad (abscis in $\text{s} \cdot \text{cm}^{-1}$) bij twee relatieve luchtvochtigheden (— = 70%, --- = 80%), twee luchttemperaturen (20°C links, 25°C rechts), twee bladweerstand ($p = 1 \text{ s} \cdot \text{cm}^{-1}$, $q = 5 \text{ s} \cdot \text{cm}^{-1}$) en twee verschillende temperaturen van de wanden van de klimaatcellen ($r = 3^{\circ}\text{C}$ temperatuurverschil tussen celwand en lucht, $s = 5^{\circ}\text{C}$ temperatuurverschil).

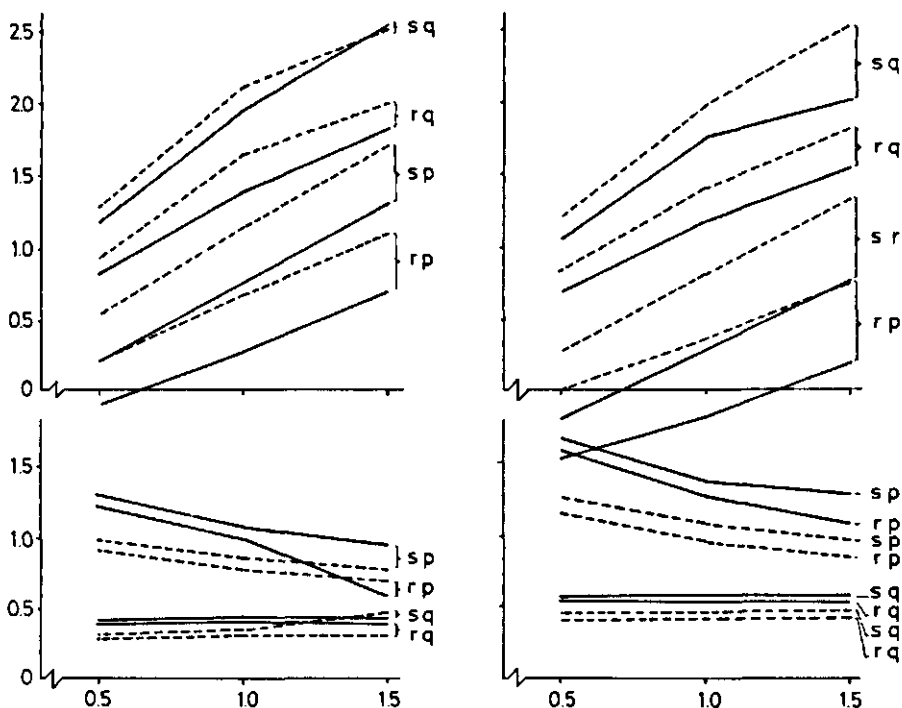


Fig. 16. The difference in temperature between leaf and air (above, ordinate in $^{\circ}\text{C}$) and the potential transpiration rate (below, ordinate in $\text{g H}_2\text{O} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) as a function of the air resistance around the leaf (abscissa in $\text{s} \cdot \text{cm}^{-1}$) at two relative humidities (— = 70%, --- = 80%), two air temperatures (20°C on the left, 25°C on the right), two leaf resistances ($p = 1 \text{ s} \cdot \text{cm}^{-1}$, $q = 5 \text{ s} \cdot \text{cm}^{-1}$) and two different temperatures of the walls of the climate controlled room ($r = 3^{\circ}\text{C}$ difference in temperature between wall and air, $s = 5^{\circ}\text{C}$ difference).

in de cel te verwachten, maar wel verschillen in CO_2 -gehaltes als functie van de tijd. Doordat bij de luchtbehandeling kleine hoeveelheden buitenlucht worden bijgemengd, is het CO_2 -gehalte van de cel afhankelijk van het CO_2 -gehalte van de buitenlucht (welke met het jaargetijde verandert) en van de produktie en het verbruik van CO_2 in de cel.

Uit fig. 15a-d blijkt dat het bladoppervlak, de transpiratiesnelheid en het wortelgewicht na dag 70 niet meer toenamen. Wel groeiden de bovengrondse delen van de plant toen nog verder, wat voornamelijk toegeschreven kan worden aan de groei van de kolven. Het vochtgehalte van wortels en spruit (fig. 15c) wordt in de simulatiemodellen in hoofdstuk 4 gebruikt. Dit vochtgehalte en de concentraties van K, Ca, Mg, N en P in de spruit en de concentraties van K, Ca en Mg in de wortels (fig. 15f) vertonen omstreeks dag 30 een hoogtepunt. De lijnen die de totale hoeveelheden ionen per plant, al of niet verdeeld

Tabel 11. Verdeling van de maïswortels in hoofdwortels (= hoofdwortels + kroonwortels) en zijwortels op verschillende oogst-data. (Bij de planten geoogst na dag 70 waren de wortels zo met het zand vergroeid dat zij niet meer onbeschadigd uitgewassen konden worden.)

Leeftijd plant (dagen)	Hoofdwortels lengte (cm)	Ø 1 (cm)	Primaire zijwortels lengte (cm)	Ø 1 (cm)	Secondaire zijwortels lengte (cm)	Ø 1 (cm)	Vers gewicht (g)	Droog gewicht (g)
<i>Eerste experiment/first experiment</i>								
25	200	0.19	1 600	0.016	8 000	0.01	12.0	0.64
25	1600	0.09	10 000	0.020	1 300	0.01	20.6	0.95
34	600	0.13	10 000	0.041	20 000	0.01	32.4	1.79
35	1400	0.08	17 000	0.055	21 000	0.01	35.5	1.73
46	700	0.17	20 000	0.060	420 000	0.01	117.4	7.38
47	500	0.15	22 000	0.044	180 000	0.01	72.7	4.95
<i>Tweede experiment/second experiment</i>								
49	1100	0.14	15 000	0.069	25 000	0.01	49.2	3.66
49	1000	0.18	31 000	0.072	100 000	0.01	123.8	10.69
60	1100	0.21	20 000	0.049	21 000	0.01	165.4	14.73
60	2000	0.14	50 000	0.066	120 000	0.01	123.5	12.60
66	2000	0.16	24 000	0.072	40 000	0.01	163.0	17.33
66	2000	0.19	26 000	0.076	70 000	0.01	157.0	15.40
Age of plants (days)	length (cm)	Ø 1 (cm)	length (cm)	Ø 1 (cm)	length (cm)	Ø 1 (cm)	Fresh weight (g)	Dry weight (g)
	Axes		Primary laterals		Secondary laterals			

1. Ø = diameter bepaald als gewogen gemiddelde van wortels van verschillende lengten/
diameter calculated as weight mean of roots of different lengths.

Table 11. Distribution of maize roots between axes and laterals at different stages of the growth. (For plants harvested after day 70 roots could not be separated from the sand without damaging the roots.)

in bovengrondse delen en wortels, in fig. 15f weergegeven zijn het resultaat van berekeningen met de simulatiemodellen uit hoofdstuk 4.

In tabel 11 zijn de afmetingen van de wortelstelsels van een aantal geoogste maïsplanten gegeven. Hieruit blijkt dat de schattingen van de afmetingen van het wortelstelsel, vooral bij oudere planten, volstrekt onbetrouwbaar waren. Dit blijkt uit de zeer grote verschillen die gevonden werden, vooral bij de lengte van de secondaire zijwortels tussen omstreeks dezelfde dag geoogste planten die weinig verschil vertoonden in wortelgewichten (vooral bij de dagen 60 en 66).

3.3.2 Het dagelijkse ritme van de transpiratie

Om inzicht te verkrijgen in de invloed van licht op de transpiratiesnelheid, werd maïs op voedingsoplossing gekweekt. De voorkweek en de proef vonden plaats op een Hoagland-Arnon-I-oplossing. Acht weken na de kieming werd één plant overgebracht op een bak gevuld met voedingsoplossing. Deze bak bevond zich tijdens de proefneming continu op een weegschaal en de gewichtsafname door transpiratie werd periodiek (met intervallen van 10 minuten tot twee uur) genoteerd voor een periode van 60 uur. De oplossing werd tijdens de proef geaëreerd met lucht die verzadigd was met waterdamp.

Fig. 17. Transpiratie van maïs op voedingsoplossing in de klimaatcel (ordinaat boven in $\text{ml H}_2\text{O} \cdot \text{h}^{-1}$, onder in % licht).

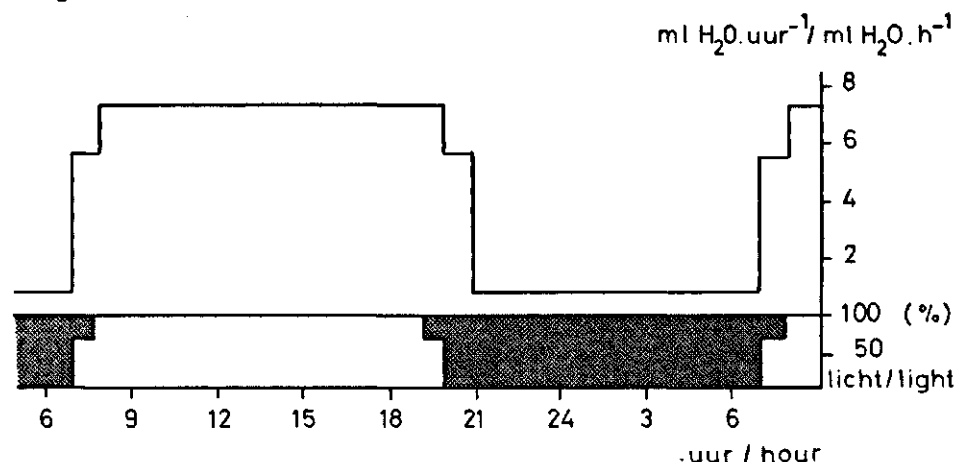


Fig. 17. Transpiration of maize on nutrient solution in the climate controlled room (ordinate above in $\text{ml H}_2\text{O} \cdot \text{h}^{-1}$, below in % light).

In fig. 17 wordt het verloop van de transpiratie gedurende 24 uur weergegeven. Tijdens de overige duur van de proef waren de transpiratiesnelheden weinig verschillend van in de figuur weergegeven snelheden. Uit fig. 17 blijkt dat de transpiratiesnelheid 's nachts ééntiende was van die overdag.

3.3.3 Groeioproeven op mengsels met synthetische ionenwisselaars

3.3.3.1 Literatuur

Sinds 1940 worden synthetische ionenwisselaars (harsen) gebruikt bij opnameproeven met planten; daarvóór werden niet-synthetische ionenwisselaars naast grond gebruikt. Schlenker (1940) koos als groeimedium voor maïs een geaëreerde suspensie van een synthetische zeoliet (Decalso) en een uit aniline-zwart bereide ionenwisselaar (Demineralite), beide verzadigd met voedingsstoffen. De spoorelementen werden als oplossing tijdens de groei van de planten toegevoegd.

Vaak werden uitwisselaars, verzadigd met enkele voedingsionen, in opnameproeven van korte duur gebruikt (Dubsky et al., 1965; Lehr, 1942; Lopez et al., 1958; Matošs et al., 1965; Olsen & Peech, 1960; Schuffelen & Loosjes, 1942 a en b; Sýkora et al., 1963). Bij deze proeven werd de opname van twee elementen vergeleken of werd de opname van een geadsorbeerd ion vergeleken met die van hetzelfde ion in oplossing.

Ook werden synthetische harsen gebruikt in een mengsel met grond om bijvoorbeeld de opname door planten van nitraat gebonden aan een hars te vergelijken met die van nitraat dat vrij in de oplossing aanwezig was (Graham & Albrecht, 1943; Jenny, 1946; Poulsen, 1959). Door Welte & Werner (1962) werd een vergelijking gemaakt tussen de opname van nitraat en die van ammonium onder omstandigheden waarbij beiden aan een hars geadsorbeerd waren.

Tabel 12. Overzicht van literatuurgegevens omtrent het gebruik van synthetische ionenwisselaars (harsen) als groeimedium voor planten (in chronologische volgorde).

Auteur	Hars- soor- ten	Vorm waarin spoorelementen toegediend werden	Inert materiaal	Doel van de proeven	Plant	Groei- periode in dagen	Opmerkingen
Schlenker, 1940		in oplossing tijdens de groei in solution during plant growth	-	groeimedium growth medium	maïs maize soja soybean	30 + 46	als suspensie met door- luchting as suspension with aeration
Schlenker, 1942		in oplossing in solution	kwarts zand quartz sand	groeimedium + vergelijking van geadsorbeerde voed- dingsstoffen met voedings- stoffen in oplossing growth medium + comparison of adsorbed nutrients with nutrients in solution	bruine bonen red kidney beans maïs maize boekweit buckwheat	-	
Converse et al., 1943		Fe als magnetiet, de overige in oplossing Fe as magnetite, the others in solution	grind gravel	groeimedium growth medium	maïs maize	tot rijping till part of N as urea ripening	deel van N als ureum
Arnon & Grossen- bacher, 1947 Arnon & Meagher, 1947	As, Bs	Fe, Mn, B aan de hars Zn, Cu en Mo als ver- ontreiniging Fe, Mn, B adsorbed on resin, Zn, Cu and Mo as contamination	zand sand	groeimedium growth medium	tomaat tomato	63	na 6 weken werd Ca + Mg in oplossing toege- voegd wegens Ca- gebreksverschijnselen after 6 weeks Ca + Mg in solution were added because Ca- deficiency symptoms
Bower & Wadleigh, 1948	As, Bs	Fe als citraat, de overige in oplossing Fe as citrate, the others in solution	zand sand	invloed geadsorbeerd Na op de groei influence of adsorbed Na on growth	Rhodospirillum rubrum Rhodos grass Dallis grass bruine bonen red kidney beans rode biet garden beets	58 70 52 52	

Auteur	Hars- soor- ten ¹	Vorm waarin spoor-elementen toegediend werden	Inert materiaal	Doel van de proeven	Plant	Groei- periode in dagen	Opmerkingen
Welch jr. et al., 1954	As, Bs	Fe als citraat, de overige in oplossing Fe as citrate, the others in solution	zand sand	groeimedium growth medium	citroen stekken rooted lemon cuttings haver oats haver + radijs oats + radish	91 49 47	na elkaar op dezelfde media geteeld grown after each other on the same media
Kick, 1956	As, Bs	zie opmerkingen see remarks	zand sand kaolin + bentonite	vergelijking van opname van geadsorbeerde ionen met ionen in oplossing comparison of uptake of adsorbed ions and ions in solution	haver oats koolzaad rape zomertarwe spring wheat	tot rijping till ripening	N, P en K aan de harsen, rijping de rest als veront- reiniging
Wallace & Ashcroft, 1956	As, Bs	zie/see Welch jr. et al. (1954)	zand sand	verband tussen Mg- en P- opname relation between Mg and P uptake	Atlas gerst barley Rough lemon Nabel avacado bonen beans	37 68 132 36	
Peterburgski, 1957, 1959	-	-	-	vergelijking van geadsor- beerde ionen met ionen in oplossing + 'contact exchange' theorie comparison of adsorbed ions with ions in solution + contact exchange theory	haver oats radijs radish gerst barley tarwe wheat klaver clover	12	
Fried et al., 1959	As, Bs Aw, Bs	op de hars on the resin	zand sand	K/Rb-opname K/Rb uptake	gierst millet	35	

Auteur	Hars- soor- ten ¹	Vorm waarin spoor- elementen toegediend werden	Inert materiaal	Doel van de proeven	Plant	Groei- periode in dagen	Opmerkingen
Wiersum & Bakema, 1959	As, Bs	aan de harsen on the resins	zand sand	bepaling van de wortel CEC onder invloed van de om- geving determination of the root CEC influenced by the root environment	tarwe wheat boon bean erwt pea tuinkers garden cress tuinboon broad bean tomaat tomato knolraap turnip	20 - 30	split-root-techniek: helft van de wortels in anionen hars, andere helft in kationen hars split-root technique: half of the roots in anion-resins, other half in cation-resins
Soukup et al., 1962	As, Bs	-	zand sand	vergelijking van verschil- lende harsen comparison of different resins	Primula obconica Rance	tot bloei till flowering	
Muller, 1963	As, Bs	aan de hars on the resin	zand sand	'contact exchange' theorie/ theory	tomaat tomato erwt pea	60	
Skogley & Dawson, 1963	Aw, Bs B en Mo on the resin, no Cu, B and Mo	aan de hars, geen Cu, B en Mo on the resin, no Cu, B and Mo	-	groei-medium growth medium	tarwe wheat soja soybean zonnebloem sunflower	21	watervoorziening via kousje water supply through wick
Werkhoven & Ohlrogge, 1963	As -	-	-	'contact exchange' theorie/ theory Rb-opname/uptake	rogge rye maïs maize	12 en korter/ and less as	suspensie and less as suspension
McFee, 1966	As, Bw B on the resin, no Mo and B	aan de hars, geen Mo en zand on the resin, no Mo and B	zand sand	NO ₃ /NH ₄ -opname/uptake	Pinus radiata D.	35	

Auteur	Hars- soort ¹	Vorm waarin sporelementen toegediend werden	Inert materiaal	Doel van de proeven	Plant	Groei- periode in dagen	Opmerkingen
Skogley, 1966	Aw, Bs	aan de hars, B in op- lossing, geen Mo on the resin, B in solution, no Mo	-	groeimeidium growth medium	tomaat tomato	45	watervoorziening via kousje water supply through wick
Rivoira, 1968.	As, Aw, Bs, Bw	aan de hars on the resin	-	groeimeidium voor/growth medium for 'soilless culture'	tomaat tomato rozen roses	150	
Skogley, 1969	Aw, Bs	aan de hars, B en Mo in oplossing on the resin, B and Mo in solution	-	groeimeidium growth medium	tarwe wheat tomaat tomato zonnebloem sunflower	53	watervoorziening via kousje water supply through wick
Bole & Barber, 1971	Aw, As, As, Bs	aan de hars, geen B en Mo on the resin, no B and Mo	zand sand	Ca/Sr-opname/uptake	soja soybean	21	
Sykora et al., 1972	As, Bw	geen none	zand sand	groeimeidium growth medium	tomaat tomato	114	na 28 dagen werden de planten geel after 28 days the plants became yellow
Author	Resin species ¹	Way of adding micro nutrients	Inert material	Purpose of experiments	Plant	Period of growth in days	Remarks

1. As = sterk zuur/strong acid, Aw = zwak zuur/weak acid, Bs = sterk basisch/strong basic, Bw = zwak basisch/weak basic.

Table 12. Review of literature on the use of synthetic ion-exchanger resins as growth medium for plants (in chronological sequence).

Ionenwisselaars werden als kunstmest gebruikt door Bergmann (1958b, 1959), Bergmann et al. (1961 a, b en c), Handley et al. (1961), Matkin et al. (1962), Skogley & Haider (1969) en Soukup et al. (1966).

Tabel 12 geeft een overzicht van het gebruik van synthetische ionenwisselaars als volledig groeimedium. Meestal werden de harsen gemengd met zand, waarschijnlijk om een goede luchthuishouding in het groeimedium te waarborgen. De groep van Skogley gebruikte de ionenwisselaars zonder inert materiaal toe te voegen. Het water lieten zij uit een voorraadvat via een kousje opstijgen in de hars. Spoorelementen werden soms toegediend, maar vaak verwachtte men dat zij in voldoende mate als verontreinigingen aanwezig zouden zijn.

3.3.3.2 Inleidende experimenten

Bij de samenstelling van groeimedia uit synthetische ionenwisselaars heeft men de keus uit vele soorten en fabrikaten. Mede aangezien voor de proeven relatief grote hoeveelheden (50-100 liter) nodig waren, werden uitwisselharsen gebruikt die bij de waterzuivering toepassing vinden.

Bij het merendeel van de proeven welke in de literatuur vermeld zijn, werd gebruik gemaakt van sterk zure en sterk basische ionenwisselaars. Zo viel de eerste keus op de sterk basische hars Dowex SBR (oude naam Dowex 1) en de sterk zure hars Dowex HCR-W (oude naam Dowex 50-W). Enige eigenschappen van deze harsen zijn in tabel 13 vermeld.

Voor verzadiging met voedingskationen en -anionen kunnen harsen in evenwicht gebracht worden met een voedingsoplossing volgens Hoagland en Arnon (zie tabel 10). Omdat deze voedingsoplossing ongeveer 20 me kationen en anionen per liter bevat, de harsen in verzadigde vorm 1500-2000 me.l⁻¹ hars kunnen binden en omdat voor verzadiging een drie- tot vijfvoudige overmaat aan ionen nodig is, zou om één liter hars te verzadigen, ongeveer 300 l voedingsoplossing nodig zijn. Om praktische redenen werd daarom besloten, afzonderlijke partijen hars met telkens één van de voedingsionen te verzadigen en daarna de partijen te mengen. Uit de gegevens van een kleine hoeveelheid hars die verzadigd was met de Hoagland-Arnon-I-oplossing werd bepaald, welke hoeveelheden van de afzonderlijke K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺, NO₃⁻, SO₄²⁻ en H₂PO₄⁻-harsen gemengd moesten worden.

In een voorbereidende proef werden de sterk zure en sterk basische harsen vermengd met verschillende hoeveelheden gereinigd zand. Het zand werd toegevoegd om de ionenuitwisselcapaciteit te verlagen en de lucht- en waterhuishouding van het medium te verbeteren. Uit de groei van maïs op deze mengsels bleek dat de sterk zure en sterk basische harsen volstrekt onvoldoende voedingsstoffen leverden om de maïs langer dan twee à drie weken in leven te houden. Bovendien bleken gas- en waterhuishouding in deze zandmengsels onvoldoende te zijn voor een normale ontwikkeling van maïs.

Hierop werd de sterk zure Dowex HCR-W vervangen door de zwak zure Amberlite IRC 50 en het zand door agraperliet. Agraperliet is een inert poreus materiaal, gemaakt uit vulcanisch gesteente door gloeien bij 1200°C. De vochtgehalte-vochtspanningscurve ervan is bijna identiek met die welke voor mengsel XXIII in fig. 20 gegeven wordt. De kationen-uitwisselcapaciteit van agraperliet bedraagt 0,8 me per 100 gram droog materiaal en het gewicht 0,08-0,16 g.cm⁻³ (Verdonk, 1974). De diameter van de aggregaten van het gebruikte

Tabel 13. Synthetische ionenwisselaars die werden gebruikt bij groeiproeven op mengsels beschreven in paragraaf 3.3.3.

Handelsnaam	Eigen- schappen	Actieve groep	Uitwisselings- capaciteit (me.g ⁻¹ droge hars)	Gemiddelde korrelgrootte (mm)
Dowex I = Dowex SBR	Bs	styrene DVB - N ⁺ -(CH ₃) ₃	3.5	0.55
Dowex WGR	Bw	epoxy-amine - N(R) ₂ -NHR - NH ₂	8.5	0.52
Dowex 50 W = Dowex HCR-W	As	styrene DVB - SO ₃ ⁻	4.8	0.56
Dowex CCR ₂	Aw 1	acrylic - COOH	10.5	0.47
Amberlite IRC 50	Aw 2	acrylic - COOH	10.3	0.47
Trade mark	Properties	Active group	Exchange capacity (me.g ⁻¹ dry resin)	Main grain size (mm)

Bs = sterk basische anionen uitwisselaar/strong basic anion exchanger

Bw = zwak basische anionen uitwisselaar/weak basic anion exchanger

As = sterk zure kationen uitwisselaar/strong acid cation exchanger

Aw = zwak zure kationen uitwisselaar/weak acid cation exchanger

1 en 2 zijn verschillende handelsmerken/ 1 and 2 are different trade marks

Table 13. Synthetic ion-exchanger resins used in growth experiments on mixtures described in paragraph 3.3.3.

agraperliet variëerde van 0,6-2,5 mm. Agraperliet wordt in de tuinbouw ondermeer gebruikt om stekken op te kweken en in de bouwnijverheid als warmteisolatie-materiaal.

De samenstelling van de mengsels van Dowex en Amberlite I t/m VI zijn in tabel 14 gegeven. De bereidingswijze was dezelfde als die toegepast bij de voorbereidende proef. Aangezien de gebruikte chemicaliën 'chemisch zuiver' waren en ook het agraperliet verontreinigingen bevatte, werden geen extra spoorelementen toegevoegd.

De mengsels I, II en III hadden een kationen/anionen-verhouding van negen. Na twee weken trad bij de maïs op deze mengsels fosfaatgebrek op en stopte de groei van de planten. De mengsels IV, V en VI bevatten een hoger gehalte aan anionen (de kationen/anionenverhouding was vier). Op de mengsels IV en V groeide maïs gedurende drie weken goed en daarna nauwelijks meer, vermoedelijk als gevolg van gebrek aan spoorelementen. Mengsel VI gaf goede resultaten. De reden waarom maïs op dit mengsel beter groeide dan op de mengsels IV en V werd niet gevonden. In fig. 18 wordt de groei en chemische samenstelling van maïs op mengsel VI vergeleken met die van maïs op een Hoagland-Arnon-I-oplossing. Het calcium-gehalte was veel lager op mengsel VI (na 70 dagen 0,05 me.g⁻¹ drooggewicht en 0,15 op de voedingsoplossing), het magnesium-gehalte verschilde nauwelijks (0,16 tegen 0,13 me.g⁻¹) en het kaliumgehalte was veel hoger (1,72 tegen 0,25 me.g⁻¹). De concentraties aan totaal-stikstof en aan fosfaat waren respectievelijk 2,4 en 6,3 maal hoger in maïs geteeld op harsmengsel VI dan in maïs op voedingsoplossing. De hoge

Tabel 14. Samenstelling van de harsmengsels gebruikt in de inleidende experimenten.

Mengsel no. 1	hars type (zie tabel 13)	inert materiaal	Samenstelling (me. l ⁻¹ mengsel)						
			Ca	Mg	K	NO ₃	SO ₄	H ₂ PO ₄	pH
I ⁻	Aw2 + Bs	Agraperlite	1440	180	180	160	20	20	
II ⁻	Aw2 + Bs	"	1080	135	135	120	15	15	
III ⁻	Aw2 + Bs	"	720	90	90	80	10	10	
IV ⁻	Aw2 + Bs	"	1280	160	160	320	40	40	8.5
V ⁻	Aw2 + Bs	"	960	120	120	240	30	30	8.6
VI ⁻	Aw2 + Bs	"	640	80	80	160	20	20	8.3
VII ⁺ and ⁻	Aw2 + Bs	Agraperlite	1100	150	120	250	30	50	8.5
VIII ⁺ and ⁻	Aw2 + Bw	"	1100	150	120	250	30	50	6.3
IX ⁺ and ⁻	Aw1 + Bw	"	1100	150	120	250	30	50	6.3
X ⁺ and ⁻	Aw2 + Bs	Agraperlite	400	50	50	100	20	15	8.0
XI ⁺ and ⁻	Aw2 + Bs	zand/sand	400	50	50	100	20	15	8.0
XII ⁺ and ⁻	Aw2 + Bs	Agraperlite	260	30	40	120	30	20	7.9
XIII ⁺ and ⁻	Aw2 + Bs	zand/sand	260	30	40	120	30	20	7.9
XV ⁺ and ⁻	As + Bs	Agraperlite	260	30	40	120	30	20	4.0
XVI ⁺ and ⁻	Aw1 + Bs	Agraperlite	260	30	40	120	30	20	6.9
XVII ⁺ and ⁻	Aw1 + Bw	"	260	30	40	120	30	20	5.6

Mengsel	resin types (see table 13)	inert material	Composition (me. l ⁻¹ mixture)					
			Spoorelementen 2 (me. l ⁻¹ mengsel)					
			Fe	Mn	Zn	Cu	Mo	B
VII ⁺			7.2 ^a	3.6 ^a	3.6 ^a	3.6 ^a	3.6 ^a	5.2 ^b
VIII ⁺ , IX ⁺			7.2 ^c	3.6 ^c	3.6 ^c	3.6 ^c	3.6 ^c	5.2 ^b
X ⁺ - XVII ⁺			3.6 ^c	1.8 ^c	1.8 ^c	1.8 ^c	1.8 ^c	3.6 ^b

Mixture Micro nutrients (me. l⁻¹ mixture)

1. - : geen spoorelementen toegevoegd/no micro nutrients added. + : spoorelementen toegevoegd/micro nutrients added.

2. a = Amberlite IRC 50, b = Dowex 1, c = Dowex 50 W.

Table 14. Composition of the resin mixtures used in the preliminary experiments.

gehalten aan kalium, stikstof en fosfaat zouden misschien verklaard kunnen worden uit de langzame groei van maïs op het mengsel.

Daar bij maïs op de mengsels I tot en met VI gebrek aan spoorelementen vermoed werd, werden de mengsels VII, VIII en IX met en zonder spoorelementen bereid (de samenstellingen zijn in tabel 14 vermeld). Bij het mengen van een zwak zure hars met een sterk basische hars bleek de pH in de evenwichtsooplossing na één à twee weken tot boven de waarde 8 op te lopen. Daarom werden de mengsels VIII en IX uit zwak zure en zwak basische harsen samengesteld zodat hun pH op een acceptabel niveau lag (< 7). Dat de groei van maïs op de mengsels VII, VIII en IX nog veel te wensen overliet, was het gevolg van onvoldoende vochtaanvoer door een te lage waterstand in de groeimmedia.

Naar aanleiding van de resultaten van de vorige proeven werd een nieuw experiment opgezet met minder substraat per plant, maar met meer verschillende harsmengsels. Naast maïs werden ook gerst, erwt en spinazie als proefplanten gebruikt. Ter vergelijking werden dezelfde planten ook op een potgrond geteeld.

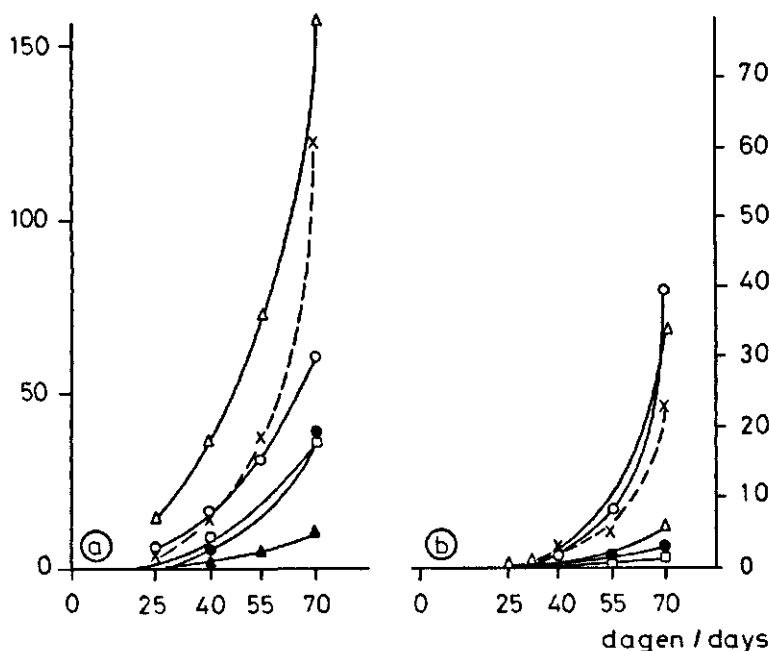


Fig. 18. Vergelijking van de groei van maïs op een Hoagland-Arnon-I oplossing (a) en harsmengsel VI (b). (x---x = drooggewicht, ordinaat links in g.plant⁻¹, ○ = K, ● = Mg, Δ = N, ▲ = P, □ = Ca, ordinaat rechts in me.plant⁻¹).

Fig. 18. Comparison of the growth of maize on a Hoagland-Arnon-I solution (a) and resin mixture VI (b). (x---x = dry weight, ordinate on the left in g.plant⁻¹, ○ = K, ● = Mg, Δ = N, ▲ = P, □ = Ca, ordinate on the right in me.plant⁻¹).

De mengsels X tot en met XVII werden weer met en zonder spoorelementen bereid. Naast agraperliet werd ook grof zand (paragraaf 3.3.1) als inert materiaal gebruikt (tabel 14). Drie kiemplanten werden overgeplant op 250-ml bekgelzen die gevuld waren met de verschillende mengsels. De waterspiegel werd op ongeveer 15 cm onder het oppervlak gehandhaafd, waarbij het waterverbruik door weging werd bepaald. Na 14, 21 en 63 dagen werd per bekgel één plant geoogst, waarvan de bovengrondse delen werden geanalyseerd.

Op de mengsels zonder spoorelementen stierven maïs, erwt en spinazie binnen vier weken; gerst vormde op mengsels zonder sporenelementen meer zijstelen, hetgeen op boriumgebrek zou kunnen duiden. Mengsel XV, samengesteld uit een sterk zure en een sterk basische ionenwisselaar, gaf zeer slechte groei, zoals in de inleidende proeven reeds was gebleken.

De resultaten van de planten op de overige mengsels zijn weergegeven in tabel 15. De potgrond bleek alleen voor erwten enigszins te voldoen. De transpiratie en het drooggewicht vertoonden bijna steeds dezelfde trend. De mengsels XI en XIII met zand als inert materiaal gaven behalve voor spinazie iets lagere opbrengsten dan de mengsels X en XII met agraperliet. Opmerkelijk is dat maïs op mengsel XVII bij de oogst op dag 14 de slechtste resultaten gaf en op dag 63 de beste, waarvoor geen verklaring gevonden werd; het is mogelijk dat dit het gevolg van een toevallige samenloop van omstandigheden was. Over het algemeen bleek mengsel XVII goed te voldoen, temeer daar geen van de planten op dit mengsel enig symptoom van fosfaatgebrek te zien gaf. De combinatie van een sterk basische en een zwak zure hars (mengsel XVI) gaf bij gerst iets betere resultaten. Het kleine volume groeimedium bleek duidelijk beperkend voor de groei. Ook de variëteiten van erwt en spinazie bleken minder geschikt voor de lange daglengte in de klimaatcellen.

De beoordeling van de gehalten aan voedingselementen, zoals die in tabel 15 zijn

Tabel 15. Vergelijking van de groei van vier plantensoorten, na 14, 21 en 63 dagen, op de mengsels van synthetische ionen-wisselaars X-XVII, zowel in voedingsoplossing (A) als in potgrond (B).

	Drooggewicht			Transpiratie			me.g ⁻¹ drooggewicht			Ca			Mg			N			P		
	(g)			(ml)			K														
Mengsel	14	21	63	14	21	63	14	21	63	14	21	63	14	21	63	14	21	63	14	21	63
<i>Zea mays</i>																					
X	.32	1.1	6.0	63	145	922	1.7	3.4	.55	.054	.24	.16	.14	.23	.24	2.7	3.8	1.4	.16	.17	.044
XI	.26	0.7	5.8	48	103	696	1.7	1.9	.53	.062	.15	.17	.16	.15	.23	2.1	2.4	1.2	.23	.12	.045
XII	.28	0.8	4.0	51	119	660	1.4	1.5	.79	.036	.08	.13	.11	.11	.17	2.2	1.7	1.6	.14	.10	.062
XIII	.18	0.6	4.7	39	93	632	1.7	1.7	.57	.048	.10	.14	.18	.11	.20	3.7	2.3	1.5	.24	.12	.058
XVI	.20	0.9	5.3	55	130	820	1.9	2.0	.86	.031	.07	.08	.13	.05	.08	3.3	2.1	1.2	.29	.19	.067
XVII	.14	0.6	10.1	29	88	1089	1.9	2.3	.59	.142	.32	.12	.24	.20	.13	3.9	3.3	1.1	.28	.26	.068
A	.07	0.4	5.0	24	82	563	1.0	0.5	.17	.263	.43	.17	.37	.43	.33	4.0	1.7	0.3	.29	.08	.030
B	1.	65.		135	5000		1.9	.36			.33	.20				3.2	1.0		.21	.050	
<i>Hordeum vulgare</i>																					
X	.11	.31	4.1	47	120	1176	2.1	2.4	1.1	.061	.18	.16	.10	.09	.17	3.8	3.3	1.7	.20	.17	.087
XI	.12	.29	3.1	45	106	918	2.0	2.2	1.4	.055	.18	.17	.10	.10	.21	3.6	3.2	1.7	.20	.15	.095
XII	.10	.22	3.6	39	95	1004	2.0	2.1	1.1	.096	.14	.11	.10	.09	.13	3.4	3.4	1.7	.20	.18	.100
XIII	.09	.30	3.0	42	101	831	1.9	2.3	1.0	.095	.16	.14	.11	.08	.17	3.8	3.3	1.7	.21	.17	.095
XVI	.07	.26	3.2	36	83	914	2.2	2.5	2.1	.075	.12	.13	.09	.06	.07	3.6	3.3	2.0	.29	.50	.130
XVII	.05	.14	2.7	24	57	874	2.1	2.2	1.8	.222	.36	.20	.19	.19	.19	3.9	3.6	2.5	.38	.57	.320
A	.09	.32	2.3	33	99	661	1.7	1.3	0.3	.438	.48	.15	.27	.23	.42	4.4	2.8	0.5	.16	.12	.069
B	1.0	60.		20	9500		1.2				.42				.37	2.2				.20	
<i>Pisum sativum</i>																					
X	.14	.31	3.1	44	111	1037	1.8	2.2	1.1	.27	.43	.39	.26	.26	.25	3.9	3.2	1.6	.24	.14	.062
XI	.13	.32	2.9	42	105	910	1.9	1.9	1.3	.22	.45	.58	.24	.22	.34	4.0	3.5	1.5	.24	.15	.072
XII	.16	.24	3.3	41	101	989	1.5	1.6	0.8	.14	.36	.29	.19	.17	.20	3.8	3.4	1.7	.21	.16	.078
XIII	.13	.30	2.9	40	96	863	1.7	1.8	0.9	.20	.32	.31	.22	.18	.21	3.7	3.7	1.6	.21	.17	.079
XVI	.10	.35	3.1	35	91	1027	1.7	3.1	1.5	.09	.27	.17	.15	.18	.11	4.2	3.2	1.5	.31	.21	.098
XVII	.16	.23	4.4	27	65	1020	2.2	2.4	1.5	.46	.72	.52	.29	.25	.34	3.8	3.0	1.8	.27	.18	.135
A	.12	.37	3.8	30	89	917	0.9	0.6	0.2	.81	1.28	.68	.34	.31	.31	4.1	2.2	1.7	.17	.10	.060
B	.50	30.		100	4800		0.6					.80			.16	1.3				.080	
<i>Spinacea oleracea</i>																					
X	.17	.71		17	52	493		4.2	2.9		.64	.93		.29	.67		3.0	3.3		.22	.21
XI	.04	.78		15	42	109		4.1	2.6		.65	.19		.40	.61		3.4	3.0		.29	.18
XII	.09	.52		16	45	115		3.8	3.0		.58	.74		.24	.65		3.2	3.7		.27	.31
XIII	.12	.60		19	46	385		3.3	2.7		.46	.74		.34	.63		2.9	3.5		.27	.26
XVI	.11	.81		19	41	456		4.0	3.3		.45	.32		.30	.65		3.2	2.5		.39	.26
XVII	.12	1.24		13	30	411		3.1	2.6		1.03	.60		.72	.71		2.7	3.2		.42	.27
A	.19	.61		11	43	312		1.5	0.5		.82	.92		1.36	1.37		3.5	1.1		.19	.20
B	.20	21.		80	3300			1.8				1.5			.90		2.9				.14

Mixture	14	21	63	14	21	63	14	21	63	14	21	63	14	21	63	14	21	63
Dry weight (g)																		
Transpiration (ml)																		
me.g ⁻¹ dry weight																		

Table 15. Comparison of growth of four plant species, after 14, 21 and 63 days, on synthetic ion-exchange resin mixtures X-XVII, nutrient solution (A) and potting soil (B).

gegeven, is moeilijk. Vaak wordt gevonden dat de gehalten (me.g^{-1} droge stof) afnemen naarmate de plant ouder wordt. Ook zijn de gehalten in goed groeiende planten meestal lager dan in slecht groeiende planten, behalve van dat element dat door de mate van beschikbaarheid de groei van de planten bepaalt. Over het algemeen werden alleen in de planten op de potgrond extreem lage gehalten aan K, N en P gevonden. De gehalten aan Ca en Mg waren duidelijk lager in de planten op mengsel XVI dan in de planten op de andere mengsels.

Uit de in deze paragraaf besproken resultaten kunnen de volgende conclusies getrokken worden:

- Een mengsel van sterk zure en sterk basische harsen is door een te geringe beschikbaarheid van de voedingselementen voor plantegroei minder geschikt
- Toediening van sporenelementen is noodzakelijk.

Op grond van de resultaten met de mengsels XVI en XVII werd een definitieve proef opgezet, waarin de hoeveelheid substraat per plant werd verhoogd. Dit experiment wordt in de volgende paragrafen besproken.

3.3.3.3 Materiaal en methoden

Allereerst werden de zwak zure kationen- en de zwak basische anionenwisselaars door percolatie met 1 N zoutzuur respectievelijk 1 N kaliumhydroxyde in de H- en OH-vorm gebracht. Vanwege de zwakke dissociatie van deze harsen is door percolatie met zouten een volledige verzadiging nauwelijks te bereiken. Dit bleek wel mogelijk door zuren en basen te gebruiken voor de verzadiging. Hiertoe werden hoeveelheden anionenwisselaar gepercoleerd met een drievoudige overmaat van respectievelijk 1 N zwavelzuur, 1 N fosforzuur en 1 N salpeterzuur. De kalium-hars werd bereid door kationenwisselaar in H^+ -vorm te percoleren met een drievoudige overmaat van een 1 N kaliumhydroxyde-oplossing. De magnesium- en calciumharsen werden tenslotte verzadigd door de kationenhars gedurende 24 uur in evenwicht te laten komen met suspensies van calcium- en magnesiumhydroxide, welke 10% overmaat aan calcium resp. magnesium bevatten.

De harsen met spoorelementen werden bereid door hoeveelheden anionen- en kationenharsen in OH- en H-vorm met telkens één element te verzadigen. Dit gebeurde door drie-maal een verse oplossing of suspensie met een kleine overmaat van het betreffende spoor-element in evenwicht te brengen met een hoeveelheid hars.

Na de verzadiging werden de harsen met gedemineraliseerd water gespoeld tot geen verschil in pH meer viel waar te nemen tussen het in- en het uitstromende water.

Bij het mengen werd begonnen met de harsen van de elementen waar kleine hoeveelheden van nodig waren (dus allereerst de spoorelementen). Na iedere nieuwe toevoeging werd langdurig geroerd. Als laatste werd met agraperliet of met zilverzand aangevuld tot het vereiste volume, waarna weer grondig werd gemengd.

Bij de samenstelling van de nieuwe mengsels (XIX-XXIV) werd uitgegaan van de agraperliet-bevattende mengsels XVI en XVII waarmee in de vorige proef goede resultaten waren verkregen. De mengsels XIX, XX en XXI werden met agraperliet bereid, terwijl ter vergelijking in de mengsels XXII, XXIII en XXIV zilverzand het inerte materiaal was. De samenstelling van deze mengsels is in tabel 16 gegeven.

Tabel 16. Samenstelling van de harsmengsels gebruikt voor het slot experiment.

Mengsel	Harstype (zie tabel 13)	Inert materiaal	Samenstelling (me. l ⁻¹ mengsel)						pH
			Ca	Mg	K	NO ₃	SO ₄	H ₂ PO ₄	
XIX	Aw! + Bs	agraperlite	260	30	40	120	30	20	6.9
XX	Aw! + Bw	"	260	30	40	120	30	20	6.4
XXI ¹	Aw! + Bw + Bs	"	260	30	40	120	30	20	6.3
XXII	Aw! + Bs	zilverzand	260	30	40	120	30	20	7.3
XXIII	Aw! + Bw	"	260	30	40	120	30	20	6.8
XXIV ¹	Aw! + Bw + Bs	"	260	30	40	120	30	20	6.7
Mixture	Resin types (see table 13)	Inert material	Composition (me. l ⁻¹ mixture)						pH

¹. 70% van de anionen geadsorbeerd aan zwak basische harsen (Bw) en 30% van de anionen aan sterk basische harsen (Bs).

70% of the anions adsorbed onto weak basic exchangers (Bw) and 30% of the anions onto strong basic exchangers (Bs).

Table 16. Composition of the resin mixtures used for the final experiment.

Plastic potten van één liter inhoud (diameter 8-9 cm en hoogte 18 cm) werden gevuld met de harsmengsels. In de bodem waren gaten voor de watervoorziening gemaakt, welke met watten werden afgedekt. De potten werden ieder in een plastic koelkastdoos van één liter geplaatst. Aan deze dozen werd water toegevoegd tot 12 cm onder het niveau van het groeimedium in de bekertjes bij de mengsels met agraperliet en tot 15 cm onder het niveau bij de mengsels met zilverzand. Op elke pot werd een kiemplant maïs van 7 dagen gepoot, waarna het groeimedium werd afgedekt met een dun laagje grind om de evaporatie tegen te gaan. Het waterverbruik in iedere pot werd bijgehouden evenals dat in een paar potten zonder plant.

Per harsmengsel werden 40 potten gevuld (+ 2 potten zonder plant als blanco), verdeeld in vier groepen van 10 potten. Voor de zes harsmengsels XIX-XXIV (samenstelling zie tabel 16) leverde dit vier groepen met 6 x 10 potten. Per groep konden dus van ieder harsmengsel 10 planten geoogst worden. Deze werden verdeeld over drie oogstdata (als A1, A2 en A3 aangegeven), waarop telkens 2 planten geoogst werden, en vier oogstdata (B1, B2, B3 en B4), waarop telkens 1 plant geoogst werd. Door loting werden in iedere groep voor iedere oogstdatum aan elk harsmengsel één of twee nummers van 1-60 toegewezen (voor iedere oogstdatum A twee nummers en voor iedere oogstdatum B één nummer). Als voorbeeld wordt in tabel 17 de verdeling van de nummers in groep 3 over de oogstdata weergegeven. Voor de andere groepen is de verdeling van nummers anders, daar voor iedere groep op nieuw geloot werd. Om de invloed van de plaats in de klimaatcel op de groei te verminderen, werden de potten op draaitafels geplaatst. De draaitafels waren te klein om alle potten van één groep te bevatten, bovendien werd tijdens de groei de behoefte van maïs aan ruimte steeds groter. Daarom werden de vier groepen ieder op één draaitafel geplaatst, maar de potten voor de eerstvolgende oogst stonden steeds bij elkaar op een vijfde draaitafel. Op de tafels stonden de potten in volgorde van nummering 1-60. Op deze wijze konden de invloeden van de harsmengsels op de groei van de planten statistisch gescheiden worden van die welke mogelijkwerwijs veroorzaakt werden door de verschillen in standplaats van de cel.

Tabel 17. Verdeling van potnummers 1-60 over mengsels en oogstdata A en B voor groep 3.

Mengsel	Oogst						
	A1	A2	A3	B1	B2	B3	B4
IXX	54/56	3/14	1/13	47	26	48	11
XX	39/60	29/52	7/10	28	6	38	37
XXI	19/50	8/59	32/36	21	5	40	53
XXII	4/23	9/15	42/44	51	46	27	20
XXIII	17/22	2/34	41/57	55	30	58	12
XXIV	16/35	25/33	43/49	45	24	18	31
Mixture	Harvest						

Table 17. Distribution of the pot numbers 1-60 over mixtures and over harvests for group 3.

Via glasfilters en glazen capillairen werd de mogelijkheid geschapen uit een aantal potten de evenwichtsooplossing af te zuigen. Deze filters en capillairen werden, vóór het planten, juist boven de waterspiegel in de harsmengsels geplaatst. Uit twee potten per harsmengsel was de afzuiging continu met een snelheid van ongeveer 2 ml per 24 uur. Uit een aantal overige potten werd eens per week met het vacuum van een waterstraalpomp in 10-15 min ongeveer 20 ml vocht afgetapt.

Van de helft van de geoogste planten werden de wortels direct uitgewassen en geanalyseerd. De andere potten werden, nadat het bovengrondse deel van de planten was afgesneden, in een diepvrieskist geplaatst. Na afloop van de gehele proef werden deze potten één voor één ontdooid. Na ontdooiing werd eerst één liter gedemineraliseerd water doorgespoeld en opgevangen. Daarna werd gespoeld met een halve liter 4 N zoutzuur, waarna werd uitgewassen met een halve liter gedemineraliseerd water. Deze beide laatste hoeveelheden werden samen opgevangen, aangevuld tot precies één liter en gehomogeniseerd. Ook het eerste water-percolaat werd op precies één liter gebracht en gemengd. Bij het uitspoelen met 4 N zoutzuur kan maximaal de hoeveelheid ionen die in de wortels aanwezig is (ten hoogste 20% van de hoeveelheden in de totale plant) mee zijn uitgewassen met de ionen die aan de harsen achtergebleven. In het water- en in het zoutzuur-percolaat werden K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} en $H_2PO_4^-$ bepaald, zoals in paragraaf 3.2 is aangegeven.

3.3.3.4 Resultaten en discussie

Reeds na een paar weken bleek de maïs op de mengsels XIX en XXII (samengesteld uit zwak zure en sterk basische ionenwisselaars) veel slechter te groeien dan op de overige mengsels. Daarom werd besloten de proef alleen met de mengsels XX, XXI, XXIII en XXIV voort te zetten. Van de maïs geteeld op deze mengsels worden in fig. 19 a,b en c de gegevens omtrent drooggewicht, bladoppervlak en transpiratie op de verschillende oogstdata grafisch weergegeven. Uit deze figuren blijkt dat mengsel XX over het algemeen gedurende de hele groei de beste en mengsel XXIV de slechtste resultaten heeft gegeven. Hieruit kan geconcludeerd worden dat vervanging van een deel van de zwak basische anionen-hars door sterk basische hars voor maïs geen voordelen biedt. Evenmin biedt zilverzand als inert materiaal voordelen boven agraperliet.

Van de waarnemingen verricht op die dagen waarop acht planten werden geoogst

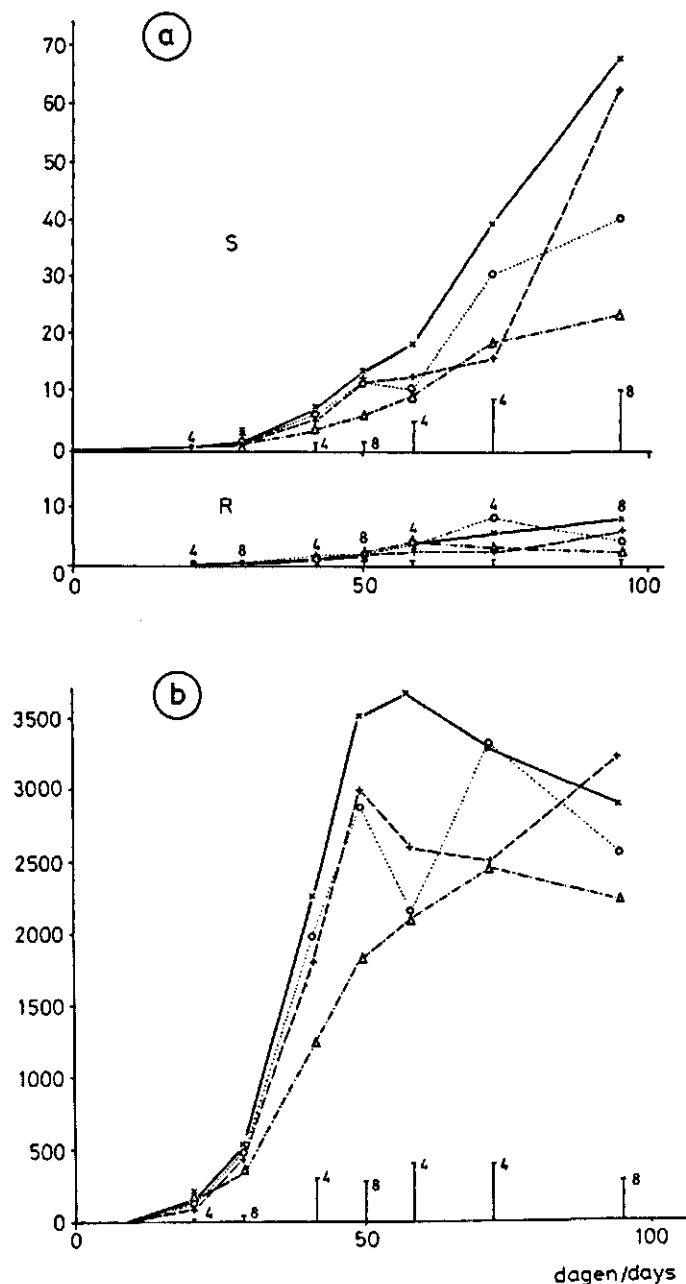


Fig. 19. Resultaten van experimenten met maïs op de harsmengsels XX (x), XXI (+), XXIII (0) en XXIV (Δ). (S = bovengrondse delen, R = wortels, de verticale lijnen geven de standaardafwijking van het gemiddelde per getekend symbool weer, waarbij werd aangenomen dat de standaardafwijking voor alle behandelingen dezelfde was, de getallen bij deze lijnen geven het aantal waarnemingen waarop een getekend symbool berust.) a: Verloop van het drooggewicht (ordinaat in g.plant⁻¹), b: Bladoppervlak (ordinaat in cm².plant⁻¹), c: Transpiratiesnelheid (ordinaat in ml.d⁻¹.plant⁻¹), d: Vochtgehalte (ordinaat in ml.g⁻¹), e: Concentraties van voedingselementen, in me.g⁻¹ droge stof, links; in me.plant⁻¹ verdeeld over bovengronds en wortels, midden; in me.plant⁻¹ voor de totale plant, rechts.

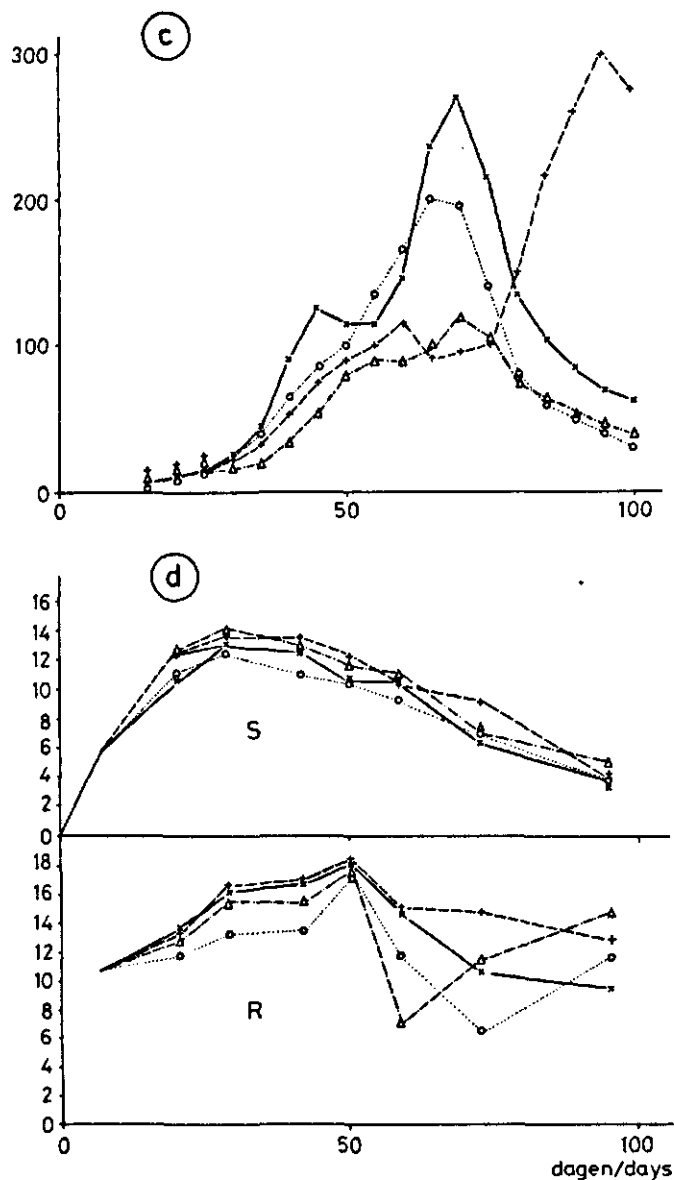
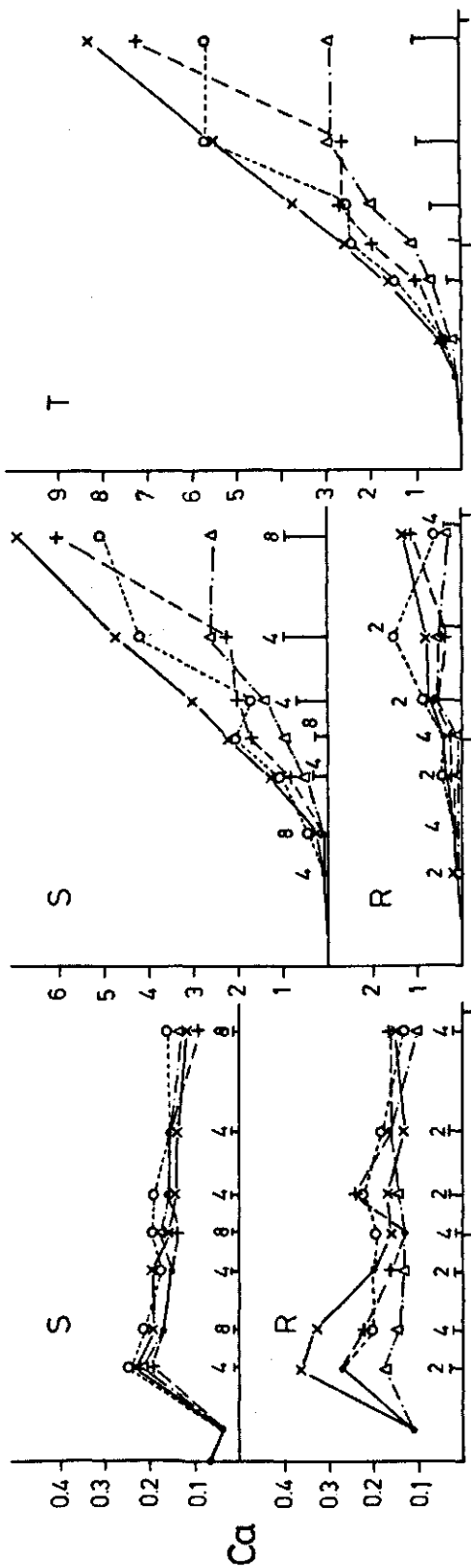
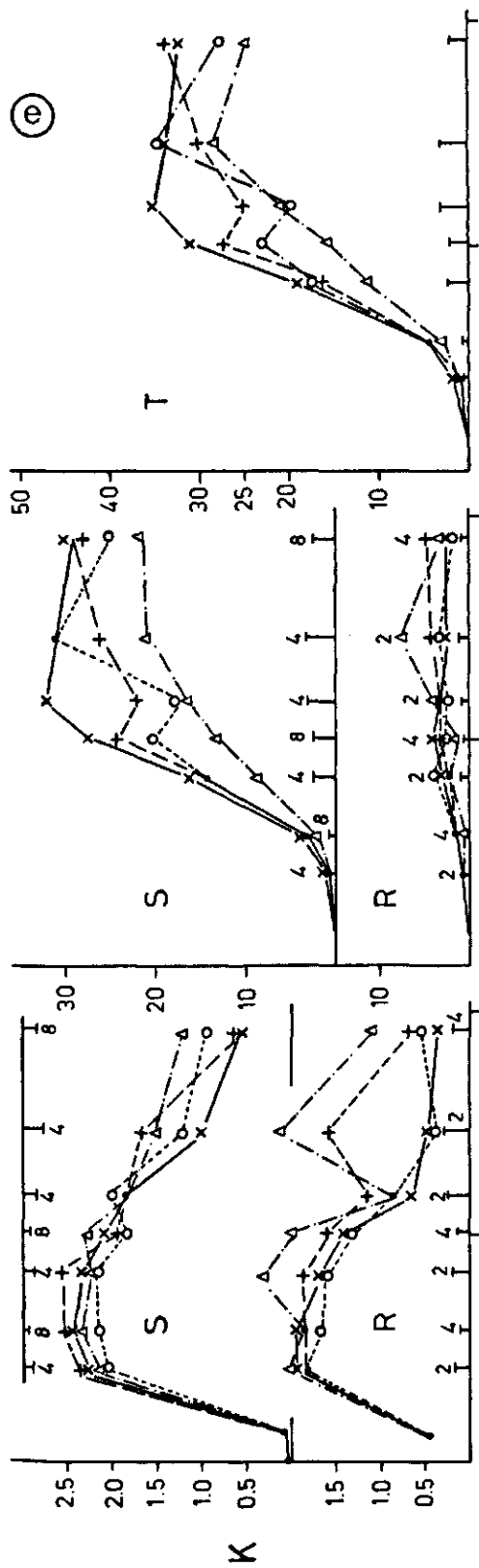
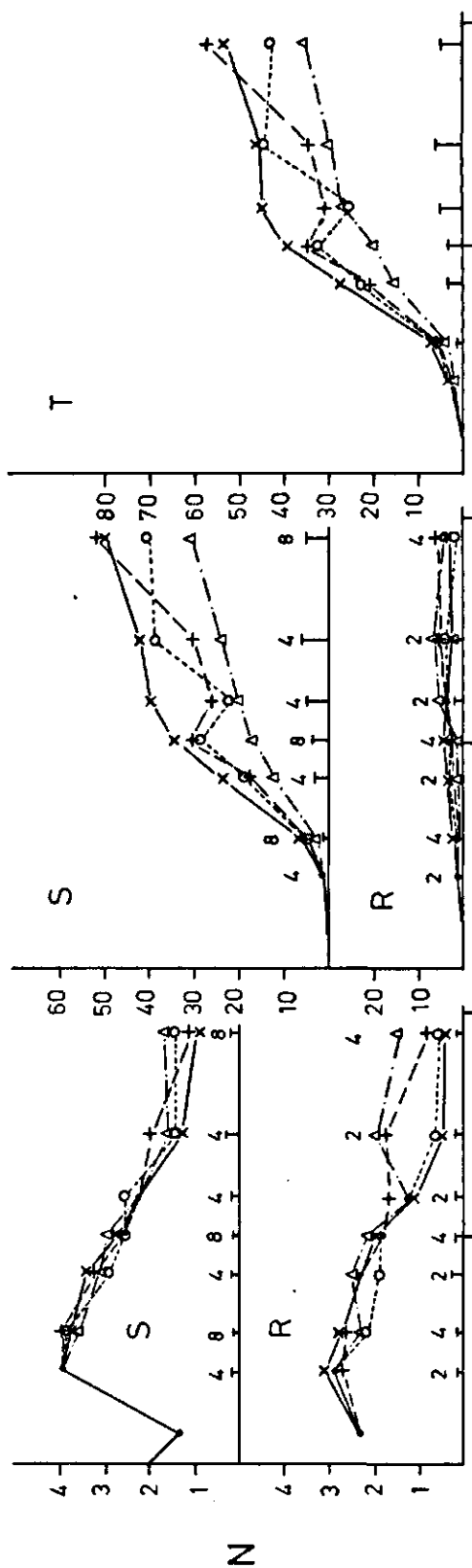
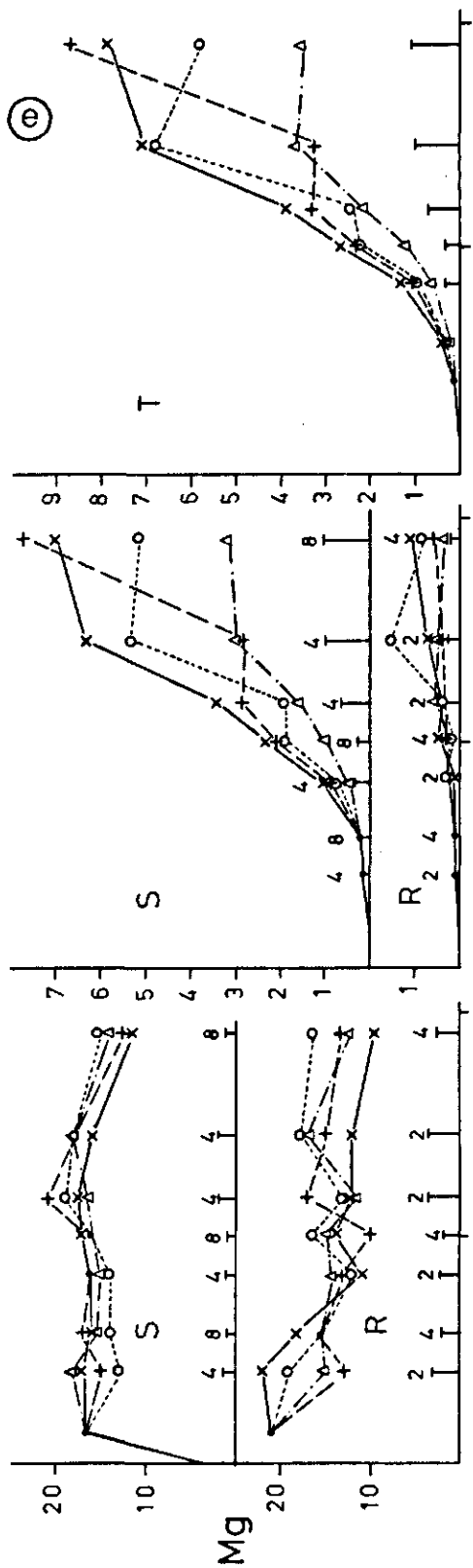
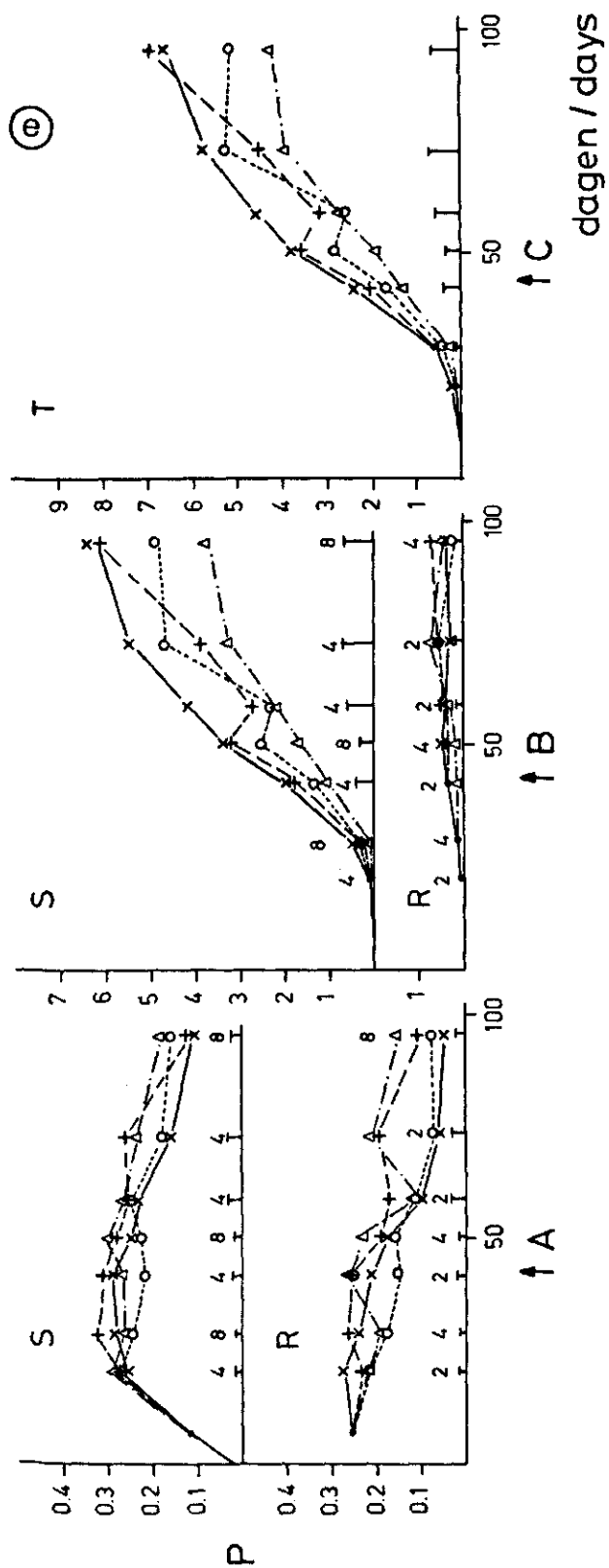


Fig. 19. Results of experiments with maize on the resin mixtures XX (x), XXI (+), XXIII (O) and XXIV (Δ). (S = shoot, R = root, the vertical bars indicate the standard deviation of the mean per drawn symbol, the standard deviation is supposed to be the same for all treatments, the numbers beside the bars are the numbers of observations on which one drawn symbol is based.) a: Course of dry weight (ordinate in g.plant^{-1}), b: Leaf area (ordinate in $\text{cm}^2.\text{plant}^{-1}$), c: Transpiration rate (ordinate in $\text{ml.d}^{-1}.\text{plant}^{-1}$), d: Water content (ordinate in ml.g^{-1}), e: Concentrations of nutrients, in me.g^{-1} dry matter, on the left; in me.plant^{-1} for shoot and roots, in the middle; in me.plant^{-1} for the total plant, on the right.







(oogstnummers A), werd door IWIS-TNO een variantie-analyse uitgevoerd. In tabel 18 worden voor waarnemingen op 29, 50 en 95 dagen na het zaaien de effecten van de harsen, van het inerte materiaal en hun interacties vergeleken. In deze tabel wordt de grootte van de kans aangegeven dat deze effecten aan het toeval te wijten zouden zijn. Bij de oogst op de 29ste dag was de invloed van de harsen het grootst (d.w.z. de kans dat dit effect toevallig was, was het kleinst). Op de 50ste dag was de invloed van het inerte materiaal ongeveer even groot als die van de harsen, en na 95 dagen was het grootste effect aan het inerte materiaal toe te schrijven. Alleen het drooggewicht van de wortels scheen meer van de gebruikte harsen af te hangen dan van het inerte materiaal.

In fig. 19d en 19e worden de gehalten aan water en aan K, Ca, Mg, N en P in de maïs op de mengsels XX, XXI, XXIII en XXIV gegeven als functie van de leeftijd van de planten. Een beoordeling van de bruikbaarheid van de harsmengsels aan de hand van gehalten aan voedingsstoffen in maïs is moeilijk. Een lagere concentratie van een element in de plant kan veroorzaakt zijn door een lagere beschikbaarheid van dat element in het groeimedium, maar ook door een snellere groei van de plant op dat medium in vergelijking met een plant op een ander medium.

De invloed van het inerte materiaal doet zich waarschijnlijk vooral gelden via gas- en waterhuishouding in de groeimedia. In de mengsels met zilverzand is het volumepercentage vaste stof 49, terwijl dit voor die met agraperliet 10% is. Daardoor bevat agraperliet in vergelijking met zilverzand bij alle vochtspanningen meer lucht (zie fig. 20).

Over het algemeen zullen echter bij de gevolgde teeltmethode noch de aëratie noch de vochtvoorziening limiterend geweest zijn. Wortels van geoogste planten vertoonden nooit verschijnselen van zuurstofgebrek en het waterverbruik per dag was zelden hoger dan 250 ml van de meer dan 400 ml beschikbaar water.

Tabel 18. Toetsing van de kansen dat de effecten van harsen, inert materiaal en de interacties tussen beide op de groei van de maïs aan het toeval kunnen worden toegeschreven.

Gemeten variabele	Aantal dagen na zaaien	P-waarden voor effecten veroorzaakt door		
		harsen	inert materiaal	interactie
Drooggewicht bovengronds	29	0.00	0.16	0.88
Dry weight shoot	50/51	0.02	0.02	0.20
	95/96	0.32	0.00	0.58
Bladoppervlak	29	0.02	0.15	0.83
Leaf area	50/51	0.01	0.00	0.35
	95/96	0.91	0.02	0.21
Totale transpiratie	29	-	-	-
Total transpiration	50/51	0.06	0.01	0.04
	95/96	0.25	0.01	0.33
Drooggewicht wortels	29	0.02	0.46	0.09
Dry weight roots	50/51	0.01	0.01	0.05
	95/96	0.02	0.14	0.20
Measured variable	Number of days after sowing	resins	inert material	interaction
		P values for effects caused by		

Table 18. Testing the probability that the effects of resin, inert material and interactions between both on the growth of the maize could be ascribed to chance.

Fig. 20. Verdeling (ordinaat in % v/v) van de vaste (XXXX), vloeibare (XXXX) en gasfase () in de harsmengsels met agraperliet (XX en XXI (a)) en in de harsmengsels met zilverzand (XXIII en XXIV (b)) als functie van de vochtspanning (abscis in $H_2O = 100$ Pa).

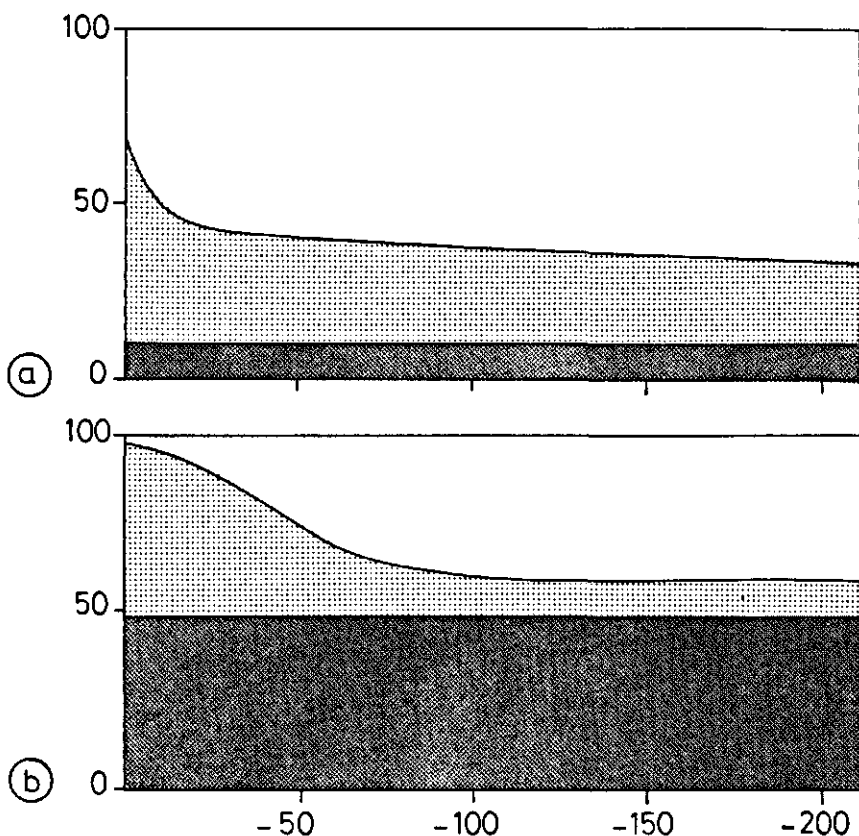


Fig. 20. Volumetric distribution (ordinate in % v/v) of the solid (XXXX), liquid (XXXX) and gas phase () in the resin mixtures with agraperlite (XX and XXI (a)) and in the resin mixtures with silver sand (XXIII and XXIV (b)) as a function of the moisture tension (abscissa in $cm H_2O = 100$ Pa).

Bijna steeds waren in deze proef de verschillen tussen de waarnemingen binnen een behandeling groter dan verschillen tussen behandelingen. Dit blijkt duidelijk uit de variantie-coëfficiënten in tabel 19, welke bij de variantie-analyse uit de resttermen berekend werden. Dat een aantal effecten ten gevolge van behandelingen (tabel 18) toch significant waren, komt doordat het aantal herhalingen in de proef relatief groot was. Evenals bij de proef met voedingsoplossingen (paragraaf 3.3.1) zou ook hier gedacht kunnen worden aan de mogelijkheid dat verschillen in windsnelheden verantwoordelijk zijn geweest voor de grote mate van variabiliteit binnen behandelingen.

Uit de variantieanalyse bleek dat verschillen tussen groepen (groepen zijn min of meer synoniem met plaats, zie paragraaf 3.3.3.3) alleen significant waren bij de oogst op dag 50 ($p = 0,02$). Op dag 95 was alleen de transpiratie nog significant verschillend tussen de groepen ($p = 0,05$). Verschillen in groei werden dus waarschijnlijk niet alleen veroorzaakt door verschillen in windsnelheid. Het feit dat niet alle potten evenveel

Tabel 19. De variantiecoëfficiënten van de verschillende gemeten variabelen op de 3 oogstdata (berekend uit de resttermen van de variantie analyses).

Gemeten variabele	Aantal dagen na zaaien		
	29	50/51	95/96
Droog gewicht bovengronds Dry weight shoot	26	38	62
Bladoppervlak Leaf area	24	28	27
Totale transpiratie Total transpiration	-	26	36
Drooggewicht wortels Dry weight roots	26	29	58
Concentratie bovengronds/concentration in shoot (me.g^{-1})			
K	5	11	52
Ca	11	20	31
Mg	16	13	23
N	7	8	42
P	11	15	43
Concentratie in wortels/concentration in roots (me.g^{-1})			
K	11	17	58
Ca	16	14	27
Mg	24	23	37
N	7	15	33
P	9	13	47
Totaal bovengronds/total in shoot (me)			
K	26	29	22
Ca	22	39	51
Mg	25	43	50
N	26	32	30
P	24	30	32
Totaal in wortels/total in roots (me)			
K	26	20	38
Ca	25	31	85
Mg	21	33	58
N	23	18	33
P	22	26	24
	29	50/51	95/96
Measured variable	Number of days after sowing		

Table 19. The coefficients of variation of the different variables measured on the three dates of harvest (calculated from the rest terms of the variance analysis).

voedingsionen bevatten kan ook een rol gespeeld hebben. Door de hoeveelheden ionen in de planten op te tellen bij de hoeveelheden in de potten die niet opgenomen waren, werd een indruk verkregen van de variabiliteit tussen de hoeveelheden voedingsstoffen in potten met eenzelfde behandeling. Van 22 potten met mengsel XX bleek dat de variantiecoëfficiënt voor kalium 15% bedroeg, voor calcium 14%, voor magnesium 15% en voor fosfaat 35%. Voor mengsel XXIII waren deze waarden respectievelijk 14%, 7%, 7% en 26%.

Fig. 21a geeft de procentuele verdeling van de verschillende voedingselementen over de oplossing, de hars en de plant op verschillende tijdstippen van het groeiproces van de maïs. Van kalium en fosfaat was aan het einde van de proef het grootste deel door de

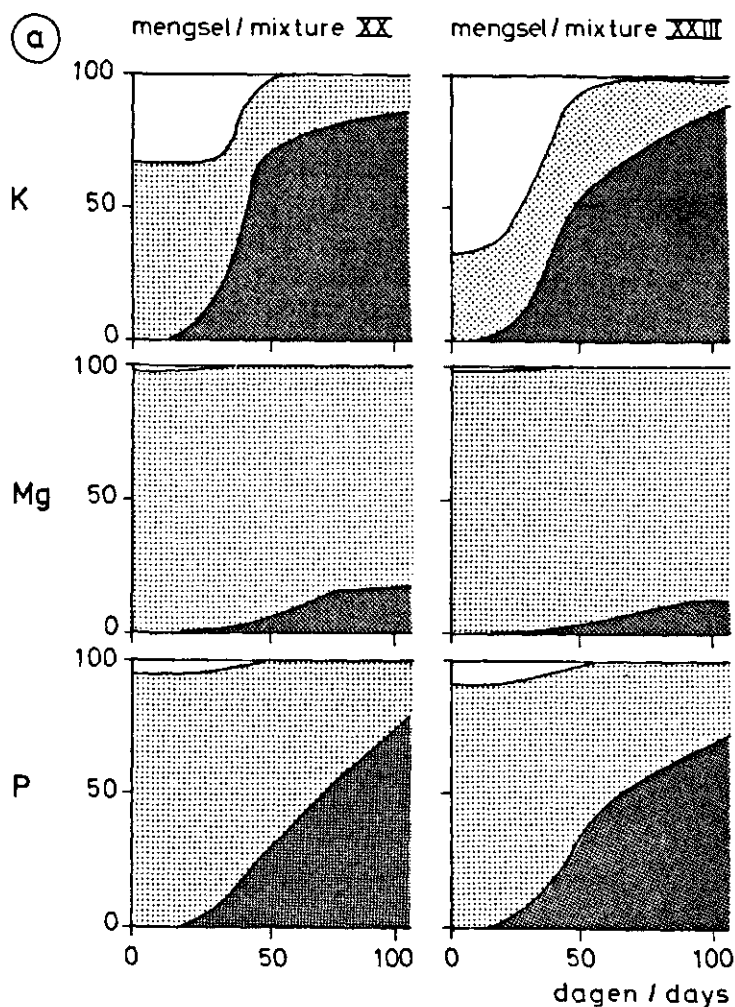


Fig. 21. a: Verloop van de procentuele verdeling (ordinaat in % v/v) van K^+ , Mg^{2+} en $H_2PO_4^-$ over oplossing (), hars () en plant () tijdens de groei van maïs op mengsel XX (links) en XXIII (rechts), b: Het verloop van de K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} en $H_2PO_4^-$ concentraties (ordinaat in me. ml^{-1}) in de evenwichtsoplossingen van de mengsels XX en XXIII gedurende de groei van maïs.

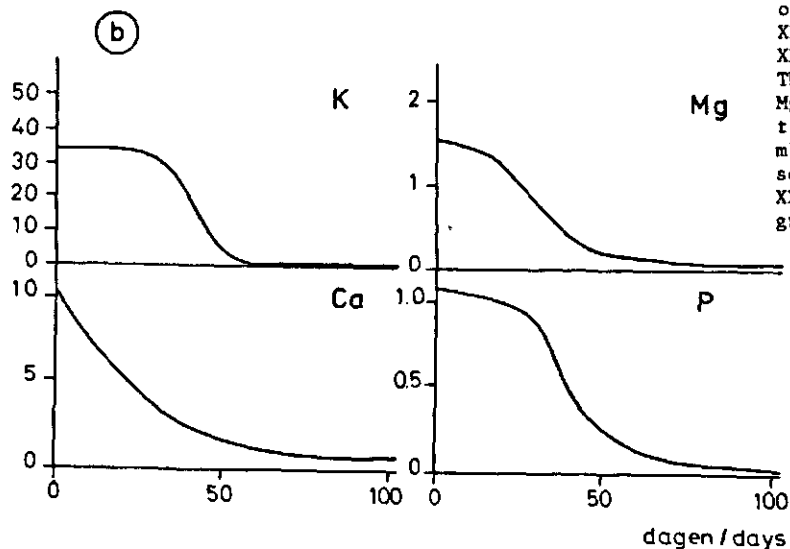


Fig. 21. a: Percentage distribution (ordinate in % v/v) of K^+ , Mg^{2+} and $H_2PO_4^-$ over solution (), resin () and plant () during the growth of maize on the mixtures XX (on the left) and XXIII (on the right), b: The change in K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} and $H_2PO_4^-$ concentrations (ordinate in me. ml^{-1}) in the equilibrium solution of the mixtures XX and XXIII during the growth of maize.

plant opgenomen. Bij magnesium bedroeg dit omstreeks 15% en calcium was slechts voor minder dan 3% opgenomen. Voor de calciumopname is dan ook geen figuur gegeven. Hoewel de hoeveelheid door de maïs opgenomen calcium procentueel gezien zeer klein was, liep toch de calciumconcentratie in de evenwichtsoptlossing (fig. 21b) sterk terug. Dit zou verklaard kunnen worden uit het feit dat het calcium in de evenwichtsoptlossing snel uitgeput raakte en mogelijkwijs de nalevering van de hars niet groot was. De percentages kalium, magnesium en fosfaat in de oplossingen zijn berekend uit de gemeten concentraties in de evenwichtsoptlossingen, welke afgezogen waren. Fig. 21b bevat gegevens over het verloop van de concentraties van K, Ca, Mg en P in de evenwichtsoptlossingen van de mengsels XX en XXIII. In de figuur zijn alleen de concentraties in de langzaam (2 ml per 24 uur) afgezogen oplossingen opgenomen. De snel (20 ml in 10-15 min) afgezogen oplossingen gaven gehalten te zien die tussen de waarden op dag 0 en de gehalten in de langzaam afgezogen oplossingen lagen. Deze gehalten varieerden echter sterk. De concentraties aan voedingsionen in de evenwichtsoptlossing waren gedurende de eerste helft van de proef steeds hoger dan die in een Hoagland-Arnon-I-voedingsoplossing. In de tweede helft van de proef waren ze daarentegen lager. Mogelijk zijn daardoor de gehalten vooral van kalium en fosfaat in het groeimedium tegen het einde van de proef te laag geweest, hoewel dit niet tot uitdrukking kwam in de gehalten in de maïs welke na analyse gevonden werden.

De pH in de evenwichtsoptlossingen was in het begin 6,4 voor de mengsels XX en XXI en 6,7 voor de mengsels XXIII en XXIV. Tijdens de groei van de maïs varieerde de pH tussen 7 en 8.

3.4 DISCUSSIE VAN DE GEZAMENLIJKE PROEVEN

Uit gegevens verzameld door Arnon (1975) kan afgeleid worden dat het drooggewicht van één maïsplant na 90-100 dagen 300-400 g kan bedragen. Bij de maïs op voedingsoplossing in de klimaatcel werd door mij 140-200 g droge stof per plant gevonden. Op de harsmengsels varieerde het gemiddelde per mengsel van 25-70 g, terwijl de kleinste afzonderlijke planten minder dan 10 g wogen en de grootste 130 g.

Arnon (1975) vermeldde bladoppervlakken van 4000-8000 cm² per plant. De waarden op voedingsoplossing bij de hiervoor beschreven experimenten bedroegen 3000-4500 cm² en de gemiddelde waarden per harsmengsel 2200-3200 cm². Het bladoppervlak van de afzonderlijke planten op hars varieerde van 1300-4800 cm².

Over het algemeen was dus de groei van maïs in de klimaatcel minder dan de groei die in het veld gevonden kan worden. Veronderstelt men dat de groei van maïs voornamelijk bepaald werd door de lichtintensiteit (welke in de cel ruwweg de helft bedroeg van die tijdens het groeiseizoen buiten) en dat het licht in de cel met dezelfde efficiëntie als buiten benut werd, dan zou men kunnen verwachten dat een maïsplant in de cel na 100 dagen 150-200 g drooggewicht zou bevatten. Dit werd op voedingsoplossingen inderdaad gevonden. Op de harsmengsels groeiden maïsplanten niet zo goed als op een Hoagland-Arnon-voedingsoplossing in grof zand, hoewel enkele afzonderlijke planten op hars zeer goed groeiden.

In tabel 20 worden de hoogste en laagste concentraties van voedingsstoffen die in de afzonderlijke planten gevonden werden vergeleken met gegevens uit de literatuur. De laagste concentraties werden steeds aan het einde van iedere proef gevonden, wanneer de

Tabel 20. De in de eigen proeven gevonden hoogste en laagste gehalten (me.g^{-1} droge stof) aan voedingselementen in maïs en enkele gehalten vermeld in de literatuur.

	K	Ca	Mg	N	P
<i>Experimenten/experiments</i>					
voedingsoplossing/nutrient solution	1.56 0.27	0.41 0.11	0.35 0.11	3.33 0.95	0.21 0.05
harsmengsel/resin mixture					
XX	2.47 0.27	0.24 0.08	0.23 0.09	4.1 0.4	0.31 0.06
XXI	2.79 0.19	0.25 0.09	0.24 0.11	4.1 0.4	0.36 0.05
XXIII	2.53 0.35	0.27 0.09	0.26 0.09	4.2 0.6	0.36 0.10
XXIV	2.62 0.41	0.23 0.08	0.25 0.12	4.0 0.8	0.36 0.10
<i>Literatuur/literature</i>					
Arnon 1975	1.0 0.2 0.4 a	0.44 0.10 0.10 a	0.47 0.06 0.10 a	2.1 0.4 2.0 a	0.16 0.03 0.11 a
SSSA 1967	0.44~ 0.58 b	0.05~ 0.13 b	0.09~ 0.17 b	1.97~ 2.50 b	0.08~ 0.13 b

a. Optimale gehalten bij het zichtbaar worden van de stempels/optimal contents at silking
b. Drempelwaarden in het kolflblad/critical contents of the ear leaf.

Table 20. Highest and lowest contents (me.g^{-1} dry matter) of nutrients found in maize in the present experiments and some contents found in literature.

planten 80-90 dagen oud waren; de hoogste in de eerste helft.

De gehalten in het kolflblad ('ear leaf') in tabel 20 zijn gehalten in jong weefsel. Dit houdt in dat vooral de vermelde gehalten aan stikstof, maar ook die aan andere elementen, relatief hoog zijn. Gehalten welke representatief zijn voor de gehele plant kunnen dan ook alleen maar met gehalten in het kolflblad vergeleken worden, indien deze gehele plant op het moment van oogsten nog jong was.

Uit tabel 20 blijkt dus dat noch bij de proef met voedseloplossing, noch bij die met de harsmengsels XX, XXI, XXIII en XXIV sprake kan zijn geweest van gebrek aan K, Ca, Mg, N of P.

De grote variabiliteit tussen planten die eenzelfde behandeling ondergingen vormde zowel op voedingsoplossingen als op harsmengsels een groot probleem. Verschillen in groei tussen gelijkbehandelde planten in de klimaatcel kunnen tenslotte ontstaan zijn doordat:

- Het klimaat in de cellen niet overal en steeds hetzelfde was
- De fysische eigenschappen, zoals de doorwortelbaarheid, gas- en waterhuishouding niet in alle vergelijkbare groeimedia gelijk waren (bij de harsen kan dit bijvoorbeeld veroorzaakt zijn doordat bij het vullen van de potten verschillen in dichtheid van de harsmengsels tussen potten ontstonden)
- Soms misschien te weinig spoorelementen beschikbaar waren (verschijnselen die op licht ijzergebrek konden duiden, kwamen soms voor)
- De verhoudingen tussen de voedingselementen niet steeds optimaal waren, zonder dat dit

tot uitdrukking kwam in een duidelijk gebrek.

De laatste drie factoren kunnen mede veroorzaakt zijn door onvoldoende homogeniseren van de harsmengsels voordat de potten gevuld werden.

Over het algemeen kan geconcludeerd worden dat harsmengsel XX zeker geschikt is voor proeven met maïs gedurende langere tijd. In kleine, hier niet verder beschreven proeven bleken ook de tuinboon (*Vicia faba* L.) en de tomaat (*Lycopersicon esculentum* Mill.) op harsmengsel XX goed te groeien. Het strekt tot aanbeveling nader onderzoek te verrichten naar:

- Een goede homogenisatie van het harsmengsel
- Een juiste dosering van spoorelementen
- Een methode voor het vullen van de plantepotten, zodanig dat de fysische eigenschappen van de groeimedia steeds constant zijn.

4 Simulatiemodellen

4.1 INLEIDING

4.1.1 Systemen

Een definitie van een systeem kan zijn: een systeem is een begreemd deel van de werkelijkheid dat voor onderzoek van een omgeving afgezonderd kan worden gedacht. Relaties tussen systeem en omgeving worden door ingangs- en uitgangsgrootheden verzorgd. Een systeem kan bestaan uit subsystemen, die met hun omgeving en onderling relaties hebben. Zij bepalen de structuur van een systeem (Verhagen, 1975).

Het doel van het onderzoek bepaalt waar de grenzen van het systeem gekozen worden:

- Wil men de samenstelling van de bodemoplossing en het transport door de bodem bestuderen in verband met mogelijke verontreiniging van het grondwater, dan kiest men waarschijnlijk de ruimtelijke grenzen als volgt: (1) het bodemoppervlak is de bovenste grens, ingaande grootheden zijn opgebrachte stoffen en water, een uitgaande is evaporatie wanneer geen planten aanwezig zijn; (2) als benedengrens kan men de diepte waar geen veranderingen meer optreden of het grondwaterniveau kiezen.
- Wil men echter de samenstelling van de bodemoplossing en het transport door de bodem bestuderen in verband met de plantevoeding, dan heeft men o.a. de volgende mogelijkheden: (1) aan de kant van de plant kan men de grens bij de wortelwand, bij het xyleem of bij de cuticula van het blad leggen, in- en uitgaande grootheden zijn dan niet steeds dezelfde; (2) de grens in de bodem kan men daar leggen waar geen transport meer is, bij het grondwater of tot waar de onderste wortels komen. Anderzijds kan men bij de bestudering van de plantevoeding ook één wortel met daaromheen een cylinder grond als systeem kiezen.

Het doel van het onderzoek bepaalt veelal de subsystemen waarin het systeem wordt verdeeld.

In de bovengenoemde voorbeelden kan men de bodemoplossing, het adsorptiecomplex van de bodem en eventueel neergeslagen zouten als subsysteem kiezen.

4.1.2 Systemen en modellen

Zodra een plan opgevat wordt een systeem te onderzoeken, heeft men reeds een voorstelling (model) van dat systeem. Door het systeem te observeren, te meten, door er zo mogelijk mee te experimenteren, door het te beschrijven en door het systeem te berekenen, kan het model verbeterd worden.

Er zijn verschillende vormen van modellen mogelijk. Een indeling op grond van het doel van het model kan zijn: beschrijvende, analytische, verklarende en voorspellende

modellen, waartussen de grenzen, indien al aanwezig, vaag zijn.

- Een *beschrijvend model* kan bijvoorbeeld de morfologie van het wortelstelsel en van de bodem weergeven.
- Een *analytisch* en/of *verklarend model* geeft het verband tussen processen en de drijvende krachten van de processen weer.
- Een *voorspellend model* tracht aan te geven wat er onder bepaalde omstandigheden kan gebeuren of wat het effect van een bepaalde ingreep is.

Een andere indeling onderscheidt schaalmodellen, analoge modellen, wiskundige modellen en numerieke modellen.

- *Schaalmodellen* zijn afbeeldingen van een systeem op kleinere of grotere schaal dan de werkelijkheid. Een schaalmodel van een wortelstelsel kan slechts de morfologie ervan beschrijven. Het is niet waarschijnlijk dat men, gezien de huidige kennis, in de naaste toekomst een schaalmodel kan construeren dat de fysiologische processen van wortels nabootst. Vloeistoftransport door de grond kan wel zeer vereenvoudigd met behulp van schaalmodellen bestudeerd worden.
- *Analoge modellen* vervangen bijvoorbeeld het werkelijke proces door andere processen welke veel gelijkenis vertonen, maar welke via een model gemakkelijker, goedkoper en sneller zijn te bestuderen en eventueel te beïnvloeden. De meeste grondanalyses voor bemestingsadviezen zijn gebaseerd op een proces waarvan men veronderstelt dat het de opname van voedingsstoffen door planten beheerst. Lang dacht men bijvoorbeeld dat wortels zuren uitscheiden; veel extractiemiddelen voor o.a. fosfaat en kalium in grond waren dan ook meer of minder zuur. Ook de tegenwoordig gebruikte methode 'P-water' berust op het idee dat tenminste een deel van het fosfaat de wortel bereikt via het bodemwater, en wel doordat het evenwicht tussen de vaste fase en de oplossing door opname door de plant verbroken wordt, waarna vast P in oplossing gaat. Bij een andere vorm van een analoog model verlopen de processen in het model volgens dezelfde wiskundige formules als de werkelijke processen. Vaak worden hiervoor analoge rekenmachines gebruikt, waarin met behulp van elektrische potentiaalverschillen, weerstanden, capaciteiten, versterkers enz. vele soorten wiskundige formules kunnen worden nagebootst.
- Beschrijft men de processen van een systeem met behulp van wiskundige formules, dan heeft men een *wiskundig model*. De transportvergelijkingen in paragraaf 2.2 zijn een voorbeeld van zo'n model.
- Heeft men voldoende kwantitatieve gegevens van een systeem, dan kan men trachten de wiskundige relaties vast te leggen in een *numeriek model*. Wanneer het systeem niet gecompliceerd is, worden deze soms met analytische methodes uitgerekend. Een mogelijkheid is ook de bovengenoemde analoge rekenmachine te gebruiken. Een andere mogelijkheid is, te trachten de wiskundige vergelijkingen met numerieke benaderingsmethoden op te lossen. Over het algemeen is het gebruik van een digitale rekenmachine dan de aangewezen weg. Hiervoor staat een heel scala van mogelijkheden ter beschikking. Men kan gebruik maken van een algemene computertaal als Fortran of Algol, of men kan met behulp van een 'hogere' computertaal als CSMP reeds geprogrammeerde benaderingsprocedures gebruiken. In het eerste geval verliest men veel tijd aan het programmeren, maar het programma zal iets sneller uitgerekend worden. In het tweede geval berekent men het model met een minimum aan voor de programmeur tijdrovende wiskundige hulp-

bewerkingen. De rekentijd voor de computer kan dan soms iets langer zijn. Aangezien rekentijd de laatste jaren steeds goedkoper is geworden en aangezien gebleken is dat de meeste problemen voortvloeien uit een niet optimale beschrijving van het systeem, lijkt het zinvoller dat een onderzoeker zoveel mogelijk tijd besteed aan de bestudering van het systeem en zo min mogelijk aan het formuleren van het model in een computertaal.

De indeling in beschrijvende, analytische, verklarende en voorspellende modellen geeft al aan met welk doel modellen ontworpen kunnen worden. Het werken met modellen (vaak alleen maar gedachtenmodellen) bij onderzoek is onvermijdelijk. In de volgende paragraaf wordt wat dieper ingegaan op het doel en het nut van simulatiemodellen.

4.1.3 Verificatie van modellen

Over het algemeen kan men stellen dat een model een systeem juist beschrijft, wanneer waarnemingen aan het systeem en aan alle subsystemen in overeenstemming zijn met de waarnemingen van het model. Vaak wordt een model geconstrueerd om na te gaan wat op ontoegankelijke plaatsen in het systeem gebeurt. Andere redenen kunnen zijn dat bepaalde handelingen in werkelijkheid te duur, niet toelaatbaar of niet uitvoerbaar zijn of dat het resultaat van deze handelingen niet binnen afzienbare tijd zichtbaar is. Ook kan het zijn dat het doen van waarnemingen het systeem zou verstoren.

Voorbeelden van systemen waar niet alle waarnemingen mogelijk zijn, vindt men o.a. in de medische wetenschap, waar waarnemingen en ingrepen ter verdieping van bestaande kennis vaak ontoelaatbaar zijn, en in de ecologie, waarin ingrepen ook vaak ontoelaatbaar zijn en waar het resultaat van een ingreep misschien pas na zeer lange tijd zichtbaar wordt. In bodem en plant is het lang niet altijd mogelijk metingen te doen zonder het systeem te vernietigen of te veranderen en zo verdere waarnemingen onmogelijk te maken.

In al deze gevallen is verificatie slechts hier en daar in het model mogelijk. In het model dienen begin en einde overeen te komen met begin en einde in het systeem. Problemen ontstaan wanneer resultaten via meer dan één weg of met meer combinaties van parameters in het model bereikt kunnen worden. Een algemene richtlijn om de juistheid van simulatiemodellen te bewijzen, is dan ook nauwelijks te geven.

4.1.4 Criteria waaraan simulatiemodellen moeten voldoen

Het nut van simulatiemodellen wordt uiteindelijk bepaald door de mate waarin aan het oorspronkelijke doel beantwoord wordt en door de hoeveelheid inzicht die erdoor verkregen wordt. In het volgende worden criteria genoemd waaraan simulatiemodellen moeten voldoen, om ze ook voor anderen dan de ontwerpers begrijpelijk en bruikbaar te maken:

- Het doel waarvoor het simulatiemodel ontworpen is, moet duidelijk omschreven zijn.
- De grenzen en de inhoud, zowel van het systeem dat bestudeerd wordt als ook van het simulatiemodel, moeten duidelijk gedefiniëerd zijn. Aangegeven moet zijn, welke delen van het systeem verwaarloosd worden en op welke gronden dit verantwoord is.
- Kwalitatieve betrouwbaarheid: vermeld dient te worden welke delen van het model op hypothesen berusten en welke door waarnemingen ondersteund worden. Verschil moet worden

gemaakt tussen logische (deterministische) verbanden en toevallige (stochastische) verbanden van verschijnselen.

- Kwantitatieve betrouwbaarheid: de nauwkeurigheid van invoergegevens moet opgegeven worden; onderscheid moet worden gemaakt tussen eigen waarnemingen, gegevens uit de literatuur en schattingen; op deze gegevens moet de invloed van de omgeving (o.a. klimaat) aangegeven worden.
- Indien mogelijk moet de betrouwbaarheid van de numerieke rekenmethode worden vermeld; vaak is hiervan een indruk te krijgen door een aantal parameters die deze betrouwbaarheid beïnvloeden (zoals tijdstap of afmetingen van ruimtelijke eenheden) te variëren.
- Tenslotte moet het gebied waarop het simulatiemodel en de conclusies uiteindelijk van toepassing blijken te zijn, vermeld worden, evenals de mate van overeenkomst met het oorspronkelijke doel van het model.

Door het werken met simulatiemodellen verkrijgt men bijna altijd meer inzicht in het werkelijke systeem. Vaak werd op het ITAL geconstateerd dat over bepaalde subsystemen te weinig gegevens beschikbaar waren en dat het onderzoek in die richting uitgebreid diende te worden. Omgekeerd kan men ook bemerken dat sommige processen en parameters geen of nauwelijks invloed blijken te hebben op het bestudeerde probleem. Een conclusie waar- toe men meestal moet besluiten bij het gebruik van gegevens uit de literatuur, is dat te weinig bekend is van de omgevingsinvloeden op deze gegevens, zodat het niet of nauwelijks mogelijk is, gegevens van verschillende proeven te combineren of te vergelijken.

4.2 LITERATUUR

Zoals reeds gesteld werd, werkt iedere onderzoeker met modellen. Het is ondoenlijk alle modellen over transport- en opnameprocessen in de rizosfeer te vermelden. Behalve drie voorbeelden van niet-wiskundige analoge simulatiemodellen, worden alleen enkele wiskundig geformuleerde modellen over wortelgroei en ionenopname door wortels genoemd.

Stevenson (1972) en Vazquez & Taylor (1958) simuleerden wateropname door wortels met poreuze buizen en filters. Zij gingen hiermee de invloed na van de worteldichtheid op de wateropname. Elgawhary et al. (1970) plaatsten een poreuze buis in grond waardoor zij water en oplossingen met o.a. glucose, citroenzuur, zoutzuur of de complexerende stof NaEDTA leidden. Daarbij vonden zij dat NaEDTA op deze wijze het meeste zink uit de grond kon vrijmaken en water het minste.

In de wiskundig geformuleerde modellen over ionenopname door wortels, wordt transport bijna steeds beschreven als diffusie en 'mass flow' naar één wortel (Anderssen et al., 1969; Baldwin, 1975; Baldwin et al. 1972 en 1973; Baldwin & Nye, 1974; BarYosef et al., 1972; Bouldin, 1961, Frere & de Wit, 1971; Gardner, 1968; Hillel et al., 1975; Jakobsen, 1974; Nye et al., 1975; Passioura, 1963; Passioura & Frere, 1967; Sanders et al., 1970; Tinker, 1969; Whisler et al., 1970). Het model beschreven door Bouldin (1961) is ook van toepassing op stroming naar een wortelhaar. Anderssen et al. (1969), Gardner (1968) en Passioura (1963) hielden rekening met de groei van de wortel. De formules waarvan in deze modellen wordt uitgegaan zijn steeds dezelfde als die vermeld in paragraaf 2.2 van dit verslag. Bij zeer beperkende grensvoorwaarden zijn analytische oplossingen mogelijk. Anders zijn deze modellen alleen door middel van numerieke benaderingsmethoden

toepasbaar. Deze numerieke benaderingen werden bijna steeds met een computer uitgevoerd. Alleen door medewerkers van Nye (Sanders et al., 1970; Baldwin et al., 1972) werd een elektrisch analoog model van diffusie van ionen naar wortels geconstrueerd.

Behalve modellen over opname en transport in de rizosfeer werden ook enkele wiskundige modellen over wortelgroei ontwikkeld. Ares & Singh (1974) beschrijven de groei en het afsterven van wortels als functie van de metabolische activiteit van een gewas in een computermodel. Hackett & Rose (1972 a en b) en Lungley (1973) simuleerden de vertakkingen van een wortelstelsel en Page & Gerwitz (1974) beschrijven de groei van een wortelstelsel door middel van diffusievergelijkingen. Khasawneh (1975) ontwikkelde formules voor lineaire, exponentiële en logistische wortelgroei en de daarbij behorende opnamesnelheid als functie van de leeftijd van de wortel.

Greenwood et al. (1974) en Scaife & Smith (1973) behoren tot de weinigen die een computersimulatiemodel construeerden voor een hele plant en zelfs voor een op het veld staand gewas. De laatsten beschreven de fosfaatopname door sla, waarbij voor de wortelgroei uitgegaan werd van de bovengrondse groei en een constante spruit/wortel-verhouding. Opname vond plaats naar de behoefte van de plant en als functie van de beschikbaarheid in de bodem. Greenwood et al. (1974) beschreef de nitraatopname als functie van de N-gehalten in de plant en de nitraatconcentratie in de bodemoplossing. Beide modellen zijn sterk op de praktijk gericht.

De meeste modellen over opname- en transportprocessen in de rizosfeer zijn of theoretisch en zeer algemeen en vaak alleen met grove vereenvoudigingen van de werkelijkheid te gebruiken of zij zijn te zeer toegespitst op een speciaal probleem. De grootste moeilijkheid bij het werken met simulatiemodellen is steeds het vinden van de juiste waarden voor de parameters in het model.

4.3 KENMERKEN VAN SIMULATIEMODELLEN IN CSMP

De belangrijkste elementen in een simulatiemodel geschreven in CSMP (Continuous System Modeling Program) zijn de hoeveelheden (H) en de snelheden van verandering van deze hoeveelheden ($DH = dH/dt$).

In het eerste deel van een simulatieprogramma in CSMP, het INITIAL, wordt de begin-toestand van het model gedefiniëerd. In het tweede deel, het DYNAMIC, worden de vergelijkingen die de veranderingen (DH) weergeven, beschreven. Door de computer wordt de tijd in stappen (Δt) verdeeld. Na iedere tijdstap worden de hoeveelheden $H(t)$ opnieuw uitgerekend door bij de hoeveelheden $H(t-\Delta t)$ uit de vorige tijdstap de snelheden DH geïntegreerd over de tijd op te tellen.

Voor de integratie heeft men o.a. de keuze uit drie methoden met variabele tijdstap, n.l. een Milne-formule van de vijfde orde, een Runge-Kutta formule van de vierde orde en een methode voor 'stiff differential equations' welke geschikt is voor tijdstappen van zeer verschillende grootte. Deze drie methoden kiezen zelf de grootte van de tijdstappen Δt , afhankelijk van de veranderingen die per tijdstap optreden.

Voor de volgende integratiemethoden die ter beschikking staan, dient de programmeur zelf de grootte van de tijdstap te kiezen: een Runge-Kutta van de vierde orde, methoden van de tweede orde volgens Simpson en volgens de trapeziumregel (methode Adams) en de

rechthoekige methode van de eerste orde volgens Euler. Voor de wiskundige achtergrond van deze methoden wordt verwezen naar het CSMP III Program Reference Manual (IBM, 1972).

In het volgende wordt in het kort ingegaan op de opbouw van simulatieprogramma's. Meer informatie is te vinden in het zojuist genoemde CSMP III Program Reference Manual en in de reeks Simulation Monographs (uitgever Pudoc, Wageningen) en daarbij vooral in de delen geschreven door Frissel & Reiniger (1974) en De Wit & Van Keulen (1972).

Zoals eerder al werd aangegeven, bestaat een programma uit een INITIAL en een DYNAMIC, terwijl het afgesloten wordt door een TERMINAL. Een dergelijke indeling is niet noodzakelijk maar kan de overzichtelijkheid ten goede komen.

In het INITIAL kunnen parameters (PARAM), beginwaarden (INCON), tabellen (TABLE) en functies (FUNCTION) als $x = f(y)$ of $x = f(y,z)$ worden ingevoerd. Functies in de vorm van $x = f(y)$ worden als getallenparen ingevoerd. Tussen de gegeven punten zijn eerste-, tweede-, derde-, vierde- of vijfdegraads interpolaties mogelijk. Functies als $x = f(y,z)$ worden lineair geïnterpoleerd.

In het DYNAMIC worden alle snelheden van verandering IH met de opgegeven formules berekend. In iedere tijdstap worden de snelheden één tot vijf keer geïntegreerd over de tijdstap en het definitieve resultaat van deze integratie wordt bij de hoeveelheid die in de vorige tijdstap was berekend, opgeteld. Dit alles gebeurt met de opdracht

$$H = \text{INTGRL} (IH, DH)$$

waarin IH de beginhoeveelheid H op tijdstip 0 is. Wiskundig zou deze opdracht er als volgt uitzien:

$$H = IH + \int_{\text{tijd}=0}^{\text{tijd}=t} IH.dt$$

H, IH en DH kunnen evenals alle andere variabelen in CSMP als woorden van maximaal zes letters en tekens geschreven worden. Ook variabelen in een één- of meerdimensionale ruimte kunnen gebruikt worden in de vorm van $H(I,J)$ (in wiskundige notatie $H_{i,j}$). Dit laatste is vooral van belang bij het simuleren van processen die zich in een ruimte afspelen, zoals transport. Terwijl CSMP zelf zorg draagt voor het verdelen van de tijd in tijdstappen, moet de programmeur de ruimte in vakken verdelen om een numerieke berekening mogelijk te maken.

Tenslotte wordt in het TERMINAL aangegeven wanneer of bij welke voorwaarden de simulatie beëindigd moet worden en welke resultaten men in grafieken of tabellen uitgevoerd wenst te zien.

4.4 SIMULATIEMODELLEN VAN MAÏS GETEELD OP VOEDINGSOPLOSSING IN ZAND

De opname van voedingsionen door wortels wordt door zeer veel factoren in en om de plant beïnvloed, zoals uitvoerig is besproken in hoofdstuk 2. De opname van water kan voor het grootste deel beschreven worden als het gevolg van fysische processen. Een dergelijke kwantitatieve beschrijving van alle processen in de plant betreffende de ionenopname is echter uiterst moeilijk. In de volgende modellen worden deze processen

dan ook niet als zodanig beschreven, maar worden gemeten eigenschappen van de plant als ingevoerde grootheden in de simulatiemodellen gebruikt. In de modellen wordt gepoogd, uitgaande van de gemeten groei van maïs en van de gemeten hoeveelheden opgenomen voedingsionen en water, te beschrijven wat zich in de omgeving van de wortels afspeelt. Het effect van enkele hypothesen wordt berekend en de opnamesnelheden worden uitgedrukt in verschillende grootheden die op mogelijke eigenschappen van de wortels berusten.

De resultaten van de proeven met maïs op voedingsoplossing uit paragraaf 3.3.1 werden gebruikt voor simulatiemodellen waarin de concentratieveranderingen rond de wortel door opname van water en ionen beschreven worden.

Om verschillende gegevens gemakkelijk te kunnen gebruiken en om de invloeden van verschillende processen afzonderlijk te kunnen bestuderen, werden verschillende submodellen ontworpen. Daardoor werd het programma niet onhandelbaar groot en te kostbaar aan computertijd.

In tabel 21 worden de belangrijkste eigenschappen van de submodellen weergegeven.

In de modellen RG1A, RG1AB en RG1B (RG = Root Growth) wordt de opnamesnelheid van ionen berekend door de gemeten hoeveelheden ionen in de plant naar de tijd te differentiëren. In de modellen RG1C, RG1CS en RG1MS wordt verondersteld dat opname een functie is van de wortelactiviteit en de concentratie rond de wortels. Deze wortelactiviteit wordt in model RG1B berekend door de ionenopnamesnelheid per actief worteloppervlak te delen door de ionenconcentratie rond de wortels.

In alle modellen worden de mass flow-snelheid (= opnamesnelheid van water x ionenconcentratie) en de overdrachtscoëfficiënt (= ionenopnamesnelheid / mass flow-snelheid) berekend.

In de modellen RG1A en RG1AB worden de wortels ongedifferentieerd beschouwd en heeft opname geen consequenties voor de concentraties in de voedingsoplossing. In RG1B, RG1C en RG1CS wordt de verdeling van het wortelstelsel over de verschillende lagen in de teeltcilinder in rekening gebracht. De cilinder wordt daartoe verdeeld gedacht in 10 lagen; in iedere laag worden de concentratieveranderingen berekend.

In model RG1MS worden de concentratieveranderingen berekend die rond één enkele wortel kunnen optreden. In de modellen RG1CS en RG1MS wordt niet het hele groeiseizoen beschouwd, maar slechts perioden van enkele dagen, zodat de processen meer gedetailleerd kunnen worden weergegeven.

In alle modellen, behalve model RG1A, wordt het effect berekend van de veronderstelling dat wortels slechts een bepaald aantal dagen (bijvoorbeeld 10 of 25) actief betrokken zouden zijn bij de opname van water en ionen. In de modellen RG1C, RG1CS en RG1MS wordt bovendien berekend wat het effect kan zijn van een dag-nacht-ritme in de opname op de concentratie van ionen rond de wortels.

De computerprogramma's, welke hierna uitgebreider beschreven worden, zijn op aanvraag bij de auteur beschikbaar.

Tabel 21. De belangrijkste eigenschappen van de modellen gebruikt voor de simulatie van ionenopname door maïs uit voedingsoplossingen.

Model	Veronderstellingen waarvan het effect berekend wordt	De belangrijkste parameters die als functie van de tijd berekend worden
RG1A	wortels hebben geen specifieke functie geen concentratieveranderingen in het voedingsmedium roots have no specific function no changes in concentrations in the nutrient medium	opnamesnelheden uptake rates
RG1AB	als RG1A wortels zijn slechts een bepaald aantal dagen actief as RG1A roots are only a certain number of days active	opnamesnelheden per eenheid active wortels uptake rates per amount of active roots
RG1B	als RG1AB as RG1AB	opnamesnelheden per eenheid active wortels per laag concentratieveranderingen per laag wortelactiviteit per laag uptake rates per amount of active roots per layer changes in concentrations per layer root activity per layer
RG1C + RG1CS	als RG1AB de wortelactiviteit bepaalt de ionen-opnamesnelheden er is een dag-nacht-ritme bij de water- en ionenopname as RG1AB root activity determines ion uptake rates a diurnal rhythm of water- and ion uptake exists	concentratieveranderingen per laag changes in concentrations per layer
RG1MS	als RG1C concentratiegradiënten rond een wortel zijn mogelijk as RG1C concentration gradients around a root are possible	concentratieveranderingen rond één wortel changes in concentrations around one root
Alle modellen		'mass flow'-snelheden overdrachtscoëfficiënten
All models		mass flow rates transfer coefficients
Model	Hypotheses from which the effect is calculated	The main parameters which are calculated as function of the time

Table 21. The main characteristics of the models used for the simulation of ion uptake by maize from nutrient solutions.

4.4.1 Submodel RG1A: opname zonder geometrische differentiatie van de plant

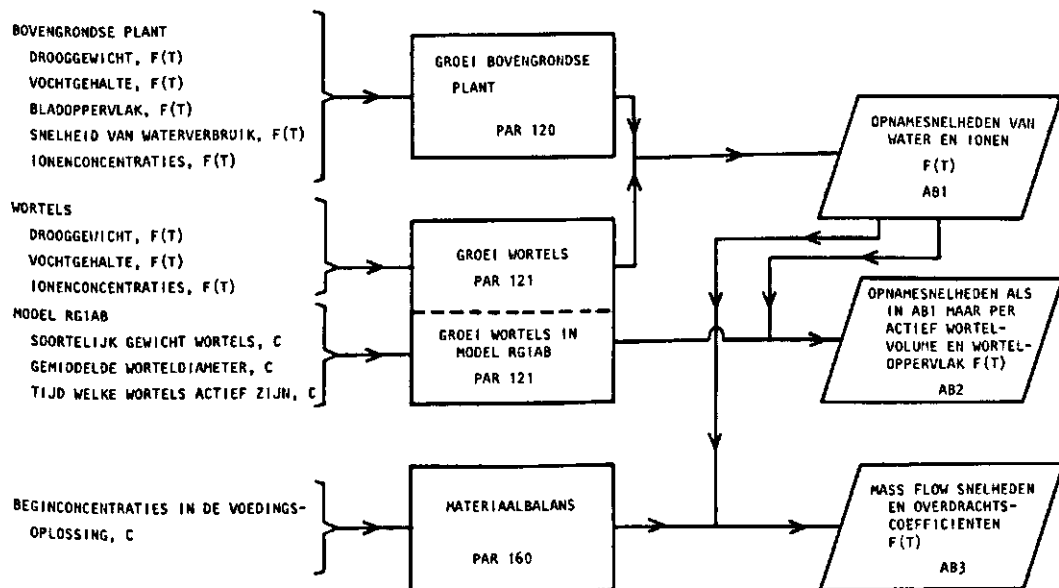
Beschrijving Als ingevoerde grootheden worden drooggewicht, vochtgehalte en de concentraties (me.g^{-1}) K, Ca, Mg, N en P gebruikt, afzonderlijk voor de bovengrondse delen van de plant (resp. DWSH, WTCSH, KCSH, CACSH, MCCSH, NCSH en PCSH) en voor de wortels (DWRT, WTCRT, KCRT, MCCRT, NCRT en PCRT). Daarnaast worden het bladoppervlak (LEAFA) en de snelheid van waterverbruik (WTUS) ingevoerd.

In dit submodel wordt nog verondersteld dat de wortels niet selectief ionen opnemen. Van het groeimedium worden alleen de beginconcentraties in de oplossing gebruikt (IKC, ICAC, IMGC, INC en IPC).

Berekend worden de groeisnelheden van de bovengrondse plant (GRDWSH) en van de wortels (GRDWRT). De opnamesnelheden van water, K, Ca, Mg, N en P (RWTUP, RTKUP, RTCAUP, RTMGUP, RTNUP en RTPUP) worden berekend in ml of me per plant per dag. Door de snelheid van wateropname (RWTUP) te vermenigvuldigen met de beginconcentratie van de hiervoor genoemde ionen (IKC, ICAC etc), worden de mass flow-snelheden (MFR TK, MFRICA, MFRIMG, MFRIN, MFRTP) verkregen. Opnamesnelheden gedeeld door mass flow-snelheden geven voor alle ionen de overdrachtscoëfficiënten (TCK, TCCA, TCMG, TCN, TCP; TCK = transfer coëfficiënt K). Bij dit alles wordt geen rekening gehouden met veranderingen in concentraties rond de wortels.

Door de wateropnamesnelheid te delen door het bladoppervlak wordt de transpiratie per cm^2 blad per dag (TRRILA) berekend. Van deze waarde zou verwacht kunnen worden dat zij minder varieert dan die van de wateropnamesnelheid zelf.

In het volgende schema wordt weergegeven wat de invoer- en uitvoerparameters zijn van model RG1A en model RG1AB. Links staan de experimenteel bepaalde en geschatte ingevoerde grootheden. In de rechthoeken in het midden zijn de titels gegeven waaronder de handelingen en berekeningen die met de ingevoerde grootheden plaatsvinden, samengevat



kunnen worden. In de parallellogrammen rechts staan de resultaten van de berekeningen. In sommige submodellen worden resultaten van een vorig model als invoer gebruikt; deze ingevoerde grootheden zijn dan ook in een parallellogram geplaatst. De afkortingen f(t) en c betekenen dat de parameters respectievelijk als functie van de tijd of als constanten in de tijd worden opgegeven. In het geval c wordt de parameter voor de duur van de simulatie geacht constant te zijn. PAR verwijst naar de paragraaf in het computerprogramma; PAR 120 in het DYNAMIC is PAR 20 in het INITIAL.

Berekeningen De resultaten van de proeven met maïs op voedingsoplossing (paragraaf 3.3.1) werden gebruikt voor de berekeningen in model RG1A. Aangezien de uitkomsten van de eerste proef duidelijk verschilden van die van de tweede proef, werden beide proeven afzonderlijk in model RG1A doorgerekend. Uit fig. 15 zijn de gegevens met een interval van vijf dagen als invoer voor het computerprogramma gebruikt. Van fig. 15f werden alleen die grafieken gebruikt welke de concentraties (me.g^{-1} droge stof) K, Ca, Mg, N en P in de bovengrondse plantedelen en in de wortels weergeven. De invoer in de programma's gebeurde in zogenaamde FUNCTION's. Deze kregen de naam van de parameters met een T erachter (bijvoorbeeld voor het drooggewicht van de wortels: FUNCTION DWRTT).

De lijnen in de grafieken van fig. 15f welke de aantallen milliequivalenten K, Ca, Mg, N en P in de bovengrondse plantedelen, in de wortels en in de totale plant weergeven, zijn het resultaat van berekeningen met submodel RG1A.

In fig. 22a zijn de transpiratiesnelheden per cm^2 bladoppervlak, zoals die door de computer berekend werden voor beide experimenten, getekend. De waarden vóór dag 10 hebben nauwelijks betekenis omdat bij het delen van kleine getallen meetfouten relatief sterk naar voren komen (wateropname en bladoppervlak zijn in het begin klein en onnauw-

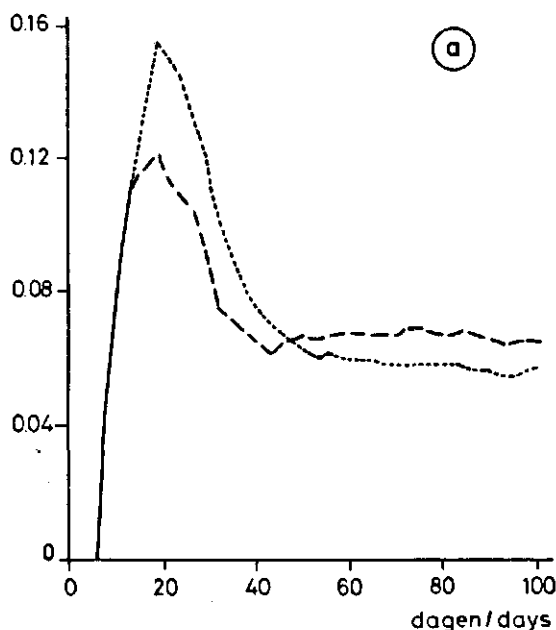
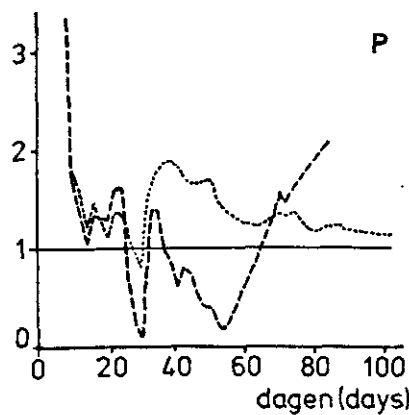
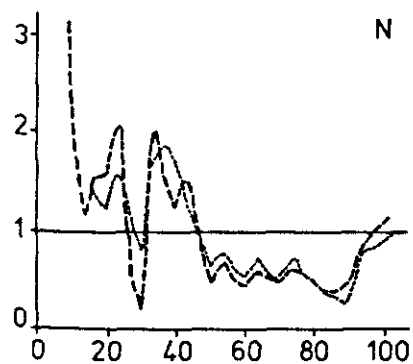
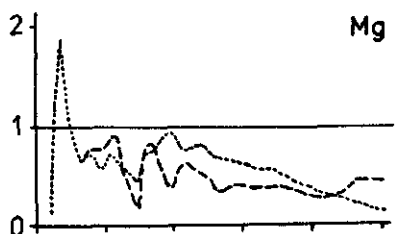
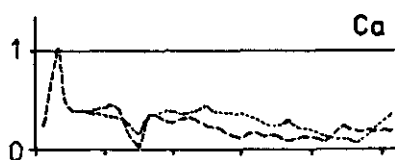
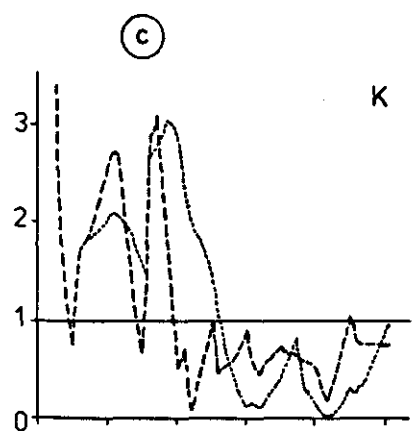
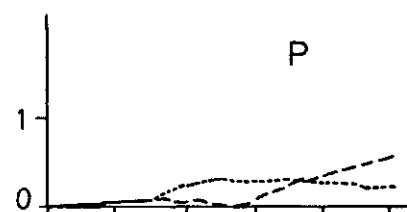
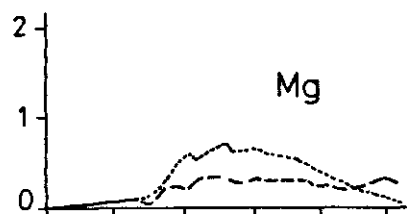
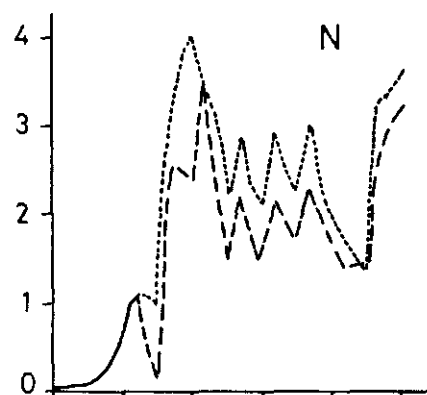
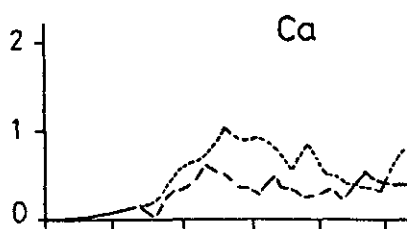
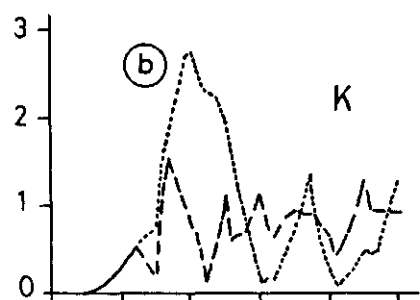


Fig. 22. Results of calculations with model RG1A (--- = first experiment, ... = second experiment, — = both experiments combined).
a: Transpiration rate per unit of leaf surface area (ordinate in $\text{ml.d}^{-1}.\text{cm}^{-2}$),
b: Rates of ion uptake (ordinate in $\text{me.d}^{-1}.\text{plant}^{-1}$), c: Transfer coefficients (ordinate, dimensionless).

Fig. 22. Resultaten van berekeningen met model RG1A (--- = eerste experiment, ... = tweede experiment, — = beide experimenten gecombineerd).
a: Transpiratiesnelheid per eenheid bladoppervlak (ordinaat in $\text{ml.d}^{-1}.\text{cm}^{-2}$),
b: Opnamesnelheden van ionen (ordinaat in $\text{me.d}^{-1}.\text{plant}^{-1}$), c: Overdrachtscoëfficiënten (ordinaat, dimensieloos).



keurig bepaald). De hoge verdamping per cm^2 bladoppervlak omstreeks dag 20 zou verklaard kunnen worden met het feit dat dan alle bladeren jong zijn, terwijl later de oudere bladeren, welke minder verdampen, een verlagende invloed hebben op de gemiddelde waarden die gelden voor het totale bladoppervlak.

In fig. 22b zijn de opnamesnelheden per plant gegeven. De scherpe pieken in deze grafieken zijn het gevolg van het feit dat in het programma niet van continue functies gebruik werd gemaakt, maar dat waarden met intervallen van vijf dagen werden ingevoerd. Na interpolatie en differentiatie geeft dit een niet-continu verloop van de resultaten. Het invoeren van de waarden met hogere frequentie zou de lijnen vloeiender hebben doen verlopen.

Fig. 22c geeft de overdrachtscoëfficiënten weer welke de verhouding werkelijke opname/mass flow voorstellen. Zijn deze groter dan 1, dan betekent dit dat de mass flow onvoldoende was om de nodige hoeveelheden ionen naar de wortels aan te voeren (veranderingen in concentraties zijn hier niet in rekening gebracht).

Hoewel het gebruikte cijfermateriaal afkomstig was van twee proeven waarin de ontwikkeling van de planten duidelijk verschild, kan toch geconstateerd worden dat het verloop van de twee curven van fig. 22c voor elk van de voedingsionen, met uitzondering van P, een grote mate van overeenkomst vertoont. De curven voor N en K tonen aan dat vooral in de periode van exponentiële groei de aanvoer van deze ionen door middel van mass flow in sterke mate achterblijft bij de feitelijke opname van de planten. Voor Ca en Mg blijkt de aanvoer door mass flow voldoende te zijn zoals te verwachten is.

Een ionenopnameproces waarbij de wortels de voedingsoplossing opgenomen zouden hebben, zoals deze de plantewortel wordt aangeboden (dus met alle daarin aanwezige ionen) zou steeds een waarde 1 voor de overdrachtscoëfficiënten hebben opgeleverd. Aangezien dit niet het geval is, mag uit deze resultaten geconcludeerd worden dat bij de opname van voedingsionen uit de voedingsoplossing de wortels een selectieve functie hebben vervuld.

4.4.2 Submodel RG1AB: opname door de plant met actieve en niet-actieve wortels

Beschrijving In submodel RG1AB wordt berekend wat de opnamesnelheden van water en voedingsstoffen per actief wortelvolume of -oppervlak zouden kunnen zijn, wanneer de wortels slechts een bepaalde tijd actief zouden zijn (opnamesnelheden per actief wortelvolume zijn in het computerprogramma aangegeven door ...UV i.p.v. ...UP en per actief worteloppervlak door ...US). Het schema van de invoer- en uitvoerparameters is gelijk aan dat van model RG1A.

TACTRT stelt in het programma de tijd in dagen voor gedurende welke wortels actief zijn. TIME is in CSMP de variabele tijd. Het actief absorberende deel van de wortels wordt berekend door van de hoeveelheid wortels (drooggewicht, volume of oppervlak) op een bepaald tijdstip (TIME) de hoeveelheid wortels van TACTRT dagen ervoor (TIME-TACTRT) af te trekken. Het drooggewicht van de actief absorberende wortels is dan

$$\text{ABDWRT} = \text{DWRT (op tijdstip TIME)} - \text{DWRT (op tijdstip TIME - TACTRT)}$$

In dit model wordt geen differentiatie aangebracht in de wortels naar diameter. Dit werd niet gedaan omdat metingen hierover nog onnauwkeurig waren (paragraaf 3.3.1). Bovendien kan het resultaat van het laten variëren van de wortel-diameter precies voorspeld worden.

Fig. 23. Resultaten van berekeningen met model RGIAB voor wortels die 100, 25 of 10 dagen actief zijn (--- = eerste experiment, ... = tweede experiment, — = beide experimenten gecombineerd).

a: Actief absorberend wortelvolumen (ordinaat in $\text{cm}^3 \cdot \text{plant}^{-1}$), b: Opnamesnelheid van water per absorberend wortelvolumen (ordinaat in $\text{ml} \cdot \text{d}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$), c: Opnamesnelheden van ionen per absorberend wortelvolumen (ordinaat in $\text{me} \cdot \text{d}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$).

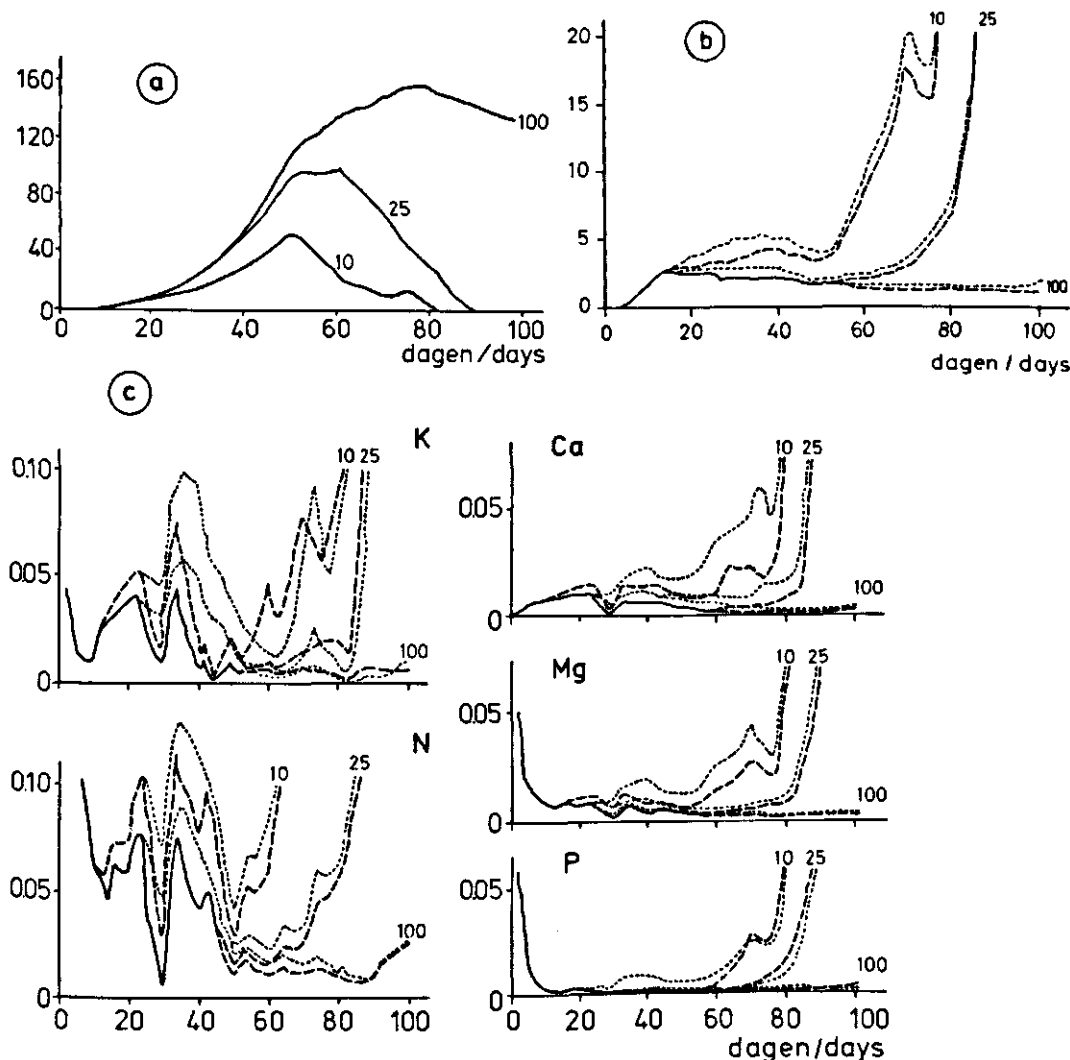


Fig. 23. Results of calculations with model RGIAB for roots which are 100, 25 or 10 days active (--- = first experiment, ... = second experiment, — = both experiments combined). a: Actively absorbing root volume (ordinate in $\text{cm}^3 \cdot \text{plant}^{-1}$), b: Rate of water uptake per absorbing root volume (ordinate in $\text{ml} \cdot \text{d}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$), c: Rates of ion uptake per absorbing root volume (ordinate in $\text{me} \cdot \text{d}^{-1} \cdot \text{cm}^{-3}$).

Berekeningen In fig. 23a wordt het actief adsorberend wortelvolumen gegeven bij de veronderstellingen dat wortels 10, 25 of alle 100 dagen actief zijn. In fig. 23b en c worden de opnamesnelheden per absorberend wortelvolumen gegeven. Neemt men aan dat wortels slechts 10 dagen actief zijn, dan wordt de hoeveelheid absorberende wortels na de 50ste dag kleiner, na de 70ste dag nog even groter, waarna zij snel tot nul afneemt (fig. 23a). Dit verklaart bij de lijnen welke de opnamesnelheid door wortels van 10 dagen en jonger beschrijven in fig. 23b en c, de pieken omstreeks de 70ste dag, de daling en de sterke stijging daarna.

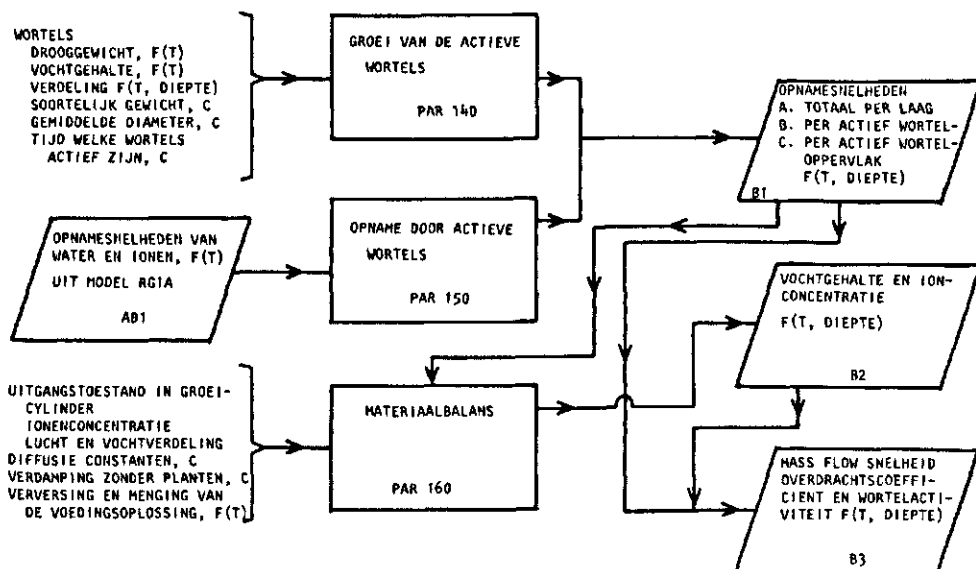
Bij de veronderstelling dat de wortels 25 dagen actief zijn, wordt de hoeveelheid absorberende wortels na 80 dagen snel minder, waardoor de opnamesnelheden per hoeveelheid absorberende wortels oneindig hoog worden. De opnamesnelheid per eenheid worteloppervlak kan eenvoudig berekend worden uit die per eenheid wortelvolumen, wanneer één gemiddelde worteldiameter voor alle wortels gebruikt wordt.

Uit fig. 23b en c kan worden opgemaakt dat de veronderstelling dat de wortels 100 dagen actief zijn, voor de proeven met voedingsoplossing niet verworpen kan worden. Het is niet waarschijnlijk dat de opnamesnelheid per actief wortelvolumen oneindig hoog wordt, zoals men zou moeten concluderen bij de gevallen waarin de wortels werden verondersteld 10 of 25 dagen actief te zijn. Hierbij moet echter niet vergeten worden dat bij de berekening van de hoeveelheid actieve wortels steeds uitgegaan werd van de op ieder tijdstip aanwezige totale hoeveelheid wortels. Zou in een model voor iedere afzonderlijke wortel de leeftijd worden bijgehouden, dan zou de uitkomst voor de hoeveelheid actieve wortels geheel anders kunnen zijn. Dit was in de in dit hoofdstuk beschreven modellen echter uiterst moeilijk te realiseren en bovenal ontbreken meetgegevens over de afzonderlijke wortels.

Andere mogelijkheden waarmee in de modellen geen rekening is gehouden zijn de volgende: (1) wortels kunnen een variabele tijd actief zijn (bijvoorbeeld in het begin van de groei 10 dagen en tegen het einde 30 dagen) (2) de hoeveelheid actieve wortels kan steeds aangepast zijn aan de behoeften van de plant. Hoewel de veronderstellingen dat wortels steeds slechts 10, 25 of 100 dagen actief zijn, niet juist zijn, kunnen zij toch de richting aangeven waarin het effect van één van de hiervoor genoemde mogelijkheden zou kunnen werken. Om die reden zullen de gestelde hypothesen ook in een aantal volgende modellen worden gebruikt.

4.4.3 Submodel RG1B: opname door wortels aanwezig in de verschillende lagen

Beschrijving In model RG1B wordt opname door wortels verdeeld over verschillende lagen in een teeltcilinder beschreven. Het volgende schema geeft een overzicht van de invoeren en uitvoerparameters (een algemene verklaring wordt gegeven bij model RG1A). Daartoe is de cilinder verdeeld in 10 lagen van ieder 7,5 cm dik. Naast het drooggewicht van alle wortels (DWRT), de gemiddelde diameter (MDIAMR), het soortelijk gewicht van de wortels (RTDENS) en het vochtgehalte (WTCRT) wordt nu in het computerprogramma ook een verticale verdeling van de wortels in functie van tijd en diepte (Z) ingelezen (als FUNCTION ZDISTT,...). Evenals in model RG1AB wordt in model RG1B de snelheid van wateropname (RWIUP) ingevoerd. Voor de ionenopname wordt echter gebruikgemaakt van de uit model RG1AB



door berekening verkregen waarden voor de opnamesnelheid (RIUP).

In de cylinder bevinden zich 55,8 % (v/v) poriën (PORVOL) en een hoeveelheid lucht (AIRVOL) die geschat wordt te liggen tussen 39 % boven in de cylinder en 0 % onderin. De beginconcentratie van het beschouwde ion is als ICI gegeven evenals de gemeten verdampingssnelheid van de cylinder zonder plant (EVAMER).

Het vochtgehalte wordt berekend door van het poriënvolume het luchtvolume en het wortelvolume af te trekken. Transport van oplossing wordt alleen mogelijk geacht tussen die lagen welke onder de waterspiegel liggen. Water- en ionenopname is niet meer mogelijk wanneer het watergehalte beneden een bepaalde waarde (MIWTCT) komt, welke verondersteld wordt 5 % (v/v) te zijn.

Vier keer per dag wordt de oplossing in de hele cylinder gehomogeniseerd (MIX), waarbij het verbruikte water in de lagen boven de waterspiegel automatisch vanuit het voorraadvat wordt aangevuld. In de experimenten werd de homogenisatie en het aanvullen bewerkstelligd door middel van het doorborrelen van lucht. Om de andere dag wordt de voedingsoplossing in het computerprogramma vernieuwd (RENEWT). Evenals in model RG1AB worden ook hier de volumes en oppervlakken van de actieve wortels berekend, waarbij verondersteld wordt dat wortels slechts een bepaald aantal dagen actief zijn. Hier wordt dit per laag berekend.

Water- en ionenopnamesnelheden (RWTUP en IUPR) worden in de lagen berekend door de totale opnamesnelheden, zoals die werden ingevoerd, evenredig over de actieve wortels in de lagen te verdelen. Eveneens worden de opnamesnelheden per eenheid actief wortelvolume en per eenheid actief worteloppervlak berekend.

In iedere laag, behalve boven de waterspiegel, wordt opgenomen water direct aangevuld met oplossing uit de laag eronder. In de onderste laag gebeurt dit met verse voedingsoplossing uit het voorraadvat. Ionopname veroorzaakt een concentratieverlaging in de laag waar de opname plaatsvindt. Ionentransport tussen de lagen (IFR) is mogelijk met

het watertransport (WTFR) mee of door diffusie ten gevolge van een concentratiegradiënt. De formules die in het simulatieprogramma zijn gebruikt, zijn beschreven in paragraaf 2.2.4 (formules 10 en 11, θ = WTCT = waterconcentratie; Tort = TORT = labyrintfactor; D_i = DI = diffusiecoëfficiënt van het ion in vrij water; Disp = DISP = dispersiefactor; F_{H_2O} = WTFR = waterstroming; D_{eff} = DA = de effectieve diffusiecoëfficiënt; c_i = IC = ionenconcentratie).

In iedere laag worden de mass flow-snelheid (MFRI) en de overdrachtscoëfficiënt (TCI) berekend. Door in iedere laag de ionenopnamesnelheid per cm^2 worteloppervlak te delen door de ionenconcentratie wordt voor iedere laag de wortelactiviteit (RTACT) berekend.

Berekeningen Voor het grootste deel werden dezelfde waarden voor de ingevoerde grootheden gebruikt als in model RG1A en RG1AB. De gemeten wortelverdelingen bij de eerste en tweede proef verschilden niet veel. Derhalve werden voor beide experimenten gemiddelde waarden ingevoerd als functie van tijd en diepte. De gegevens hiervoor werden uit fig. 15b afgeleid. Voor beide experimenten werden ook met model RG1B de berekeningen apart uitgevoerd. Er is hier gebruikgemaakt van opnamesnelheden van K, Ca, Mg, N en P die in model RG1A werden berekend.

In tabel 22 zijn de minimale en maximale ionenconcentraties gegeven die optraden in een laag. Daarbij werd aangenomen dat de wortels 10 dagen actief zijn. Bij de veronderstellingen dat wortels 25 of 100 dagen actief kunnen opnemen, werden maximale en minimale concentraties gevonden die minder dan 10% van de in tabel 22 vermelde verschilden.

Deze waarden werden uitgerekend bij simulaties met een tijdstap (DELTA) van 0,05 dag. Met een tijdstap van 0,01 dag werden de minima soms 10 % lager en de maxima soms 10 % hoger. Een tijdstap van 0,005 dag gaf nauwelijks andere waarden dan een tijdstap van 0,01 dag. Een verkleining van DELTA met een factor vijf heeft een verlenging van de computerrekentijd (= computerkosten) met bijna een factor vijf tot gevolg, zodat besloten

Tabel 22. Minimale en maximale ionenconcentraties ($me.ml^{-1}$) aan ionen berekend bij simulaties met model RG1B voor de periode liggende tussen dag 17 en dag 90. De bovenste laag is buiten beschouwing gelaten omdat de concentraties in die laag meer varieerden dan in de andere lagen. Vóór dag 17 en na dag 90 waren de invoergegevens minder betrouwbaar.

	Beginwaarde	Eerste experiment		Tweede experiment	
		minimum	maximum	minimum	maximum
K ⁺	0.0060	0.0044	0.0085	0.0032	0.0097
Ca ⁺⁺	0.010	0.0097	0.015	0.010	0.015
Mg ⁺⁺	0.0040	0.0040	0.0055	0.0040	0.0040
NO ₃ ⁻	0.015	0.013	0.019	0.012	0.021
H ₂ PO ₄ ⁻	0.0010	0.0003	0.0013	0.0007	0.0010
		minimum	maximum	minimum	maximum
	Initial value	First experiment		Second experiment	

Table 22. Minimum and maximum concentrations of ions ($me.ml^{-1}$) calculated by simulation with model RG1B for the period between day 17 and day 90. The upper layer is not considered because concentrations in this layer varied more than in the other layers. The input data before day 17 and after day 90 were less reliable.

werd de meeste berekeningen met een tijdstap $\Delta T = 0,05$ gedurende 100 dagen uit te voeren.

De hoeveelheid actieve wortels werd per laag berekend met de veronderstelling dat wortels 10, 25 of 100 dagen actief waren. De uit deze berekening resulterende hoeveelheid wortels (fig. 24a) was tot dag 50 iets hoger dan de overeenkomstige hoeveelheid berekend met model RG1AB (fig. 23a). Na de vijftigste dag nam de hoeveelheid wortels die betrokken was bij het opnameproces sterk af, doordat in de bovenste laag het vochtgehalte het grootste deel van de tijd lager was dan 5 % (v/v). Dit veroorzaakte een stijging in de opnamesnelheden, berekend per actief wortelvolumen. Van deze opnamesnelheden zijn hier geen grafieken getoond, omdat het patroon hetzelfde was als dat in fig. 23c, afgezien van de hiervoor genoemde stijging bij de vijftigste dag. Ook het verloop van de overdrachtscoëfficiënten (TCI) was in grote lijnen hetzelfde als dat van de overdrachtscoëfficiënten berekend in model RG1AB (fig. 22c).

Het verloop van concentraties en overdrachtscoëfficiënten over enkele dagen wordt berekend met model RG1CS en zal in paragraaf 4.4.5 beschreven worden.

Tenslotte wordt in fig. 24b het verloop van de wortelactiviteit weergegeven, gemiddeld over alle lagen. Omdat verschillen over korte tijdsduur een gemiddeld te hoge of te lage lijn in de grafiek zouden kunnen geven, doordat de grafiek slechts met een vast interval (ΔT) getekend werd, werd de wortelactiviteit geïntegreerd over de tijd en daarna gedeeld door de tijd. Onder korte tijdsduur verstaan we dan minder dan twee dagen, zijnde de periode tussen twee verversingen van de voedingsoplossing of minder dan 6 uur, zijnde de periode tussen twee homogenisaties. Fig. 24b geeft dus de wortelactiviteit op ieder tijdstip gemiddeld over alle tijd die na het zaaien tot dat tijdstip verstreken is. Bij de veronderstelling dat wortels 100 dagen actief zijn nemen de wortelactiviteiten voor Mg, N en P in het begin sterk en later minder sterk af, voor Ca blijft de activiteit min of meer constant en voor K treden wat schommelingen op. Omdat bij de hypothesen dat wortels 10 of 25 dagen actief zijn, de opnamesnelheden oneindig hoog worden wanneer de hoeveelheid actieve wortels zeer klein wordt, worden ook de wortelactiviteiten oneindig hoog.

De opname van ionen in dit model werd, evenals in model RG1AB, berekend uit gemeten hoeveelheden ionen in de plant en de voedingsoplossing in de gesimuleerde experimenten werd vaak gehomogeniseerd en verversd, zodat de verschillen tussen de overdrachtscoëfficiënten berekend met model RG1AB en met model RG1B niet groot zijn. Wel kunnen in de verschillende lagen in de perioden tussen twee homogenisaties de ionenconcentraties met maximaal de helft toe- of afnemen. In de bovenste laag kunnen deze veranderingen nog groter zijn omdat daar de meeste wortels en de kleinste hoeveelheid voedingsoplossing voorkwamen.

4.4.4 Submodel RG1C: opname in verschillende lagen onder invloed van de wortelactiviteit

Beschrijving Zoals reeds vermeld in paragraaf 4.4, bestaat het verschil tussen model RG1B en RG1C hierin, dat in model RG1C de wortelactiviteit (RTACT) de drijvende kracht voor de ionenopname is en dat niet, zoals in model RG1B, wordt uitgegaan van de in planten gemeten hoeveelheid ionen. In het schema zijn die onderdelen die hetzelfde zijn

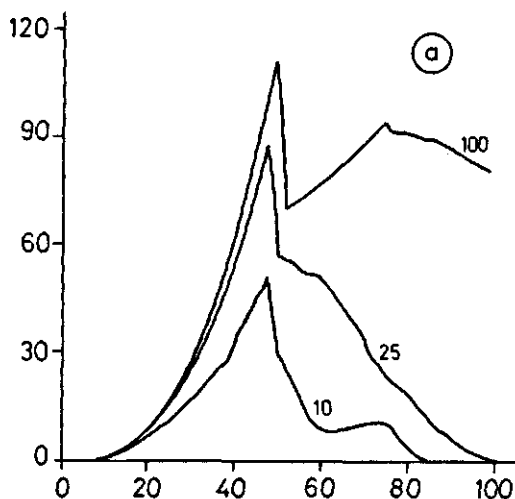


Fig. 24. Resultaten van berekeningen met model RGB voor wortels die 100, 25 of 10 dagen actief zijn (--- = eerste experiment, ... = tweede experiment, — = beide experimenten gecombineerd).

a: Actief absorberend wortelvolume (ordinaat in $\text{cm}^3.\text{plant}^{-1}$), b: Wortelactiviteit (ordinaat in $(\text{me}.\text{cm}^{-2}.\text{d}^{-1})(\text{me}.\text{ml}^{-1})^{-1}$) gemiddeld over alle lagen en alle voorafgegangene tijd.

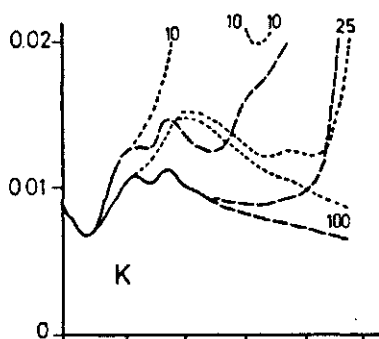
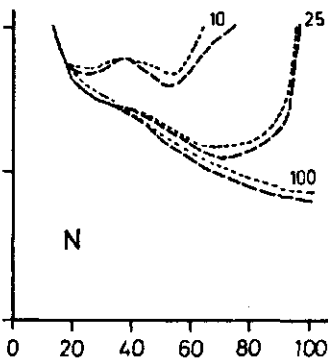
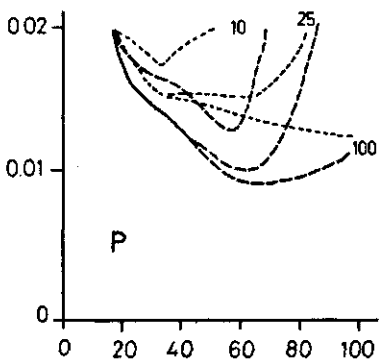
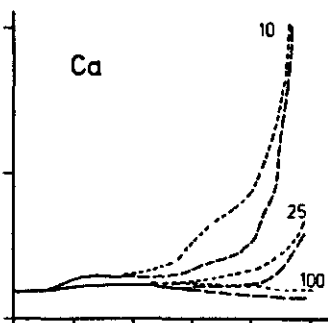
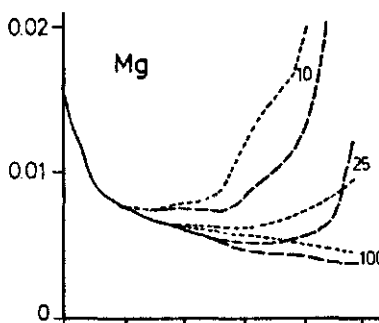
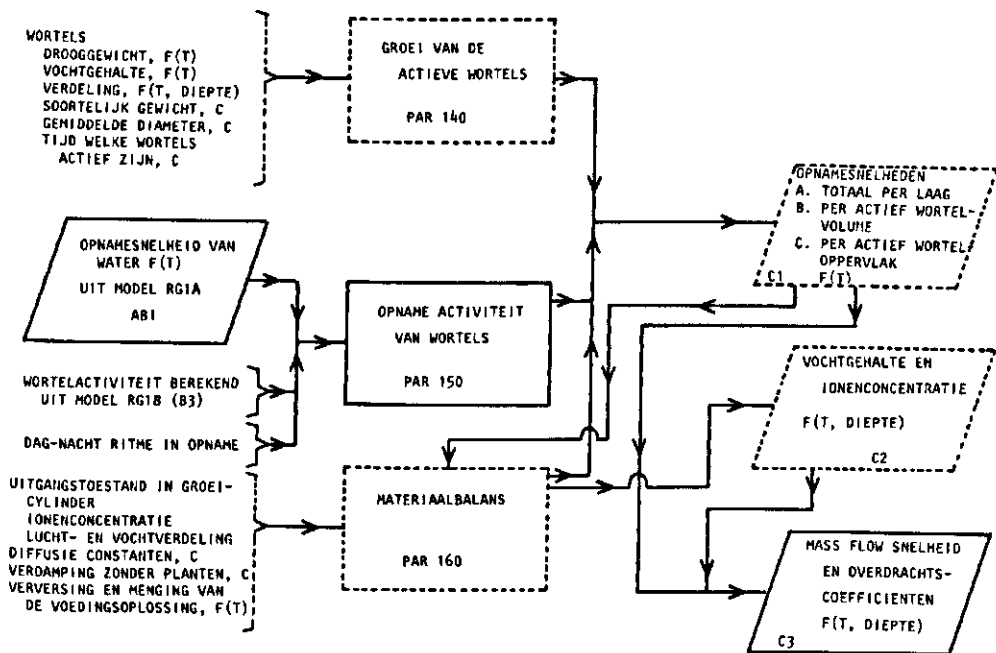


Fig. 24. Results of calculations with model RGB for roots which are 100, 25 or 10 days active (--- = first experiment, ... = second experiment, — = both experiments combined).

a: Actively absorbing root volume (ordinate in $\text{cm}^3.\text{plant}^{-1}$), b: Root activity (ordinate in $(\text{me}.\text{cm}^{-2}.\text{d}^{-1})(\text{me}.\text{ml}^{-1})^{-1}$) averaged over all layers and all preceding time.



dagen / days



als in model RG1B, gestippeld en die welke gewijzigd zijn, zijn met getrokken lijnen weergegeven. Een algemene verklaring wordt gegeven bij model RG1A.

Daarnaast kan er in model RG1C rekening mee worden gehouden, dat de opnamesnelheden van water en/of ionen 's nachts niet hetzelfde zijn als overdag. In het computerprogramma stelt NDWTUP de verhouding tussen de opnamesnelheid van water 's nachts en die overdag voor; NDIUP is hetzelfde voor de ionenopname.

De totale opnamesnelheid voor water, berekend in het DYNAMIC, is nu de ingevoerde opnamesnelheid vermenigvuldigd met een factor (FWTUP), welke afgeleid is uit NDWTUP. 's Nachts is $FWTUP = NDWTUP / (NDWTUP(1 - \text{uren licht}/24) + \text{uren licht}/24)$ en overdag is $FWTUP = 1 / (NDWTUP(1 - \text{uren licht}/24) + \text{uren licht}/24)$. Deze totale opnamesnelheid voor water wordt nu evenredig over de actieve wortels in de lagen verdeeld.

De ionenopnamesnelheid per laag is gelijk aan de wortelactiviteit vermenigvuldigd met het oppervlak van de actieve wortels in die laag en met de ionenconcentratie in die laag. Evenals bij de wateropname wordt de ionenopnamesnelheid vermenigvuldigd met een factor (FIUP) die is afgeleid uit de verhouding tussen de opnamesnelheid 's nachts en die overdag.

Berekeningen In model RG1C werd voor de berekening gebruikgemaakt van waarden voor de wateropnamesnelheid welke gemiddelden waren van de wateropnamesnelheden van het eerste en tweede experiment uit paragraaf 3.3.1. Voor de wortelactiviteit werden waarden gekozen zoals die in fig. 24b omstreeks de 70ste dag voorkwamen met de veronderstelling dat wortels 10 of 100 dagen actief zijn.

Omdat er maar weinig gegevens over het dag-nacht-ritme in de ionenopname beschikbaar

waren, werd aangenomen dat de ionenopnamesnelheid 's nachts hetzelfde was als overdag. Bij de wateropname werd enerzijds aangenomen dat er geen verschil in opnamesnelheid 's nachts en overdag was (hypothese NDWTUP=1,0 genoemd). Anderzijds werd de gemeten verhouding 1 : 10 (paragraaf 3.3.2) voor de opnamesnelheid 's nachts en overdag gebruikt (hypothese NDWTUP=0,1).

Tabel 23 geeft de maximale en minimale concentraties weer die optraden tijdens de simulaties met model RG1C. Bij de hypothese NDWTUP=1,0 waren de verschillen met de gegevens van tabel 22 (model RG1B) niet groot. Bij de veronderstelling NDWTUP=0,1 werd 's nachts nauwelijks water opgenomen, terwijl de ionenopname gewoon doorging. Er werden dus weinig ionen door mass flow naar de wortels aangevoerd. Behalve voor calcium waren in dit geval de minimumconcentraties dan ook lager, dan bij de hypothese NDWTUP=1,0. Daar de totale wateropname per dag bij beide veronderstellingen hetzelfde was, en daar bij NDWTUP=0,1 de wateropnamesnelheid 's nachts lager was dan die bij NDWTUP=1,0, werd bij NDWTUP=0,1 de wateropnamesnelheid overdag hoger dan bij NDWTUP=1,0. De aanvoer van ionen naar de wortels was dus bij NDWTUP=0,1 overdag groter, evenals de concentraties rond de wortels, resulterende in maximumconcentraties die hoger zijn dan bij NDWTUP=1,0.

In fig. 25 worden de met model RG1C berekende totale hoeveelheden geaccumuleerde ionen en de overdrachtscoëfficiënten weergegeven met de hypothese dat de wateropname

Tabel 23. Minimale en maximale ionenconcentraties bij de twee hypothesen voor het dag-nacht-ritme in de wateropname (me.ml^{-1}), berekend bij simulaties met model RG1C voor de periode liggende tussen dag 17 en dag 90. De bovenste laag is buiten beschouwing gelaten omdat de concentraties in die laag meer varieerden dan in de andere lagen. Vóór dag 17 en na dag 90 waren de invoergegevens minder betrouwbaar.

	Tijd welke wortels actief zijn TACTRT (dagen)	Wortel-activiteit RTACT ($\frac{\text{me.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}}{\text{me.ml}^{-1}}$)	Hypothese NDWTUP = 1.0		Hypothese NDWTUP = 0.1	
			minimum	maximum	minimum	maximum
K^+	100	0.010	0.0044	0.0060	0.0038	0.0066
	10	0.020	0.0045	0.0082	0.0043	0.0091
Ca^{2+}	100	0.002	0.010	0.014	0.0010	0.013
	10	0.005	0.010	0.014	0.0010	0.017
Mg^{2+}	100	0.005	0.0040	0.0047	0.0035	0.0059
	10	0.012	0.0037	0.0055	0.0035	0.0064
NO_3^-	100	0.010	0.011	0.015	0.009	0.017
	10	0.020	0.011	0.020	0.011	0.023
H_2PO_4^-	100	0.010	0.0007	0.0010	0.0006	0.0014
	10	0.025	0.0007	0.0014	0.0006	0.0015
Time during which roots are active TACTRT (days)		Root activity RTACT ($\frac{\text{me.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}}{\text{me.ml}^{-1}}$)	minimum	maximum	minimum	maximum
			Hypothesis NDWTUP = 1.0		Hypothesis NDWTUP = 0.1	

Table 23. Minimum and maximum concentration of ions for the two hypotheses about the diurnal rhythm in water uptake (me.ml^{-1}), calculated by simulations with model RG1C for the period between day 17 and day 90. The upper layer is not considered because concentrations in this layer varied more than in the other layers. The input data before day 17 and after day 90 were less reliable.

Fig. 25. Accumulatie (links, ordinaat in me.plant^{-1}) en overdrachtscoëfficiënten (rechts, ordinaat dimensieloos) van verschillende ionen tijdens de groei bij de veronderstelling dat wortels 10 of 100 dagen actief zijn, berekend met model RG1C. (x = waarnemingen in het eerste experiment, o = waarnemingen in het tweede experiment).

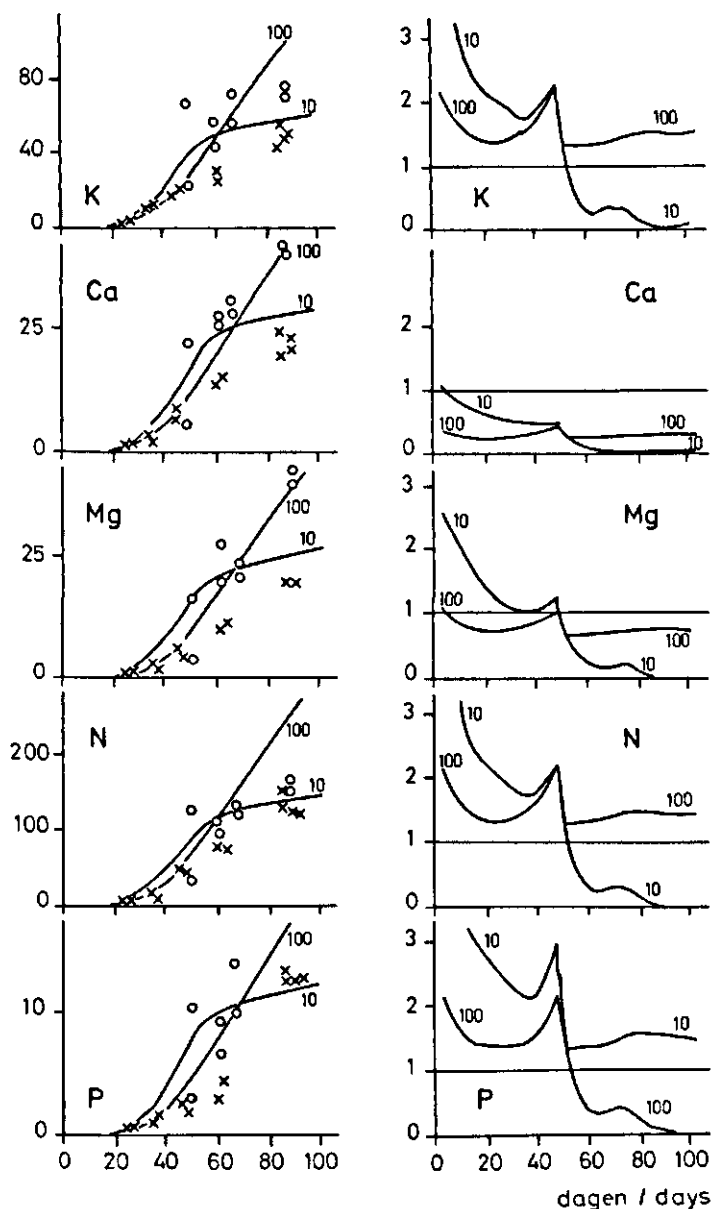


Fig. 25. Accumulation (on the left, ordinate in me.plant^{-1}) and transfer coefficients (on the right, ordinate dimensionless) of different ions during the growth for the hypotheses that roots are 100 or 10 days active, calculated with model RG1C. (x = observations in the first experiment, o = observations in the second experiment).

's nachts hetzelfde was als overdag ($NDWTUP=1,0$) en dat de wortels 100 of 10 dagen actief waren. Bij de hypothese $NDWTUP=0,1$ was de accumulatie van ionen bijna dezelfde als bij de veronderstelling $NDWTUP=1,0$. Dit was te verwachten, omdat weliswaar 's nachts de concentraties bij $NDWTUP=0,1$ lager waren en dus de ionenopname (= wortelactiviteit x actief worteloppervlak x ionenconcentratie) lager was, maar daarentegen beide overdag hoger waren, zodat de totale accumulatie onafhankelijk bleef van de hypothese. Over korte tijden bekeken vertoonden de overdrachtscoëfficiënten wel verschillen (zie model RG1CS), maar deze zouden in presentaties zoals in fig. 25 niet zichtbaar worden, doordat het oplossend vermogen te gering is.

De totale ionenaccumulatie die in fig. 25 wordt weergegeven, is berekend door het produkt van wortelactiviteit, ionenconcentratie en actief wortelvolumen te integreren. Bij de berekening werd verondersteld dat de wortelactiviteit constant is in de tijd. De invloed van de ionenconcentratie is gering door veelvuldig homogeniseren en verversen. De vorm van de curven voor de accumulatie van ionen is dus uitsluitend afhankelijk van de hoeveelheid actief wortelvolumen. De schaal waarop de curven kunnen worden afgebeeld wordt bepaald door de waarden die voor de wortelactiviteiten gekozen worden.

De pieken omstreeks dag 50 in de lijnen die het verloop van de overdrachtscoëfficiënten in fig. 25 weergeven, en de sterke dalingen daarna, kunnen verklaard worden uit het verloop van het totaal absorberend worteloppervlak (hetgeen gelijkvormig is aan het verloop van het totaal absorberend wortelvolumen in fig. 24b). De sterke daling in de hoeveelheid absorberende wortel na dag 50 wordt veroorzaakt door het feit dat het vochtgehalte in de bovenste laag rond dag 50 zo gering geworden is, dat de aldaar aanwezige wortels geen water en ionen meer konden opnemen.

Hoewel het op grond van fig. 24b niet waarschijnlijk lijkt dat, bij de gekozen levensduur van de actieve wortels, de wortelactiviteit in werkelijkheid constant was, volgt uit fig. 25 dat met constante wortelactiviteiten lijnen voor de ionenaccumulatie verkregen worden die niet al te slecht door de gemeten punten lopen. Er moet nog worden opgemerkt dat door het wijzigen van de bij de berekening gebruikte waarden voor de wortelactiviteit de ligging van de lijnen nog beter aan de waarnemingen zou kunnen worden aangepast.

4.4.5 Submodel RG1CS: opname in verschillende lagen onder invloed van de wortelactiviteit gedurende enkele dagen

Beschrijving Model RG1CS beschrijft dezelfde proeven als model RG1C, maar slechts gedurende een periode van enkele dagen. De invoer van gegevens is iets eenvoudiger dan die in model RG1C. Uitgaande van de hypothese dat wortels een bepaald aantal dagen actief zijn, worden de in model RG1B berekende actieve wortelvolumes in alle lagen direct in het programma ingevoerd. Ook het totale wortelvolumen (actieve + niet meer actieve wortels) in iedere laag wordt in beschouwing genomen om de berekening van de hoeveelheid oplossing in iedere laag mogelijk te maken (paragraaf 4.4.3). Overigens worden dezelfde gegevens als die voor model RG1C ingevoerd, maar nu voor de beschouwde periode van enkele dagen.

Tabel 24. De groeiperioden waarin de opnamen van voedingsionen gesimuleerd werden in model RG1CS met behulp van in model RG1B berekende wortelactiviteiten bij de veronderstelling dat wortels 100 dagen actief zijn. $((\text{me.cm}^{-2}.\text{d}^{-1})(\text{me.ml}^{-1})^{-1})$.

	Groeiperiode (dagen)	Wortelactiviteit
$\text{K}^+ 2$	38-42	0.027-0.021
$\text{Ca}^{2+} 1$	72-76	0.0007-0.0006
$\text{NO}_3^- 1$	34-38	0.013-0.009
$\text{H}_2\text{PO}_4^- 1$	54-58	0.0015-0.0030
	Growth period (days)	Rootactivity

Table 24. The growth periods over which uptake of nutrients was simulated with model RG1CS using in model RG1B calculated root activities for the hypotheses that roots are 100 days active $((\text{me.cm}^{-2}.\text{d}^{-1})(\text{me.ml}^{-1})^{-1})$.

Berekeningen Tabel 24 verschaft informatie over de groeiperioden waarin voor verschillende ionen de opnameprocessen gesimuleerd werden. Deze perioden werden gekozen op grond van de ervaring dat in die perioden de overdrachtscoëfficiënten berekend met model RG1B de meest extreme waarden vertoonden, met andere woorden de perioden waarin de hoeveelheden opgenomen voedingsionen zowel in positieve zin als in negatieve zin de grootste verschillen lieten zien met de hoeveelheden ionen die via mass flow de wortel bereikten. De tabel vermeldt tevens de met behulp van model RG1B voor die perioden berekende wortelactiviteiten.

In fig. 26 wordt een voorbeeld gegeven van het verloop van de overdrachtscoëfficiënten van kalium in de bovenste laag en in de vijfde laag van boven. De figuur geldt voor de hypothese dat de snelheid van wateropname 's nachts hetzelfde was als overdag (NDWTUP=1,0). Bij de veronderstelling dat NDWTUP=0,1 - hetgeen overigens een méér realistische hypothese is - werd voor kalium een beeld verkregen dat in grote trekken over-

Fig. 26. Overdrachtscoëfficiënten voor kalium in laag 1 en laag 5 berekend met model RG1CS. ($\vee$ = homogenisatie van de voedingsoplossing, ∇ = verversing van de voedingsoplossing, NDWTUP = 1,0).

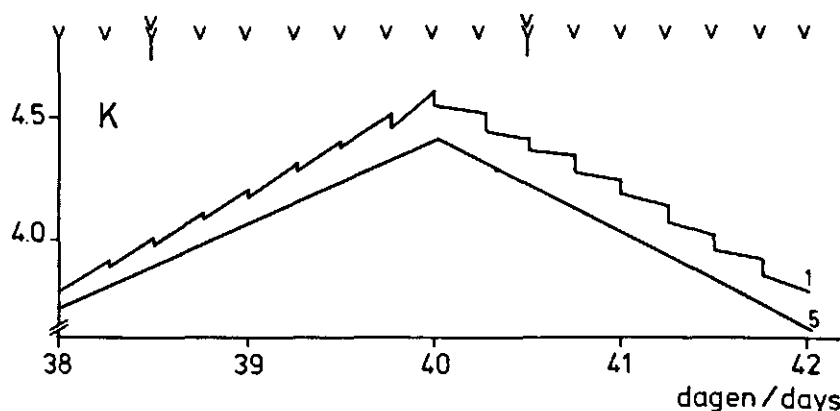


Fig. 26. Transfer coefficients for potassium in layer 1 and layer 5 calculated with model RG1CS. ($\vee$ = homogenisation of the nutrient solution, ∇ = renewal of the nutrient solution, NDWTUP = 1.0).

eenkomt met het hierna te presenteren beeld voor calcium. De vorm van de curven in fig. 26 wordt bepaald door het feit dat de waarden voor de wortelactiviteiten slechts voor drie tijdstippen, namelijk dag 38, 40 en 42, gegeven waren en dat de wortelactiviteit op dag 40 het hoogst bleek geweest te zijn.

De zaagtand-curve voor de bovenste laag (laag 1) in fig. 26 werd veroorzaakt door het telkens homogeniseren van de voedingsoplossing. Doordat de opnamesnelheid voor kalium hoger was dan de mass flow-snelheid, daalde de concentratie rond de wortels en daalde ook de mass flow-snelheid (= wateropnamesnelheid x concentratie), waardoor de waarden van de overdrachtscoëfficiënt (= opnamesnelheid/mass flow-snelheid) tussen twee homogenisaties telkens een opwaartse trend vertoonden. Aangezien de hoeveelheid wortels in laag 5 veel kleiner was dan in de bovenste laag en aangezien de hoeveelheid vloeistof in laag 5 groter was dan bovenin, werd het zaagtand-effect voor laag 5 niet zichtbaar.

In fig. 27 wordt de over alle lagen gemiddelde overdrachtscoëfficiënt voor calcium gegeven. Vanwege de te grote schaal van de figuur zijn invloeden van homogenisatie en verversing niet zichtbaar. De getrokken lijn geldt voor de veronderstelling dat de wateropnamesnelheid overdag niet verschilde van 's nachts; de gestippelde lijn geeft de overdrachtscoëfficiënt weer wanneer de opnamesnelheid van water 's nachts 1/10 was van die overdag. Bij een daglengte van 14 uur is de wateropnamesnelheid 's nachts een factor 0,16 en overdag een factor 1,6 maal de wateropnamesnelheid bij de veronderstelling dat er geen dag-nacht-ritme is. Dezelfde factoren komen tot uitdrukking in de mass flow-

Fig. 27. Overdrachtscoëfficiënten voor calcium gemiddeld over alle lagen voor de twee hypothesen betreffende de wateropnamesnelheid 's nachts en overdag, berekend met model RG1CS. ($\checkmark$ = homogenisatie van de voedingsoplossing, Ψ = verversing van de voedingsoplossing, — = (NDWTUP = 1,0), ... = (NDWTUP = 0,1)).

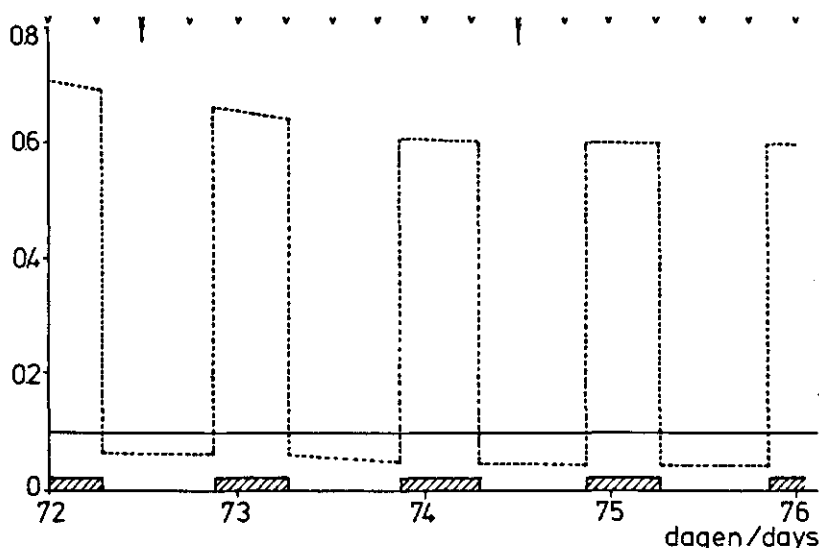


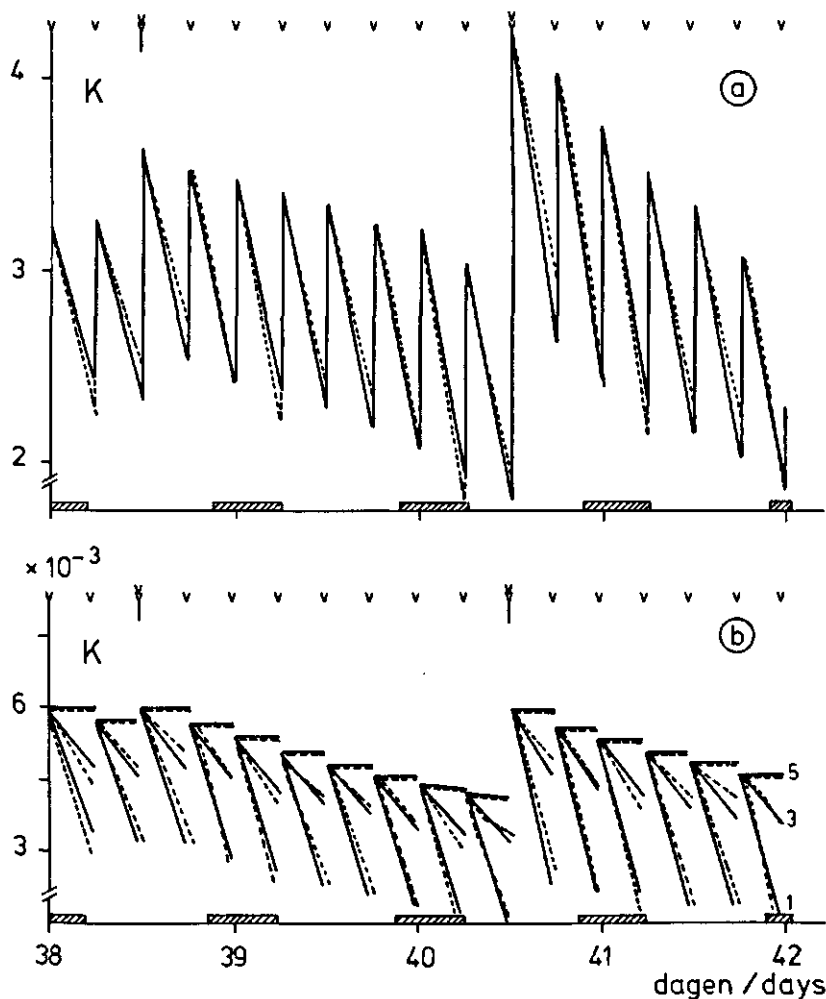
Fig. 27. Transfer coefficients for calcium, averaged over all layers for the two hypotheses concerning the rate of water uptake during night and day, calculated with model RG1CS. ($\checkmark$ = homogenisation of the nutrient solution, Ψ = renewal of the nutrient solution, — = (NDWTUP = 1.0), ... = (NDWTUP = 0.1)).

snelheden en dus het omgekeerde van deze factoren in de overdrachtscoëfficiënt. De stippellijn in fig. 27 ligt daarom dus overdag een factor van 1,6 lager en 's nachts een factor 1/0,16 hoger dan de getrokken lijn.

Het verloop van de opnamesnelheden van ionen en van de concentraties in geselecteerde lagen wordt weergegeven in fig. 28a-i voor de ionen en perioden vermeld in tabel 24. De opnamesnelheden weergegeven in fig. 28a-i zijn de over alle lagen gesommeerde totale opnamesnelheden in me per plant per dag.

Bij kalium was de opnamesnelheid van dag 38 tot 42 veel groter dan de mass flow-snelheid (vergelijk fig. 26). Na iedere homogenisatie daalde de concentratie rond de

Fig. 28. Verloop van de opnamesnelheden (a, c, e en f) (ordinaat in $\text{me.d}^{-1}.\text{plant}^{-1}$) en concentraties (b, d, f, h en i) (ordinaat in me.ml^{-1}) in laag 1, 2 (alleen in sommige figuren), 3 en 5 voor kalium (a en b), calcium (c en d), stikstof (e en f) en fosfor (g, h en i) bij twee hypothesen betreffende de wateropnamesnelheden overdag en 's nachts ($\text{---} = (\text{NDWTUP} = 1,0)$, $\text{---} = (\text{NDWTUP} = 0,1)$), V = homogenisatie van de voedingsoplossing, Y = verversing van de voedingsoplossing), berekend met model RGICS.



wortels derhalve steeds snel (fig. 28b), waardoor ook de opnamesnelheid (= wortelactiviteit x actief wortelvolumen x concentratie) daalde (fig. 28a). Door iedere homogenisatie werd de concentratie weer hoger, maar alleen bij verversing van de voedingsoplossing werd het oude niveau weer bereikt (namelijk op dag 38,5 en 40,5; fig. 28b). Ook wanneer rekening gehouden werd met het feit dat de opnamesnelheid van water 's nachts 1/10 van die van overdag was, bleef de kaliumopnamesnelheid 's nachts hoger dan de mass flow-snelheid, zij het in mindere mate dan bij de veronderstelling dat de wateropnamesnelheid constant was. Hierdoor liggen de stippellijnen 's nachts lager dan de getrokken lijnen en overdag hoger.

Voor calcium was de opnamesnelheid lager dan de mass flow-snelheid. De figuren (28c en d) voor calcium vertonen dan ook het omgekeerde beeld in vergelijking met dat voor kalium, in die zin dat waar de kaliumopnamesnelheden afnamen, toenemende calciumopnamesnelheden gevonden werden. Werd gesimuleerd dat de transpiratie 's nachts lager was dan overdag, dan benaderde volgens de gegevens van fig. 27 's nachts de opnamesnelheid

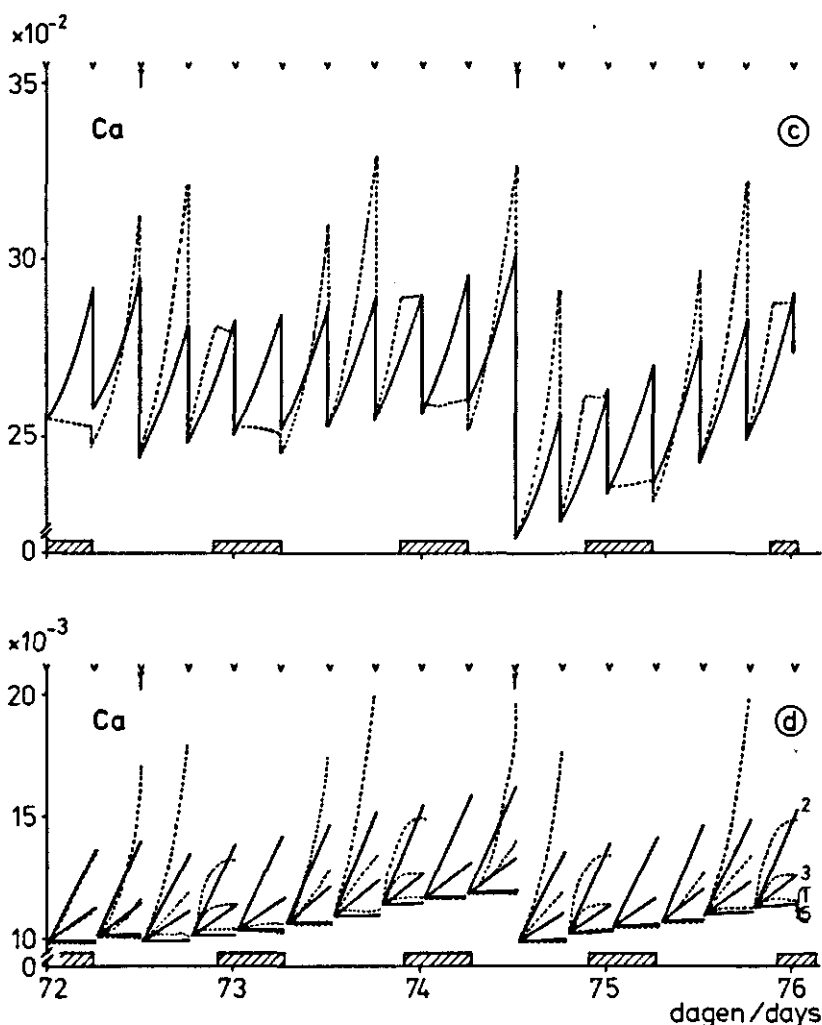


Fig. 28.

voor calcium de mass flow-snelheid. Uit fig. 28d blijkt dat inderdaad de concentraties van calcium rond de wortels 's nachts nauwelijks veranderde en dat dus de calciumopname-snelheid 's nachts bijna constant bleef. Daarentegen werden beide overdag hoger dan bij de veronderstelling dat water 's nachts even snel werd opgenomen als overdag. De resultaten verkregen voor de lagen 1 en 5 waren bijna identiek. De geringe activiteiten in laag 1 moeten toegeschreven worden aan het vrijwel ontbreken van vocht, die van laag 5 aan het vrijwel ontbreken van wortels.

Het beeld dat stikstof vertoont (fig. 28e en f) lijkt veel op dat van kalium, maar omdat de overdrachtscoëfficiënt bij stikstof wat lager was (zie fig. 22c), was het verschil tussen de twee hypothesen betreffende de wateropname groter. Na dag 36 kan worden geconstateerd dat de dalende trend in de opnamesnelheid sterker wordt dan tijdens de twee daaraan voorafgaande dagen. Dit is een gevolg van de met model RG1B berekende wortelactiviteit die hier als ingevoerde waarde gebruikt is.

Bij de simulatie van de fosfaatopname van dag 54 tot 58 deed zich een ander ver-

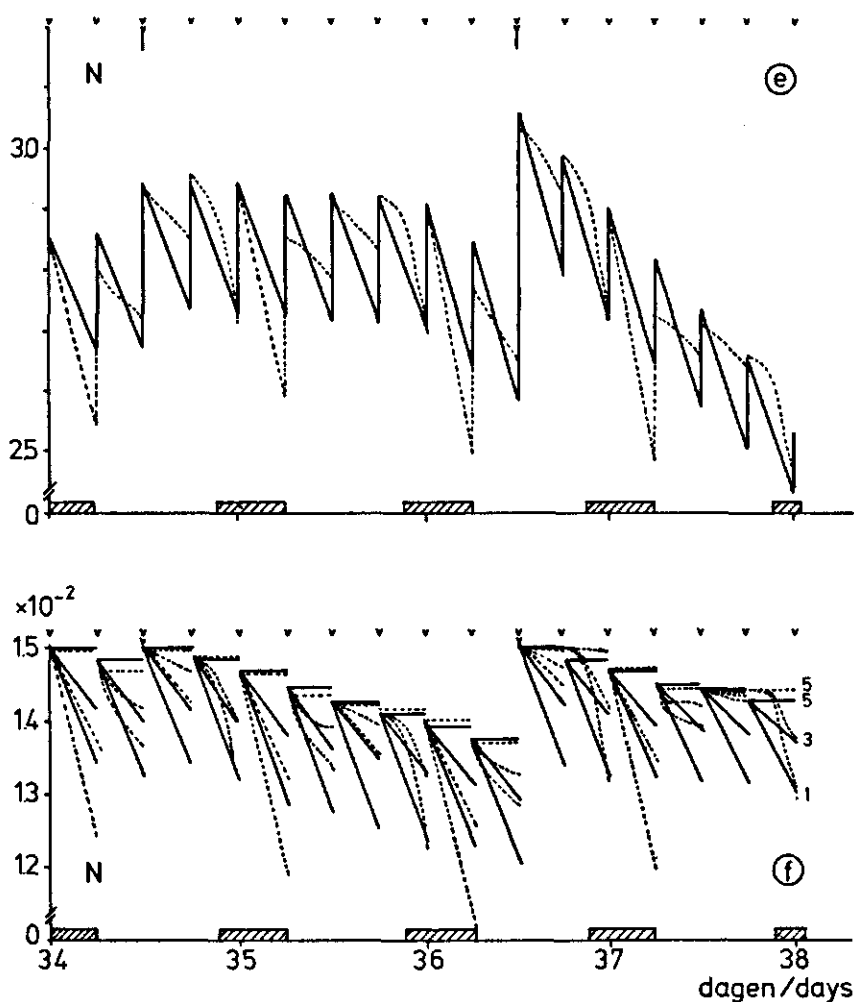


Fig. 28.

schijnsel voor. Beschouwen we eerst de figuren voor de veronderstelling dat de wateropname 's nachts en overdag even snel verliep, dan vallen de hoge pieken in fosfaatopnamesnelheid (getrokken lijnen van fig. 28g) op, die na iedere homogenisatie tot dag 56 optreden. De oorzaak hiervoor moet gezocht worden in het lage vochtgehalte in de bovenste laag, dat na dag 50 optrad als gevolg van het dan aanwezige volume wortels (zie bij model RG1B). De hoeveelheid vocht in de bovenste laag blijkt dan niet meer voldoende

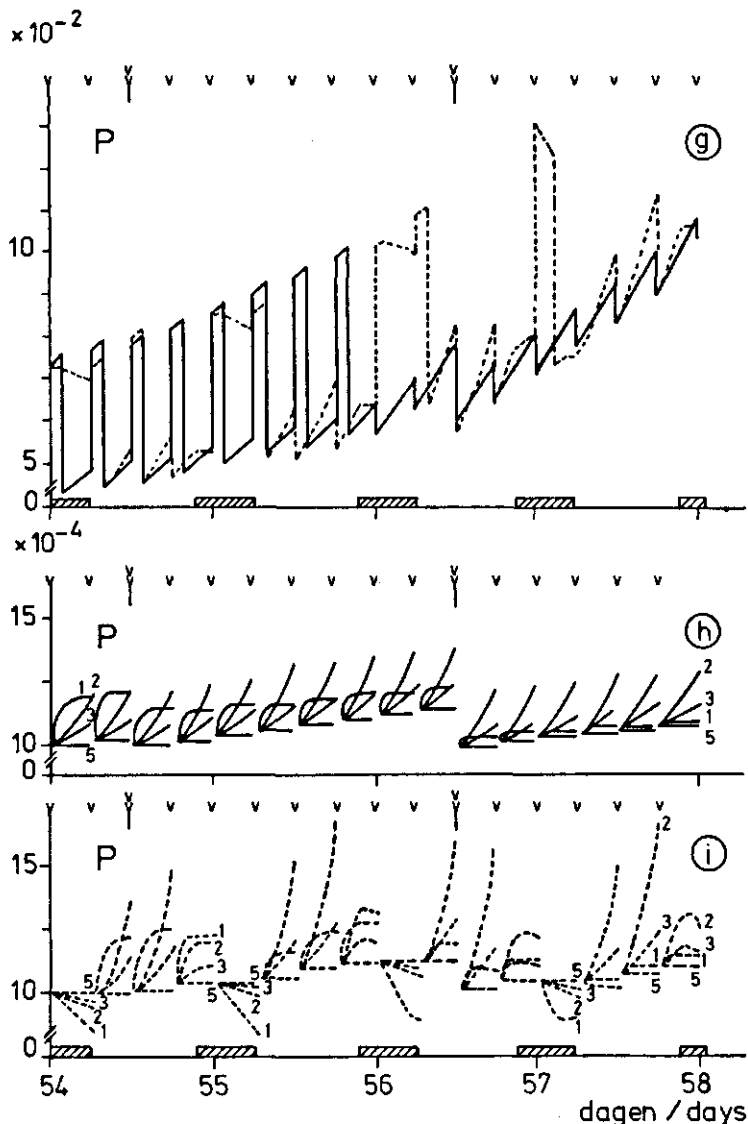


Fig. 28. Uptake rates (a, c, e and f) (ordinate in $\text{me.d}^{-1}.\text{plant}^{-1}$) and concentrations (b, d, f, h, and i) (ordinate in me.ml^{-1}) in layer 1, 2 (in some figures only), 3, and 5 for potassium (a and b), calcium (c and d), nitrogen (e and f) and phosphorus (g, h, and i) for the two hypotheses concerning the rate of water uptake during day and night (— = (NDWTUP = 1.0), ... = (NDWTUP = 0.1), v = homogenisation of the nutrient solution, Y = renewal of the nutrient solution), calculated with model RG1CS.

geweest te zijn om ionen- en wateropname gedurende zes uur mogelijk te maken (zes uur is de tijd tussen twee homogenisaties van de oplossing). Hierbij werd verondersteld dat water- en ionenopname niet meer mogelijk waren bij minder dan 5 % (v/v) oplossing en dat transport van oplossing tussen de lagen boven de waterspiegel niet mogelijk was. Na iedere homogenisatie was het vochtgehalte eerst nog korte tijd meer dan 5%, daarna minder, waardoor alle wortels in de bovenste laag weg vielen bij het opnameproces en zo de opnamesnelheid (= wortelactiviteit x absorberend wortelvolume x ionenconcentratie) veel lager werd. Om streeks dag 56 werd de tijd waarin meer dan 5% water in laag 1 aanwezig was zo kort (korter dan 72 min), dat de piek niet meer zichtbaar werd in de figuur. Dat de opname in de bovenste laag na korte tijd stopte, blijkt ook uit fig. 28h, die laat zien dat de concentratie in laag 1 na iedere homogenisatie na een korte stijging constant bleef. Naarmate de tijd voortschreed, werd het moment waarop de concentratie constant werd, steeds sneller bereikt; bij dag 58 ontstond er nauwelijks meer verschil in concentratie tussen laag 1 en laag 5 (in laag 5 bevonden zich nog weinig wortels).

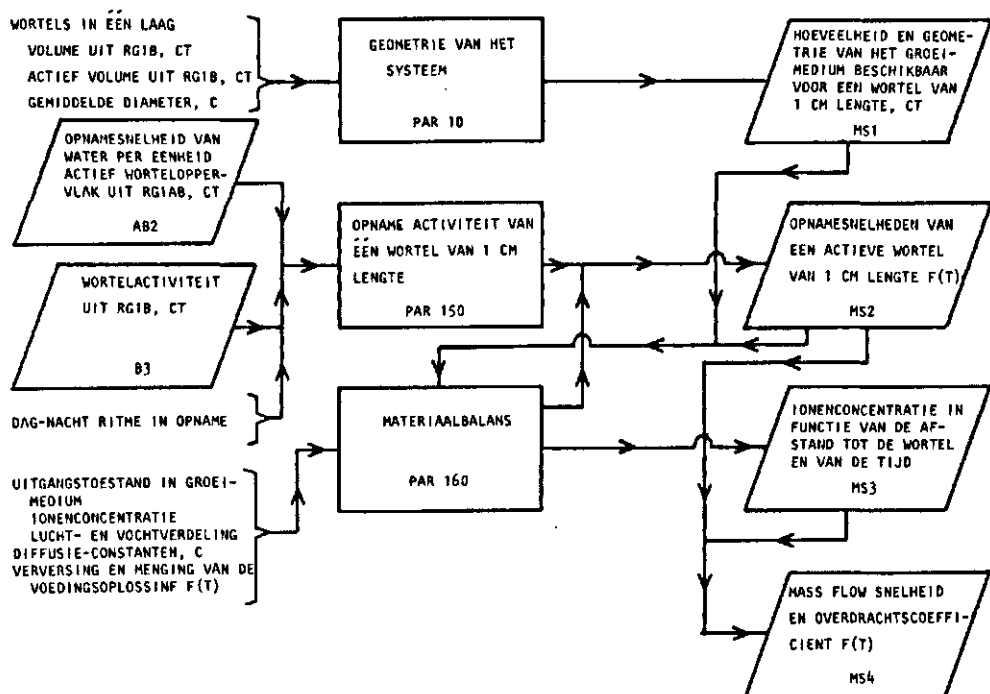
Bij de simulatie van een niet-constante wateropnamesnelheid (gestippelde lijnen in fig. 28g en i) is het beeld overdag hetzelfde als bij de getrokken lijnen. 's Nachts was er weinig wateropname en het vochtgehalte zakte in die periode dan ook niet onder de 5%, waardoor de fosfaatopnamesnelheid hoog bleef. De fosfaatconcentratie daalde 's nachts wel, terwijl deze overdag steeg (fig. 28i).

Bij de simulaties die de in fig. 28a-i getoonde resultaten opleverden, werd aangenomen dat de wortels de volle 100 dagen actief waren. Bij de veronderstellingen dat de wortels slechts 25 en 10 dagen actief opnamen, werden vrijwel dezelfde beelden verkregen als bij de veronderstelling dat wortels 100 dagen actief waren. Dit was ook te verwachten, omdat de wateropnamesnelheid en de wortelactiviteiten die in model RG1CS zijn ingevoerd, bij de drie hypothesen steeds uit dezelfde experimenteel bepaalde waarden met behulp van model RG1B berekend waren. Door homogenisaties en verversingen was ook hier de invloed van de ionenconcentraties in de voedingsoplossing en van een eventueel aanwezig dag-nacht-ritme op de totale uiteindelijk opgenomen hoeveelheden ionen gering.

Wanneer de bovenste laag buiten beschouwing wordt gelaten, zijn de concentratieveranderingen in fig. 28a-i berekend met model RG1CS van dezelfde orde van grootte als die welke met model RG1C berekend werden (tabel 23). Een verfijning van het model geeft dus wel een meer gedetailleerd inzicht in het verloop van de ionenconcentraties in de verschillende lagen, maar verandert weinig aan de conclusies van het grove model. Dit is ook niet te verwachten, zolang in het grove model een voor de nauwkeurigheid voldoende kleine tijdstap gebruikt wordt.

4.4.6 Submodel RG1MS: opname door één wortel van één cm lengte gedurende enkele dagen in één laag

Beschrijving Het doel van model RG1MS is om uitgaande van de opname van voedingsionen door 1-cm lange wortel inzicht te verkrijgen in het verloop van de concentratie van voedingsionen in de directe omgeving van de wortel. Het volgende schema geeft een overzicht van de invoer- en uitvoerparameters. Een algemene verklaring wordt gegeven bij model RG1A. In dit model wordt, uit het volume van de actieve wortels en de gemiddelde



diameter van de wortels, in één laag berekend welk volume zand + voedingsoplossing in die laag beschikbaar is voor een actieve wortel van 1 cm lang. Aangenomen wordt nu dat dit volume zich cilindervormig rond de wortel bevindt, waarbij deze cylinder verdeeld wordt in 20 of minder schillen. De eerste schil bevindt zich het dichtst bij de wortel en heeft een dikte gelijk aan de gemiddelde lengte van de wortelharen. Het overige deel van de cylinder wordt verdeeld in maximaal 19 schillen met een constante dikte, die groter is dan of gelijk is aan de lengte van de wortelharen.

De opnamesnelheid van water per eenheid actief worteloppervlak, zoals in model RG1AB berekend werd, is in dit model ingevoerd. Ook worden uit model RG1B de wortelactiviteiten voor de ionen ingevoerd. Overigens worden dezelfde waarden voor de ingevoerde grootheden gebruikt als voor model RG1CS, maar nu voor slechts één laag.

Naast de opnamesnelheid wordt de ionenconcentratie berekend als functie van de afstand tot de wortel en als functie van de tijd. Ook worden mass flow-snelheid en overdrachtscoëfficiënten berekend.

Bij de berekening van de concentraties wordt, net als in de vorige modellen, rekening gehouden met vochttransport (alle verbruikte water wordt direct aangevuld), met transport van ionen door vloeistoftransport en met diffusie van ionen ten gevolge van concentratiegradiënten. Alle transport is radiaal naar of van de wortel.

Verondersteld wordt enerzijds dat de concentratie van de oplossing die de buitenste schil binnenstroomt, dezelfde is als die in de buitenste schil. Het is anderzijds ook mogelijk te simuleren dat de concentratie buiten de beschouwde cylinder gelijk is aan de beginconcentratie van het betreffende ion in de voedingsoplossing.

Berekeningen De berekeningen werden uitgevoerd voor de opname van kalium op dag 39 en dag 61 in laag 4, waarbij werd aangenomen dat de wortels 10 dagen actief waren. Bij de veronderstelling dat wortels langer dan 10 dagen actief waren en in lagen hoger dan laag 4 waar meer wortels aanwezig waren dan in laag 4, was simulatie niet mogelijk, doordat in zulke gevallen de hoeveelheid voor één wortel beschikbaar voedingsmedium zo klein werd dat deze niet meer in fysisch zinvolle schillen verdeeld kon worden.

De gegevens berekend met model RG1B werden ingevoerd in het model RG1MS. Er werd berekend hoeveel medium voor één wortel van één cm lengte beschikbaar was, waarbij werd uitgegaan van het in de experimenten nauwkeurig bepaalde wortelvolumen en van een gemiddelde worteldiameter, waarvan werd aangenomen dat deze 0,01; 0,05; 0,20 of 0,50 cm bedroeg. Bij worteldiameters anders dan 0,01 cm werden de waarden voor wateropnamesnelheid per actief worteloppervlak en voor wortelactiviteit zodanig aangepast dat de opnamesnelheden per plant voor water en kalium gelijk waren aan de in model RG1B berekende waarden. Steeds werd één gemiddelde diameter voor alle wortels in laag 4 gebruikt.

Voor de lengte van de wortelharen (= de dikte van de binnenste schil rond de wortels = minimale dikte van de overige schillen) werden waarden tussen 0,01 en 0,20 cm gekozen.

In tabel 25 worden waarden van de straal van de voor 1 cm wortel beschikbare cylinder gegeven bij de verschillende veronderstellingen voor de gemiddelde dikte van de wortels. Deze straal neemt toe bij een toename van de gemiddelde worteldiameter. Ook is het aantal schillen (maximaal 20) gegeven, waarin de cylinder verdeeld kan worden. Daarnaast worden in tabel 25 de kaliumconcentraties na 6 uur (= tijd tussen twee homogenisaties) gesimuleerd. Hierbij werd enerzijds aangenomen dat de gesimuleerde opnameperiode overdag lag, anderzijds werd de opname 's nachts gesimuleerd.

Over het algemeen steeg of daalde de concentratie bij deze simulaties slechts weinig. Wanneer de cylinder in meer dan 10 schillen verdeeld kon worden en de berekening nauwkeurig genoeg (DELTA zeer klein) uitgevoerd werd, trad binnen een paar uur een evenwicht in de kaliumconcentratie op ('steady state'). De concentratie in de buitenste schil week dan meestal niet af van de oorspronkelijke concentratie. Bij de kleinste gekozen worteldiameters was de bijbehorende opnamesnelheid zo hoog dat zich geen 'steady state' instelde.

In fig. 29 worden voorbeelden van het verloop van de concentraties in de wortelomgeving en van de kaliumopnamesnelheid gegeven. Het blijkt dat op dag 39 de snelheid waarmee kalium wordt opgenomen groter is dan de snelheid waarmee het ion via mass flow wordt aangevoerd. Daarbij was de opnamesnelheid zo hoog dat in de periode van 6 uur de kaliumconcentratie rond de wortel bleef afnemen. Op dag 61 was de aanvoersnelheid van kalium overdag voldoende om de door de wortel opgenomen hoeveelheid aan te vullen. 's Nachts was vanwege de afgenomen mass flow de aanvoersnelheid daartoe niet in staat.

Zoals reeds uit tabel 25 kon worden opgemaakt, werd bij de hiervoor beschreven simulaties met model RG1MS verondersteld dat de ionenconcentratie van de oplossing die de buitenste schil binnenstroomde een concentratie had die gelijk was aan die van de oplossing in de buitenste schil. De andere hypothese, namelijk dat de oplossing de buitenste schil binnenstroomt met een concentratie gelijk aan de beginconcentratie van ionen in de voedingsoplossing, wordt hier niet behandeld omdat dit in de beschreven gevallen

Tabel 25. Gegevens voortvloeiende uit de veronderstellingen betreffende worteldiameter en wortelhaar-lengte, berekend met model RGIMS, voor simulatie van de kaliumopname door 1-cm lange wortels.

DAG/DAY 39							DAG/DAY 61						
MDIAMR RADIUS LERTHR RR				IC1	ICR		MDIAMR RADIUS LERTHR RR				IC1	ICR	
uitgangskoncentratie				6.0000	6.0000		uitgangskoncentratie				6.0000	6.0000	
initial concentration							initial concentration						
0.01	0.0509	0.01	4	dag	5.8219	5.8235	0.01	0.0863	0.01	8	day	6.082	6.070
				nacht	5.6443	5.6476					night	5.983	5.983
		0.02	2	dag	5.7785	5.7795			0.02	4	dag	6.130	6.127
				night	5.5541	5.5560					nacht	5.978	5.979
0.05	0.2545	0.01 ^b	20	d	5.9932	5.9959	0.05	0.4316	0.01 ^b	20	d	6.0053 ^a	6.0000
				n	5.9885	5.9939					n	5.9991 ^a	6.0000
		0.02	11	d	5.9925	5.9949			0.02	20	d	5.0045 ^a	6.0000
				n	5.9864	5.9912					n	5.9992 ^a	6.0000
		0.05	4	d	5.9898	5.9916			0.05	8	d	6.0041 ^a	6.0000
				n	5.9799	5.9835					n	5.9994 ^a	6.0000
0.20	1.0182	0.01	20	d	5.9979 ^a	6.0000	0.20	1.7264	0.01	20	d	6.0030 ^a	6.0000
				n	5.9955 ^a	6.0000					n	5.9995 ^a	6.0000
		0.05	18	d	5.9983 ^a	6.0000			0.05	20	d	6.0020 ^a	6.0000
				n	5.9955 ^a	6.0000					n	5.9997 ^a	6.0000
		0.10	9	d	5.9983 ^a	6.0000			0.20	8	d	6.0000	6.0000
				n	5.9934 ^a	5.9978 ^a					n	6.0000	6.0000
0.50	2.5455	0.01	20	d	5.9987 ^a	6.0000	0.50	4.3161	0.01	20	d	6.0011 ^a	6.0000
				n	5.9963 ^a	6.0000					n	5.9998 ^a	6.0000
		0.05	20	d	5.9987 ^a	6.0000			0.05	20	d	6.0011 ^a	6.0000
				n	5.9965 ^a	6.0000					n	5.9998 ^a	6.0000
		0.20	11	d	5.9988 ^a	6.0000			0.20	20	d	6.0000	6.0000
				n	5.9970 ^a	6.0000					n	6.0000	6.0000

MDIAMR = gemiddelde worteldiameter (cm)/mean root diameter (cm)

RADIUS = straal van de voor 1 cm wortel beschikbare cilinder/radius of the for 1 cm root available cylinder (cm)

LERTHR = lengte wortelharen/length root hairs (cm)

RR = aantal schillen waarin de voor 1 cm wortel beschikbare cilinder verdeeld kan worden/number of peels into which the cylinder available for 1 cm root can be divided

IC1 = kaliumconcentratie in de binnenste schil na 6 uur/potassium concentration in the inner peel after 6 hours ($\text{me.}10^3.\text{ml}^{-1}$)

ICR = hetzelfde als IC1 voor de buitenste schil/the same as IC1 for the outer peel

a = vóór 6 uur simulatie was 'steady state' bereikt/before 6 hours simulation steady state was reached

b = gegevens eveneens gebruikt in fig.29/ data also used in fig.29

Table 25. Data of the simulation of potassium uptake by a one cm long root with model RGIMS for hypotheses about root diameter and length of root hairs.

geen groot effect had.

Uit de berekeningen met model RGIMS blijkt dat bij die gevallen waarin grote concentratieveranderingen verwacht kunnen worden (bij hoge worteldichtheden) simulatie niet goed mogelijk is. Onder dergelijke omstandigheden is het volume groeimeidium per lengte-eenheid wortel zodanig klein geworden, dat dit volume niet meer in fysisch homogene schillen verdeeld kan worden. Door die hoge worteldichtheden is dan anderzijds ook te verwachten dat concentratiegradiënten rond afzonderlijke wortels van ondergeschikt belang zijn in vergelijking met de concentratieveranderingen die in de laag als geheel optreden.

Fig. 29. Opnamesnelheden per cm wortel (links, ordinaat in $\text{me.}10^6.\text{d}^{-1}$) en concentraties (rechts, ordinaat in $\text{me.}10^3.\text{ml}^{-1}$) rond één wortel van kalium berekend met model RGIMS bij een gemiddelde worteldiameter van 0,05 cm en een wortelhaarlengte van 0,01 cm, overdag (—) en 's nachts (...) bij de veronderstelling dat de wateropnamesnelheid 's nachts 1/10 is van die overdag.

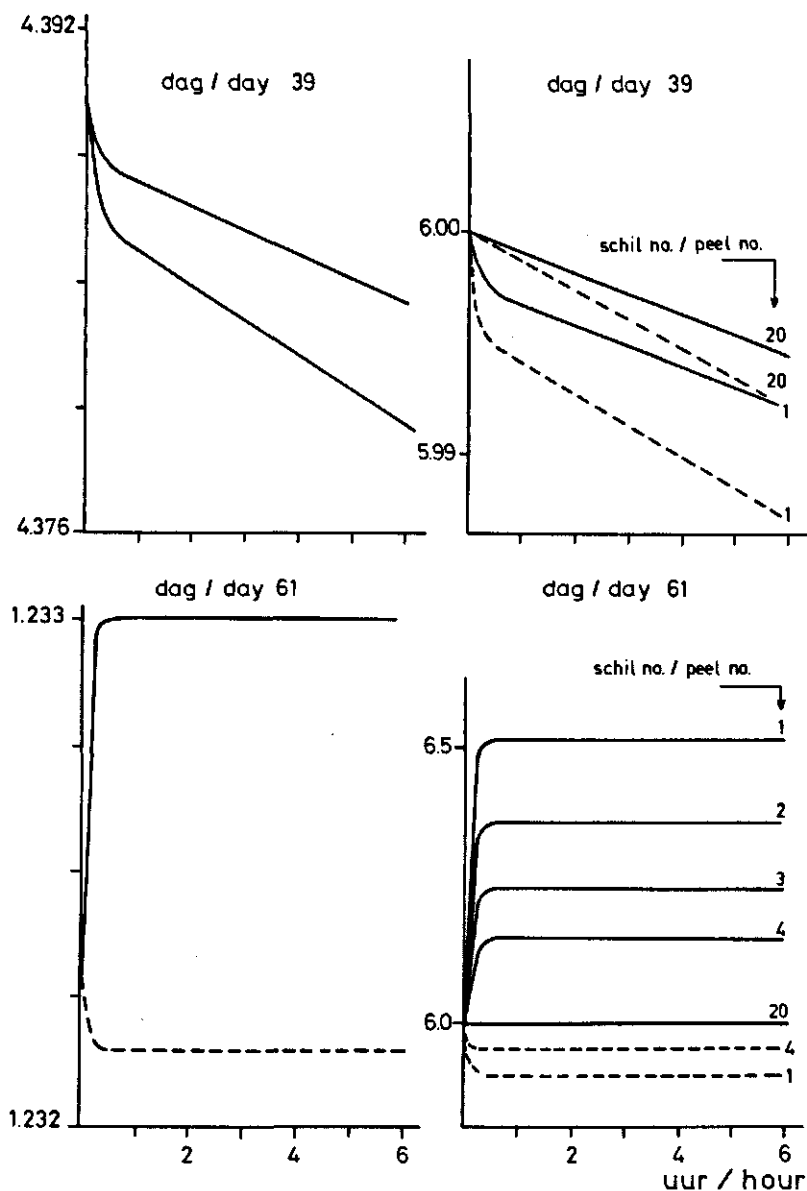


Fig. 29. Uptake rates per cm root (on the left, ordinate in $\text{me.}10^6.\text{d}^{-1}$) and concentrations (on the right, ordinate in $\text{me.}10^3.\text{ml}^{-1}$) around one root for potassium, calculated with model RGIMS for a mean root diameter of 0.05 cm and a root hair length of 0.01 cm, during the day (—) and during the night (...) for the hypotheses that the rate of water uptake during the night is 1/10th of the rate during the day.

De verschillende worteldiameters die in dit model gebruikt werden, hebben vooral invloed op de hoeveelheid groeimedum die voor één wortel van één cm lengte beschikbaar is. Het simuleren van verschillende worteldiameters leidt tot verschillen in waarden voor concentratieveranderingen rond wortels. Deze verschillen zijn voor een groot deel het gevolg van de verschillende opnamesnelheden, die zodanig bij de worteldiameters gekozen werden, dat de totale opname per plant steeds gelijk bleef.

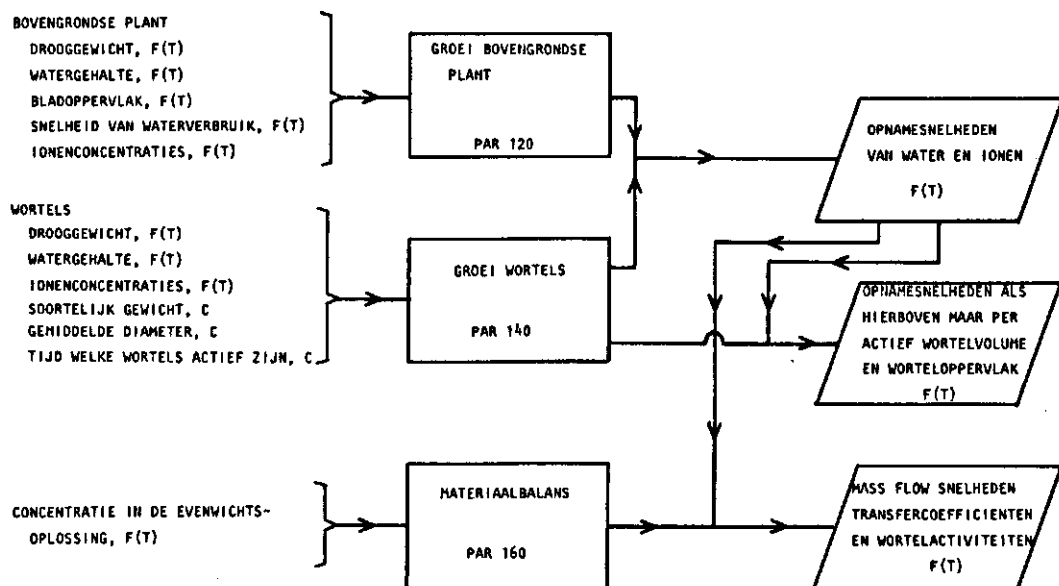
Door gebrek aan experimenteel verkregen gegevens werd niet ingegaan op het feit, dat er misschien verband bestaat tussen de activiteit en de diameter van wortels.

4.5 SIMULATIEMODEL RG2A VAN MAÏS GETEELD OP SYNTHETISCHE IONENWISSELAARS

Beschrijving Ook de proef met maïs op mengsels van synthetische ionenwisselaars werd voor simulatie gebruikt. Omdat bij deze proef slechts kleine hoeveelheden (1 liter) voedingsmedium per plant werden gebruikt, had het geen zin de processen in het wortelmilieu gedetailleerd te beschrijven. Er werd dan ook slechts één model (model RG2A) geschreven, dat niet onderverdeeld werd in submodellen.

Evenals in model RG1A worden hier de drooggewichten van en de gehalten aan vocht en voedingsionen in de bovengrondse plantdelen en in de wortels ingevoerd. Ook de gegevens betreffende gemiddelde worteldiameter en soortelijk gewicht van de wortels worden gebruikt, evenals veronderstellingen aangaande de tijdsduur waarover wortels actief kunnen zijn. Het volgende schema geeft een overzicht van de invoer- en uitvoerparameters. Een algemene verklaring wordt gegeven bij model RG1A.

In de experimenten beschreven in paragraaf 3.3.3.3 en 3.3.3.4 werden niet alle ionen gemeten waarvan men de door de plant opgenomen hoeveelheden moet kennen om pH-veranderingen te kunnen berekenen. Door opname van ongelijke hoeveelheden kationen en anionen kan de pH veranderen. Omdat de processen van uitwisseling van ionen tussen



vloeistof en hars sterk op pH-veranderingen reageren, worden zij niet in model RG2A beschreven. Daarvoor in de plaats worden de gemeten waarden van de ionenconcentraties in de evenwichtsooplossing gebruikt (als KC, CAC, MGC en PC met behulp van FUNCTION's KCTBL enz.). Uitgaande van de veronderstelling dat in ionenwisselaars zich onmiddellijk een evenwicht tussen vaste en vloeibare fase instelt, en van het feit dat de gemeten concentraties in de evenwichtsooplossing gemiddelden zijn van de concentraties 's nachts en overdag, heeft het geen zin om de invloed van dag-nacht-verschillen in wateropname te berekenen.

Evenals in de modellen RG1A tot RG1CS worden de opnamesnelheden, de opnamesnelheden per actief wortelvolumen, de overdrachtscoëfficiënten en de wortelactiviteiten berekend.

Berekeningen Omdat de gegevens verkregen met gebruikmaking van mengsel XX (paragraaf 3.3.3.3) de meest volledige waren, werd van de onderzochte harsmengsels dit mengsel gekozen voor simulatie van opname van voedingsionen door maïs. De waarden zoals beschreven in paragraaf 3.3.3.4 werden hiervoor gebruikt.

Doordat de ionenconcentraties in de evenwichtsooplossing gedurende de eerste 50 dagen hoog waren, waren ook de aanvoersnelheden van ionen via mass flow naar de wortels hoog. Hierdoor en mede doordat de opnamesnelheden van voedingsionen in de tweede helft van de groeiperiode laag waren, waren de overdrachtscoëfficiënten gedurende het gehele groeiseizoen lager dan 1. Om deze reden zijn van de overdrachtscoëfficiënten geen figuren gegeven.

In fig. 30a worden de volumes actieve wortels weergegeven bij de hypothesen dat wortels 10, 25 en 100 dagen actief zijn. De figuren 30 b en c geven informatie over opnamesnelheden per actief wortelvolumen en over wortelactiviteiten.

Uit fig. 30a blijkt dat tijdens de exponentiële groei in de eerste 50 dagen de hoeveelheid actieve wortels bij alle drie veronderstellingen aanzienlijk toenam. Bij de

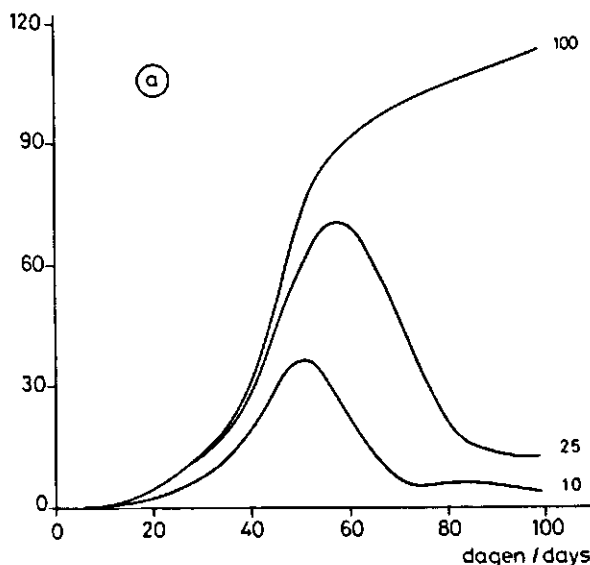


Fig. 30. Resultaten van berekeningen met model RG2A voor wortels die 100, 25 of 10 dagen actief zijn. a: Actief absorberend wortelvolumen (ordinaat in $\text{cm}^3.\text{plant}^{-1}$), b: Snelheid van wateropname per actief wortelvolumen (ordinaat in $\text{ml}.\text{d}^{-1}.\text{cm}^{-3}$), c: Ionenopnamesnelheid per actief wortelvolumen (links, ordinaat in $\text{me}.\text{d}^{-1}.\text{cm}^{-3}$) en wortelactiviteit (rechts, ordinaat in $(\text{me}.\text{cm}^{-2}.\text{d}^{-1})(\text{me}.\text{ml}^{-1})^{-1}$).

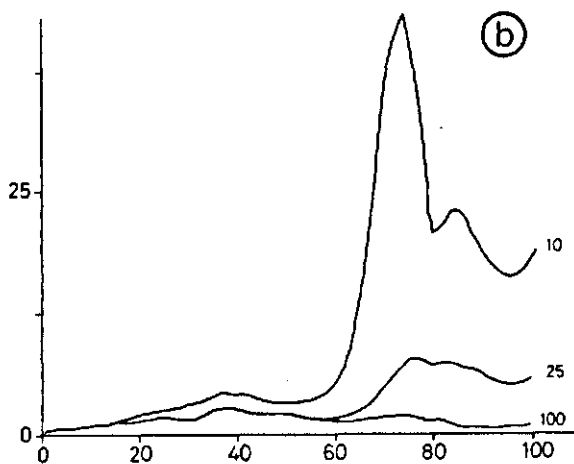
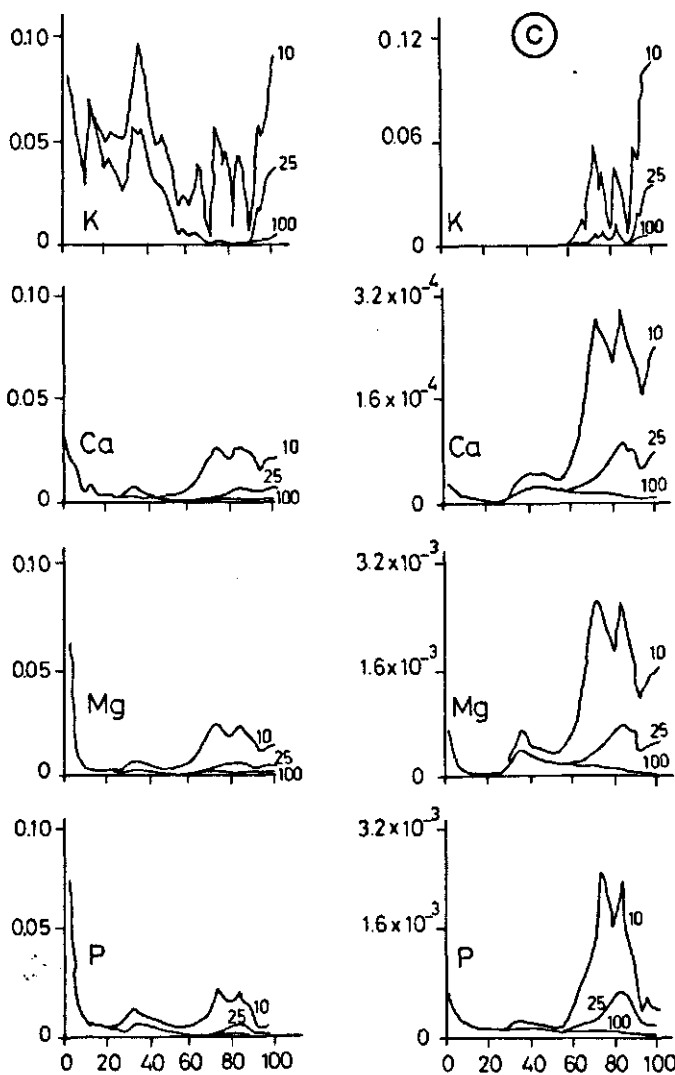


Fig. 30. Results of calculations with model RG2A for roots which are 100, 25, or 10 days active.
a: Actively absorbing root volume (ordinate in $\text{cm}^3.\text{plant}^{-1}$), b: Rate of water uptake per active root volume (ordinate in $\text{ml.d}^{-1}.\text{cm}^{-3}$), c: Rate of ion uptake per active root volume (on the left, ordinate in $\text{me.d}^{-1}.\text{cm}^{-3}$) and root activity (on the right, ordinate in $(\text{me.cm}^{-2}.\text{d}^{-1})(\text{me.ml}^{-1})^{-1}$).



dagen/days

hypothese dat wortels 25 dagen actief blijven, nam de hoeveelheid actieve wortels na 60 dagen snel af, terwijl deze afname bij de veronderstelling dat wortels slechts 10 dagen actief zijn, omstreeks de 50ste dag inzette. Aangezien bij de hypothese dat wortels 100 dagen actief blijven, het totale wortelvolumen tot de 100ste dag bleef stijgen, kan men bij de andere hypothesen niet verwachten dat het actieve wortelvolumen tot nul zal afnemen.

Ten aanzien van fig. 30b kan opgemerkt worden dat de stijging bij de hypothesen dat wortels 25 of 10 dagen actief zijn, veroorzaakt wordt door een daling van het volume actieve wortels, zoals gesignaleerd in fig. 30a. De tweede piek na dag 80, zoals deze zich voordoet bij de hypothese dat wortels 10 dagen actief zijn, wordt veroorzaakt door de daling na een nauwelijks zichtbare stijging omstreeks dag 80 van de betreffende curve in fig. 30a.

Bij fig. 30c moet opgemerkt worden dat alle waarden verkregen vóór dag 10 sterk beïnvloed zijn door onnauwkeurigheden in de bepalingen van opnamesnelheden en wortelvolumen. Het dal dat zich telkens voordoet tussen de pieken optredend vóór en na dag 80 bij 10-dagen actieve wortels, wordt veroorzaakt door de nauwelijks waarneembare stijging in het betreffende actieve wortelvolumen van fig. 30a.

In vergelijking met fig. 23c kan geconstateerd worden dat de opnamesnelheden per actieve wortelvolumen in dezelfde orde van grootte liggen als die welke verkregen worden bij gebruikmaking van voedingsoplossingen. De met model RG2A berekende wortelactiviteiten liggen echter aanzienlijk lager dan die in fig. 24b (submodel RG1B), hetgeen te verklaren valt uit het feit dat de ionenconcentraties in de evenwichtsooplossingen van de synthetische ionenwisselaars de eerste 50 dagen van de groeiperiode hoger waren dan die in voedingsoplossingen. Een andere oorzaak kan zijn dat de gemiddelde worteldiameter bij de proeven met harsmengsels niet gelijk is geweest aan die bij de proeven met voedingsoplossing, en dat deze diameter bij gebruik van voedingsoplossingen in werkelijkheid groter was dan bij de berekeningen werd aangenomen.

Evenals reeds bij de berekeningen van submodel RG1B werd opgemerkt, moet ook uit de berekeningen met model RG2A geconcludeerd worden dat de veronderstellingen dat wortels steeds slechts 10 of 25 dagen actief zijn, niet waarschijnlijk lijken. Ook hier echter bestaat de mogelijkheid dat de berekende hoeveelheid actieve wortels niet in overeenstemming is met de werkelijke hoeveelheid. Tevens bestaat nog de mogelijkheid dat niet alle wortels over een gelijke tijdsduur actief zijn, of dat de hoeveelheid actieve wortels steeds is aangepast aan de behoeften van de plant.

4.6 RESULTATEN VAN BEREKENINGEN MET SIMULATIEMODELLEN

De resultaten van de simulaties van de opnameprocessen bij maïs geteeld op voedingsoplossingen in zand kunnen als volgt samengevat worden.

De met model RG1A berekende overdrachtscoëfficiënten (= feitelijke ionenopnamesnelheid/aanvoer van ionen door water (mass flow) naar de wortels) laten zien dat de aanvoer van kalium en stikstof via mass flow in de periode van exponentiële groei achterbleef bij de feitelijke opname door de planten. Voor calcium en magnesium blijkt de aanvoer door mass flow voldoende te zijn geweest. Bij de opname van fosfaat blijkt een groot verschil

tussen overdrachtscoëfficiënten verkregen in de twee experimenten met voedingsoplossingen in zand op te treden. Met name de in voedingsoplossingen gebruikelijke concentraties van fosfaat zijn een stuk hoger dan die aanwezig in een doorsnee-bodemoplossing. Het was dus niet te verwachten dat de overdrachtscoëfficiënten van fosfaat waarden zouden vertonen die vergelijkbaar zijn met die te berekenen uit experimenten met grond als groeimedium.

In model RG1AB werd het actieve wortelvolumen berekend bij de veronderstellingen dat wortels steeds 100, 25 of 10 dagen actief opnemen. Bij de laatste twee veronderstellingen werd het berekende actieve wortelvolumen in de tweede helft van de groeiperiode snel minder en tenslotte nul. De opname van water en ionen ging echter tot het einde van de experimenten door. De veronderstellingen dat wortels steeds slechts 25 of 10 dagen actief zouden zijn, lijken dus niet waarschijnlijk. Een alternatieve berekeningsmethode van de hoeveelheid actieve wortels, waarbij de leeftijd van iedere wortel afzonderlijk beschouwd wordt, zou echter andere waarden kunnen opleveren. Dit was in de hier beschreven modellen niet te realiseren en bovenal ontbraken meetgegevens over afzonderlijke wortels. Evenmin kon rekening gehouden worden met de mogelijkheid dat wortels een variabele periode actief zijn, of dat de hoeveelheid actieve wortels op ieder moment aangepast is aan de behoeften van de plant.

Er kan hierbij worden opgemerkt dat het groeiproces van wortels in een voedingsoplossing in zand aanmerkelijk kan verschillen van dat in een bodem. In de bodem is onder vrijwel alle omstandigheden de fosfaatconcentratie in de bodemoplossing gering. Dit betekend enerzijds dat via mass flow weinig fosfaat naar de wortels wordt aangevoerd, en dat de plant afhankelijk is van nalevering van fosfaat door de vaste fase en van diffusie naar de wortel. Anderzijds schept deze lage fosfaatconcentratie in de bodemoplossing de noodzaak dat plantewortels stelselmatig door verdere groei in aanraking komen met nog niet geëxploiteerde bodem waarin potentieel beschikbaar fosfaat aanwezig is. Deze noodzaak is niet aanwezig in voedingsoplossingen waarin in de eerste plaats de fosfaatconcentraties reeds aanzienlijk hoger zijn dan in een doorsnee-bodemoplossing en waarin bovendien de feitelijke afstand waarover diffusie kan plaatsvinden aanmerkelijk groter is. Op grond van deze overwegingen zou dus verwacht mogen worden dat de neiging van wortelstelsels tot verdere uitbreiding in voedseloplossingen duidelijk minder aanwezig is dan in bodems.

Daarnaast moet rekening gehouden worden met de mogelijkheid dat de morfologische en fysiologische ontwikkeling van wortels in een voedingsoplossing in zand afwijkt van die in een bodem. Bij de experimenten, beschreven in hoofdstuk 3, werd geconstateerd dat alle wortels (ook die in harsmedia) hun oorspronkelijke witte kleur bleven behouden, hetgeen erop zou kunnen wijzen dat de normale afstoting van de exodermis achterwege is gebleven. De mogelijkheid doet zich voor dat deze wortels veel langer dan normaal betrokken zijn gebleven bij opnameprocessen. Wellicht kan een relatief lage activiteit van micro-organismen in de gebruikte media verantwoordelijk gesteld worden voor het intact blijven van de exodermis. De veronderstelling dat in de experimenten de wortels 100 dagen actief zijn geweest, mag dus als regel beschouwd worden.

Brewster & Tinker (1972) gaven in een overzicht verschillende waarden voor de opnamesnelheden van K^+ , Ca^{2+} , NO_3^- en $H_2PO_4^-$, welke zij uit literatuurgegevens berekend hadden. Voor kalium lagen deze waarden tussen 0,009 en $0,20 \text{ me.cm}^{-3}$ verse wortels per

dag; voor calcium tussen 0,007 en 0,06; voor nitraat tussen 0,008 en 0,26 en voor fosfaat tussen 0,0004 en 0,02. De opnamesnelheden berekend met model RG1AB (fig. 23c) lagen alle binnen deze trajecten. Alleen wanneer het berekende actieve wortelvolumen de waarde nul naderde (bij de veronderstellingen dat wortels 25 of 10 dagen actief waren), werden de opnamesnelheden veel hoger.

Bij de simulaties met model RG1B bleek dat hoewel de voedingsoplossingen vier keer per dag gehomogeniseerd en om de andere dag vernieuwd werden, de ionenconcentraties toch met meer dan de helft konden toenemen of afnemen (tabel 26). De berekeningen van de concentraties met de overige modellen bij dezelfde veronderstelling betreffende de wateropnamesnelheid ($NDWTUP=1.0$) gaven waarden die slechts weinig verschilden van die berekend met model RG1B. De wortelactiviteiten werden met model RG1B berekend door de ionenopnamesnelheden per actief worteloppervlak te delen door de ionenconcentraties rond de wortels.

In de modellen vóór model RG1C werden de opnamesnelheden van ionen berekend uit de gemeten hoeveelheden ionen in de maïsplanten. In model RG1C werd voor ieder ion een constante waarde voor de wortelactiviteit gekozen, welke de drijvende kracht voor de ionenopname was. Het verloop van de op deze manier berekende ionenopname laat vermoeden dat de keuze van een constante waarde voor de wortelactiviteit alleszins gerechtvaardigd is. Er werd namelijk gevonden (fig. 25) dat de met model RG1C berekende ionenopname redelijk overeenkwam met de experimenteel verkregen waarden. Het beeld van de wortelactiviteit dat met model RG1B verkregen werd (fig. 24b), maakt het echter waarschijnlijk dat de wortelactiviteit niet constant was in de tijd. Een duidelijke uitspraak over het al of niet constant zijn van de wortelactiviteit is op grond van de verkregen resultaten dus niet mogelijk. In feite zou de wortelactiviteit de drijvende kracht voor de ionenopname moeten voorstellen. Over het wezen van deze drijvende kracht bestaan verschillende theorieën, waarvan er enkele in hoofdstuk 2 besproken werden. Geen van deze theorieën leent zich echter voor het beschrijven van opname door een gehele plant over een groeiseizoen.

In model RG1C werd eveneens berekend welke gevolgen voor de ionenconcentraties rond de wortels voortvloeien uit het feit dat de wateropnamesnelheid 's nachts $1/10$ was van die overdag (hypothese $NDWTUP=0,1$ tegenover hypothese $NDWTUP=1,0$ waarbij geen rekening werd gehouden met een dag-nacht-ritme in de wateropname). Zoals uit tabel 26 blijkt werden bij de hypothese $NDWTUP=0,1$ de minima in de ionenconcentraties lager en de maxima hoger.

In model RG1CS werden voor de wortelactiviteit waarden ingevoerd die met model RG1B berekend waren. Door de iets grotere nauwkeurigheid die mogelijk was bij de berekeningen met model RG1CS werden de minimale en maximale concentraties soms nog iets lager, of hoger, dan die berekend met model RG1B. Omdat ook de berekeningen met model RG1CS uiteindelijk op feitelijk gemeten waarden gebaseerd waren, leverde dit model geen nieuwe conclusies op in vergelijking met de vorige modellen. Wel is met model RG1CS een meer gedetailleerd beeld te verkrijgen over de processen die zich gedurende een periode van enkele dagen rond de wortels afspelen.

Door de grote hoeveelheid wortels die al snel in de bovenste lagen optrad, was het vaak niet mogelijk de processen die zich aldaar rond één wortel afspeelden met model RG1MS te simuleren. Voor die gevallen waarin simulatie wel mogelijk en zinvol bleek (bij

Tabel 26. Minimale en maximale ionenconcentraties (me.ml^{-1}) die rond wortels optraden bij simulaties met de verschillende modellen, bij de hypothese dat er al ($\text{NDWTUP}=0.1$) of niet ($\text{NDWTUP}=1.0$) een dag-nacht-ritme in de wateropname was. De bovenste laag van het groeimedium werd buiten beschouwing gelaten omdat daar de waarden voor de ionenconcentraties niet representatief waren. De tijd vóór dag 17 en na dag 90 werden buiten beschouwing gelaten omdat de ingevoerde gegevens voor die perioden minder nauwkeurig waren.

	Experiment	Begin- concentratie Initial concentration (me.ml^{-1})	Model RGIB		Model RGIC ³		Model RGICS		Model RGINS	
			NDWTUP = 1.0		NDWTUP = 0.1		NDWTUP = 1.0		NDWTUP = 0.1	
			min	max	min	max	min	max	min	max
K^+	1	0.0060	0.0044	0.0085	0.0044	0.0082	0.0038	0.0091	-	-
	2	0.0060	0.0032	0.0095	-	-	0.0027	-	0.0026	-
Ca^{2+}	1	0.010	0.0097	0.015	0.010	0.014	0.010	0.017	-	0.020
	2	0.010	0.010	0.015	-	-	-	-	-	-
Mg^{2+}	1	0.0040	0.0040	0.0055	0.0037	0.0055	0.0035	0.0064	-	-
	2	0.0040	0.0040	0.0058	-	-	-	-	-	-
NO_3^-	1	0.015	0.013	0.019	0.011	0.020	0.009	0.023	0.012	-
	2	0.015	0.012	0.021	-	-	-	-	-	-
H_2PO_4^-	1	0.0010	0.0003	0.0013	0.0007	0.0014	0.0006	0.0015	-	0.0017
	2	0.0010	0.0007	0.0010	-	-	-	-	-	-

1. Eerste experiment/first experiment

2. Tweede experiment/second experiment

3. Eerste en tweede experiment gecombineerd/first and second experiment combined

a = concentratie na 6 uur 's nachts/concentration after 6 hours during night

b = concentratie na 6 uur overdag/concentration after 6 hours during daytime

Tabel 26. Minimum and maximum ion concentrations (me.ml^{-1}) around roots during simulations with several models, for the hypothesis that the water uptake is the same during day and night ($\text{NDWTUP}=1.0$) or has a diurnal rhythm ($\text{NDWTUP}=0.1$). The upper layer of the growth medium is not considered because the values for concentrations in this layer were not representative. The periods before day 17 and after day 90 are not considered because of inaccurate data for those periods.

de veronderstelling dat wortels in laag 4 slechts 10 dagen actief waren) was de berekende concentratieverandering tussen twee homogenisaties (gedurende 6 uur) slechts gering. Waarden voor de straal van de wortels die Brewster & Tinker (1972) vermeldde (0,01-0,05 cm) zijn groter dan de waarde welke in de huidige simulatiemodellen het meest gebruikt werd, namelijk die van de tertiaire zijwortels (0,005 cm in de modellen RG1B, RG1C en RG1CS). Deze straal heeft vooral invloed op de hoeveelheid groeimeidium die voor een wortel van 1 cm lengte beschikbaar is en dus op de simulaties met model RG1MS. In alle overige modellen speelt de diameter van de wortels geen fundamentele rol.

Simulatie van ionenopname uit mengsels van synthetische ionenwisselaars gaf opnamesnelheden per actief wortelvolume (fig. 30c) die in dezelfde orde van grootte lagen als die verkregen met gebruik van voedingsoplossingen, en die dus eveneens binnen het bereik lagen dat door Brewster & Tinker (1972) werd opgegeven.

Zoals beschreven in paragraaf 2.5.4 en o.a. aangeduid in paragraaf 4.5 wordt de pH van de oplossing rond de wortels in grote mate beïnvloed door het verschil tussen equivalenten opgenomen kationen en anionen. Een vergelijking van de opnamesnelheden van de verschillende ionen (fig. 23c voor voedingsoplossing en fig. 30c voor synthetische ionenwisselaars) laat zien dat deze snelheden niet in alle stadia van de ontwikkeling van de maïsplanten gelijk waren. Aangezien de opname van sulfaat niet gemeten werd, kan niet aangegeven worden hoe groot de werkelijke waarde was voor het verschil in door de plant opgenomen equivalenten kationen en anionen en of dit verschil afhankelijk was van de groeiperiode. Bij de proeven met voedingsoplossingen werden over 60 dagen ongeveer 80 me $K^+ + Ca^{2+} + Mg^{2+}$ en 98 me $NO_3^- + H_2PO_4^-$ opgenomen. Voor harsmengsel XX waren deze hoeveelheden respectievelijk 43 en 50 me. De opname van sulfaat kan het overschot aan opgenomen anionen slechts verhoogd hebben (chloride, natrium en ammonium waren niet of nauwelijks in de voedingsmedia aanwezig). Bij alle proeven steeg dus de pH rond de wortels, hetgeen ook blijkt uit de gemeten waarden in de evenwichtoplossingen van de harsmengsels XX en XXIII (fig. 21).

Bij het gebruik van voedingsoplossingen is eenvoudig te berekenen wat de consequenties zijn voor de pH van de ongelijke opname van kationen en anionen. Hierbij kan zo nodig rekening gehouden worden met de bufferende werking van fosfaten. Bij de simulatie van opname uit vaste media met uitwisselcomplexen, zoals harsmengsels en grond, wordt de pH mede bepaald door uitwisselprocessen. Ook daar is het mogelijk de verandering van de samenstelling van de oplossing rond de wortels te beschrijven, zoals die beïnvloed wordt door de opname van ionen en door mogelijke verschillen in opname van kationen en anionen. Dit is zowel van uur tot uur als ook voor een heel groeiseizoen mogelijk indien voldoende gegevens over de totale opname, over het wortelstelsel en over het groeimeidium beschikbaar zijn.

De resultaten van de in dit hoofdstuk beschreven simulatiemodellen zijn in grote mate afhankelijk van de verhouding tussen de wateropname en de ionenopname, welke beide direct berekend zijn uit experimenteel bepaalde waarden. Als maat voor deze verhouding werd de overdrachtscoëfficiënt gekozen. De invloed van deze verhouding blijkt bijvoorbeeld uit het feit dat het verloop van de overdrachtscoëfficiënten voor fosfaat verschillend is voor de twee experimenten met maïs op voedingsoplossing (fig. 22c). Dit heeft weer tot gevolg dat de minimum- en maximumconcentraties die met model RG1B bere-

kend werden, voor de twee experimenten duidelijk verschilden (tabel 26).

Omdat de hier beschreven modellen volledig gebaseerd zijn op experimenteel verkregen gegevens en omdat ze zeer gevoelig zijn voor veranderingen in deze gegevens, zijn de modellen niet geschikt voor voorspellingen van het gedrag van een gewas. Ze kunnen gebruikt worden voor het simuleren achteraf van door opname veroorzaakte veranderingen in ionenconcentraties rond wortels wanneer voldoende experimentele gegevens verzameld zijn. Afhankelijk van de hoeveelheid en de aard van de gegevens die vergaard zijn, kan het effect van verschillende hypothesen berekend en getoetst worden. Dit kunnen bijvoorbeeld hypothesen zijn betreffende dag-nacht-ritmen van opname en betreffende de tijd welke wortels actief opnemen.

5 Slotbeschouwing en conclusies

5.1 DE GROEI VAN HET WORTELSTELSEL

De invloed van eigenschappen van plant en bodem op de wortelgroei, zoals beschreven in paragraaf 2.1, kan nog niet in deterministische simulatiemodellen beschreven worden (deterministische modellen geven oorzaak en gevolg weer). Kwalitatief is over deze invloed het meeste wel bekend en van een aantal factoren kan de invloed reeds in formules beschreven worden. Meestal zijn echter alleen statistische verbanden kwantitatief bekend. Kwantitatieve gegevens over alle processen zijn nog te weinig beschikbaar om tesamen in één model gebruikt te worden. Door de complexiteit van de processen zal zo'n model ook niet op korte termijn te verwezenlijken zijn.

In hoofdstuk 4 zijn dan ook uitsluitend gemeten grootheden van het wortelstelsel voor simulatie gebruikt. Er werd daarom van geen enkele factor beschreven hoe deze de groei van het wortelstelsel zou kunnen beïnvloeden. Behalve vers- en drooggewicht van de wortels als functie van tijd en diepte konden geen nauwkeurig bepaalde gegevens voor het wortelstelsel worden ingevoerd. Metingen van bijvoorbeeld de lengte en dikte van wortels zullen zonder dat dit veel werktijd vergt, alleen door automatisering nauwkeurig kunnen worden uitgevoerd, terwijl deze metingen voor een goede beschrijving van het wortelstelsel nodig zijn.

5.2 TRANSPORTPROCESSEN IN DE RIZOSFEER

Transport van water en voedingsstoffen zijn voldoende bekend om in simulatiemodellen te worden beschreven. In de experimenten kwamen nauwelijks waterpotentiaalgradiënten van betekenis voor. Watertransport werd dan ook niet gesimuleerd als zijnde veroorzaakt door potentiaalgradiënten. Dit zou bovendien relatief veel computertijd gevegd hebben. Het watertransport werd daarom in de simulatiemodellen gelijk gesteld aan het gemeten waterverbruik door transpiratie.

Het transport van ionen werd wel deterministisch beschreven, als een gevolg van concentratiegradiënten en van watertransport.

5.3 UITWISSELING TUSSEN IONEN IN DE VASTE FASE EN IONEN IN OPLOSSING

Uitwisselingsprocessen tussen vaste fase en vloeistoffase zijn over het algemeen voldoende bekend om in simulatiemodellen beschreven te worden. Omdat bij de proeven met voedingsoplossing de vaste fase met uitwisselingscapaciteit ontbrak, werd dit niet gesimuleerd. Bij de opname van voedingsstoffen door planten uit grond is het van belang te weten met welke snelheid uitwisselprocessen hun evenwichtssituatie bereiken.

Bij de proeven met synthetische ionenwisselaars (paragraaf 3.3.3) kan worden aangenomen dat de uitwisselingsprocessen in verhouding sneller plaatsvonden dan de overige processen. Het is daarbij wel van belang te weten in welke mate de afstand van de vaste fase tot het absorberend worteloppervlak een rol speelt.

De reden dat bij de modellen van opname uit synthetische ionenwisselaars uitwisselingsprocessen niet gesimuleerd werden, was gelegen in het feit dat te weinig gegevens bekend waren over de invloed van de plant op de instelling van het uitwissel-evenwicht. Onder andere werden in de experimenten niet alle door de plant opgenomen ionen bepaald welke van belang zijn voor het berekenen van een pH-verandering, veroorzaakt door een opname van ongelijke hoeveelheden voedingskationen en -anionen. Ook kunnen wortels stoffen uitscheiden die het uitwisselingsproces beïnvloeden. Wanneer hierover nieuwe kennis verkregen wordt, is deze zonder moeite in simulatiemodellen in te brengen.

5.4 OPNAME VAN WATER

Opname van water door planten werd elders reeds vaak in simulatiemodellen beschreven (o.a. door Hillel et al., 1975 en 1976; Lambert & Penning de Vries, 1973). Het meest gemist worden hier nog gegevens betreffende de hydraulische eigenschappen van het wortelstelsel (Hillel et al., 1976).

Omdat in de modellen die in dit verslag beschreven zijn, de nadruk ligt op de opname van voedingsstoffen, werden de processen die wateropname veroorzaken en bepalen, niet gesimuleerd. Door een submodel voor wateropname te construeren, zou het echter mogelijk zijn ook de wateropname deterministisch in deze modellen te beschrijven. Een andere mogelijkheid zou zijn, de resultaten van een simulatiemodel betreffende wateropname als invoer voor de modellen van ionenopname te gebruiken, op dezelfde manier als nu de gemeten wateropname werd ingevoerd.

5.5 OPNAME VAN VOEDINGSSTOFFEN

Opname van voedingsstoffen zou, evenals de opname van water, beschreven kunnen worden als functie van potentiaalgradiënten tussen voedingsstoffen binnen en buiten de plant. Daar echter de potentiaal van een voedingsstof in de plant door veel fysiologische processen bepaald wordt en niet gemakkelijk te meten is, is deze potentiaal meestal onbekend. Ook de weerstand (= $1/\text{transportcoëfficiënt}$) in plantedelen is voor voedingsstoffen zelden bekend.

Over het algemeen wordt ionenopname beschreven als functie van alleen de concentratie van het betreffende ion buiten de plant (paragraaf 2.5.1). Daar de parameters die deze functie bepalen, waarschijnlijk niet gedurende het hele groeiseizoen constant zijn, was het moeilijk om de opname van voedingsstoffen in deterministische modellen met deze functies te beschrijven. In de simulatiemodellen werd opname van voedingsstoffen dan ook berekend uit gemeten gehalten aan ionen in de plant. Om de opnameprocessen als functie van tijd en diepte te kunnen beschrijven, is het van essentieel belang te weten in welke mate wortels van verschillende leeftijd bijdragen aan de opname. Omdat dit niet bekend was, werden de consequenties berekend van de veronderstelling dat wortels slechts een

bepaald aantal dagen actief zijn. Hierbij was dit aantal dagen constant gedurende het gehele groeiseizoen. Op grond van de resultaten kon echter geen uitspraak over deze veronderstelling gedaan worden.

De hypothesen dat opname een functie is van het oppervlak van de epidermis van de wortel, van het oppervlak van de endodermis of van het volume van die wortelweefsels welke tussen epidermis en endodermis liggen, kunnen pas verder uitgewerkt worden wanneer de afmetingen van epidermis en endodermis bekend zijn.

5.6 SIMULATIEMODELLEN

Het construeren van een simulatiemodel dwingt de onderzoeker hypothesen en reeds aanvaarde zienswijzen exact in e  nduidige wiskundige formules, tabellen of grafieken te defini  ren. Hierbij blijkt meestal snel over welke onderdelen van het model de kennis ontoereikend is.

Voor simulatieberekeningen met het model zijn kwantitatieve gegevens van de meeste parameters nodig. In deze fase van het simuleren komt aan het licht, voor welke parameters de kwantitatieve gegevens ontbreken of te onnauwkeurig zijn. Door verschillende waarden voor een onbekende parameter in het model te gebruiken, kan worden nagegaan of en in welke mate deze parameter het geheel be  nvloedt en in hoeverre het noodzakelijk is deze parameter te kennen.

Uit de ervaringen met simulatie van de opname door ma  s uit voedingsoplossing en uit synthetische ionenwisselaars, bleek dat de kennis omtrent de afmetingen van het wortelstelsel en omtrent de fysiologische eigenschappen van wortels de beperkende factoren zijn bij het ontwerpen van simulatiemodellen.

5.7 STAND VAN ZAKEN

Zoals meermalen is aangeduid, ontbreekt een overzichtelijk beeld van de opnameprocessen in de plant. Er is behoefte aan een model (in eerste instantie een beschrijvend model) dat de opname van voedingsstoffen beschrijft als functie van de groeiprocessen van de bovengrondse plant (waarin begrepen de invloed van klimatologische omstandigheden), de eigenschappen van het wortelstelsel, de wortelgroei en de omgeving van de wortel. Onderzoek, waarbij    n van deze factoren verwaarloosd wordt, heeft geen zin meer.

Zolang dit model ontbreekt, kunnen de veranderingen door opname die rond de wortels optreden als functie van de tijd berekend worden. Deze berekening kan met behulp van de puntsgewijs aangegeven grootheden als volgt worden uitgevoerd: Heeft men (1) meetgegevens betreffende de afmetingen van het wortelstelsel, de gehalten aan voedingsstoffen in de plant en de transpiratie gedurende een heel groeiseizoen, dan kunnen met (2) een simulatiemodel waarin een aantal hypothesen verwerkt zijn (bijvoorbeeld de tijd gedurende welke wortels actief opnemen) (3) concentraties rond de wortels als functie van de tijd berekend worden. Indien de resultaten overeenkomen met (4) werkelijk gemeten waarden dan wil dit nog niet zeggen dat de in het model gebruikte hypothesen juist zijn. De overeenkomst kan het gevolg zijn van een toevallige combinatie van hypothesen.

Een absoluut vereiste is dat een groot aantal meetgegevens beschikbaar is om simulatie zinvol te maken.

Samenvatting

Diverse processen beïnvloeden de opname van voedingsstoffen door plantewortels. Enerzijds bepalen de geometrie en de groei van het wortelstelsel de hoeveelheden voedingsstoffen die binnen de invloedssfeer van het wortelstelsel komen te liggen. Anderzijds wordt de opname beïnvloed door de transportsnelheid (in convectie- en diffusiestroming) van voedingsstoffen naar de wortels en door de nalevering van voedingsstoffen uit de vaste fase. Van belang is de verhouding tussen de opname van water en de opname van voedingsstoffen. Naarmate de wateropname groter is worden meer voedings- en andere stoffen door convectie naar de wortel getransporteerd (mass flow). Of er diffusie vanaf of naar de wortel toe plaatsvindt, hangt af van de verhouding tussen de door convectie aangevoerde en door de plant opgenomen stoffen.

De in dit verslag beschreven experimenten bestonden enerzijds uit proeven met maïs op voedingsoplossing in grof zand, waarbij vers- en drooggewicht van spruit en wortels, de afmetingen van het wortelstelsel als functie van de diepte, de transpiratie en de hoeveelheden K, Ca, Mg, NO_3 en H_2PO_4 in de plant werden bepaald. Anderzijds werd gezocht naar een vast voedingsmedium dat een aantal gunstige eigenschappen van een voedingsoplossing en van grond zou kunnen combineren. Hiertoe werd gebruik gemaakt van mengsels van synthetische ionenwisselaars verzaaid met voedingsionen. Uiteindelijk werden met een mengsel van zwak zure en zwak basische ionenwisselaars en het inerte agraperliet bevredigende resultaten bereikt voor de groei van maïs, tuinbonen en tomaten.

Het doel van de experimenten was gegevens te verkrijgen voor simulatiemodellen die opname door en transport naar de wortel en hierdoor veroorzaakte concentratieveranderingen rond de wortel als functie van de tijd zouden kunnen beschrijven.

De simulatie van de ionenopname door maïs uit voedingsoplossing gebeurde met behulp van submodellen. In deze submodellen werden de consequenties van de volgende hypothesen berekend:

- wortels zijn slechts een bepaald aantal dagen actief (bijvoorbeeld 10, 25 of 100 dagen)
- opname is een functie van wortelactiviteit en concentratie rond de wortel
- er is al of niet een dag-nacht-ritme in de opname van water en/of ionen.

In de meeste submodellen werden de opnamesnelheden per actief wortelvolumen en per actief worteloppervlak berekend. In alle submodellen werden de berekeningen als functie van de tijd uitgevoerd en in alle submodellen, behalve de eenvoudigste, ook als functie van de diepte in het groeimedum. In sommige submodellen werd de opname van ionen berekend door de gemeten totale gehalten per plant te differentiëren naar de tijd, in andere submodellen werd de opname berekend als functie van wortelactiviteit en van ionenconcentratie rond de wortels. Voor simulatie van de opname door de gehele plant en van daardoor

veroorzaakte concentratieveranderingen rond wortels werden de submodellen zo geschreven dat de processen gedurende het gehele groeiseizoen (100 dagen) of gedurende enkele uren of dagen berekend konden worden. Ook is gebruik gemaakt van de mogelijkheid om veranderingen rond één wortel in detail te simuleren.

Bij de proeven met synthetische ionenwisselaars werden te weinig kenmerken van het wortelstelsel gemeten om gedetailleerde simulatie zinvol te maken. In het simulatiemodel van de definitieve proef met ionenwisselaars werden het wortelstelsel evenals het voedingsmedium ieder als een homogeen geheel beschouwd. Uitwisseling tussen vaste en vloeibare fase werden bij gebrek aan gegevens niet gesimuleerd.

De volgende conclusies konden uit de bestudeerde literatuur, de experimenten en de simulatieberekeningen getrokken worden:

- De groei van het wortelstelsel is nog slechts voor enkele deelaspecten kwantitatief te beschrijven en kan dus nog niet in een alle processen omvattend simulatiemodel opgenomen worden.
- Transport van water en ionen en uitwisselingsprocessen van ionen in de rizosfeer kunnen goed gesimuleerd worden, mits voldoende gegevens over het groeimedum beschikbaar zijn.
- Opname van water kan als fysisch proces gesimuleerd worden, hoewel voornamelijk in de plant een aantal fysiologische parameters beter onderzocht moeten worden.
- Een overzichtelijk beeld van de opname van voedingsstoffen als functie van de groei-processen van de bovengrondse plant, als functie van de geometrie van het wortelstelsel en van de wortelgroei en als functie van de omgeving van de wortel ontbreekt nog. Wel kunnen in een simulatiemodel de concentratieveranderingen rond wortels als functie van de tijd berekend worden, wanneer voldoende meetgegevens betreffende de afmetingen van het wortelstelsel, de gehalten aan voedingsstoffen van de plant en de transpiratie gedurende een heel groeiseizoen bekend zijn. Een absoluut vereiste is een groot aantal betrouwbare meetgegevens.

Summary

Uptake of nutrients by plant roots is determined on the one hand by the amount of nutrients that can be reached by the roots and thus by the geometry and growth of the root system. On the other hand, uptake is influenced by the transport rate of nutrients in mass flow and diffusion to the roots and by the subsequent release of nutrients from the solid phase. Important is the ratio of the amount of nutrients supplied by mass flow (caused by water uptake) to that absorbed by the plant. This ratio determines whether diffusion proceeds towards or away from the root.

To obtain data for simulation models describing uptake processes by roots and changes in nutrient concentrations around roots caused by this uptake, experiments were carried out with nutrient solutions in coarse sand and with solid media composed of synthetic ion-exchangers saturated with nutrients. These ion exchangers were tested because of their advantages in combining a number of favourable properties of both nutrient solutions and soil. In the experiments with nutrient solution, maize was grown on coarse sand as a supporting medium. Fresh and dry weight of shoot and roots, dimensions of the root system at different depths, transpiration and amounts of K, Ca, Mg, NO_3 and H_2PO_4 in the plants were determined as a function of time. A test of several different mixtures of synthetic ion-exchangers showed that a mixture of a weak acid and a weak basic resin with the inert material agraperlite gave satisfactory growth of maize, broad beans and tomatoes.

The absorption of nutrients by maize from a nutrient solution in coarse sand was simulated with the aid of several submodels. In these submodels, the consequences of the following hypotheses were calculated: roots actively absorb water and ions only over a certain period (e.g. 10, 25 or 100 days); ion uptake is a function of root activity and of ion concentration around the roots; water or ion uptake have a diurnal rhythm. In most submodels uptake rates were calculated per active root volume and per active root surface area. In all submodels, the calculations were carried out as a function of time, and in all submodels, except the most simple ones, also as a function of depth in the growth medium. Rates of ion uptake were calculated either by differentiation to time of the measured amounts of ions in the plant, or as the product of root activity and ion concentration around the roots. Some submodels can be used for simulation of uptake by roots during the whole growing season (100 days), others for calculating changes from hour to hour, or from day to day, or even to calculate concentration gradients around one root.

In the experiments with mixtures of synthetic resins, too few characteristics of the root system were measured for a detailed simulation. In the simulation model of ion uptake by maize from resins, the root system as well as the growth medium were considered

to be homogeneous. Exchange of ions between solid phase and solution was omitted from this model because of a lack of knowledge about the exchange processes in the experiment with resins.

Conclusions to be drawn from the literature studied, the experiments and the simulation models are:

- The growth of the root system can only be quantitatively described in some situations and cannot yet be included in a simulation model which contains all relevant processes.
- Transport of water and ions and exchange processes of ions in the rhizosphere can be simulated without problems, provided that enough data on the growth medium are available.
- Uptake of water can be simulated as a physical process although some physiological parameters, especially in the plant, still need to be investigated.
- A complete picture of the uptake of nutrients by plant roots as a function of the growth processes of the shoot (as they are influenced by climatic conditions), as a function of the geometry and growth of the root system and as a function of the environment of the root is not yet available. At the moment it is possible to calculate in a simulation model changes in ion concentrations around roots as a function of time, provided that enough data on the dimensions of the root system, on the amounts of nutrients in the plant and on the transpiration during the whole growing season are known. Many reliable data are absolutely necessary.

- Aceves-N, E., L.H. Stolzy & G.R. Mehuys, 1975. Response of three semidwarf Mexican wheats to different aeration conditions in the rooting medium at a constant salinity level. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 39: 515-518.
- Addoms, R.M., 1946. Entrance of water into suberized roots of trees. *Plant Physiol.* 21: 109-111.
- Ahmad, M. & M. Cailloux, 1972. Effects of some respiratory inhibitors on water flux in root hairs of *Avena sativa*. *Can. J. Bot.* 50: 575-579.
- Ajayi, O., D.N. Maynard & A.V. Barker, 1970. The effects of potassium on ammonium nutrition of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Agron. J.* 62: 818.
- Alberda, Th., 1953. Growth and root development of lowland rice and its relation to oxygen supply. *Plant Soil* 5: 1-28.
- Alexander, M., 1967. *Introduction to Soil Microbiology*. John Wiley & Sons Inc. New York, p. 442.
- Allmaras, R.R. & W.W. Nelson, 1973. Corn root-configuration response to soil temperature and matric suction. *Agron. J.* 65: 725-730.
- Ambler, J.E., J.C. Brown & H.G. Gauch, 1971. Sites of iron reduction in soybean plants. *Agron. J.* 63: 95-97.
- Anderssen, R.S., R.P. Hale & J.R.M. Radok, 1969. The simulation with mathematical models of ion uptake by growing roots. *Plant Soil* 30: 271-289.
- Andrews, R.E. & E.I. Newman, 1970. Root density and competition for nutrients. *Oecol. Plant.* 5: 319-334.
- Ares, J. & J.S. Singh, 1974. A model of the root biomass dynamics of a shortgrass prairie dominated by blue grama (*Bouteloua gracilis*). *J. Appl. Ecol.* 11: 727-744.
- Arnon, D.I. & K.A. Grossenbacher, 1947. Nutrient culture of crops with the use of synthetic ion-exchange materials. *Soil Sci.* 63: 159-180.
- Arnon, D.I. & C.M. Johnson, 1942. Influence of hydrogen ion concentration on the growth of higher plants under controlled conditions. *Plant Physiol.* 17: 525-539.
- Arnon, D.I. & W.R. Meagher, 1947. Factors influencing availability of plant nutrients from synthetic ion-exchange materials. *Soil Sci.* 64: 213-221.
- Arnon, I., 1975. Mineral nutrition of maize. International Potash Institute, Bern.
- Aylmore, L.A.G., M. Karim & J.P. Quirk, 1971. Dissolution of gypsum, monocalcium phosphate, and superphosphate fertilizers in relation to particle size and porous structure. *Aust. J. Soil Res.* 9: 21-32.
- Azcon, R., J.M. Barea & D.S. Hayman, 1976. Utilization of rock phosphate in alkaline soils by plants inoculated with mycorrhizal fungi and phosphate solubilizing bacteria. *Soil Biol. Biochem.* 8: 135-138.
- Bache, B.W. & E.G. Williams, 1971. A phosphate sorption index for soils. *J. Soil Sci.* 22: 289-301.
- Baldwin, J.P., 1975. A quantitative analysis of the factors affecting plant nutrient-uptake from some soils. *J. Soil Sci.* 26: 195-206.
- Baldwin, J.P. & P.H. Nye, 1974. A model to calculate the uptake by a developing root system or root hair system of solutes with concentration variable diffusion coefficients. *Plant Soil* 40: 703-706.
- Baldwin, J.P., P.B. Tinker & P.H. Nye, 1972. Uptake of solutes by multiple root systems from soil. II. The theoretical effects of rooting density and pattern on uptake of nutrients from soil. *Plant Soil* 36: 693-708.
- Baldwin, J.P., P.H. Nye & P.B. Tinker, 1973. Uptake of solutes by multiple root systems from soil. III. A model for calculating the solute uptake by a randomly dispersed root system developing in a finite volume of soil. *Plant Soil* 38: 621-635.
- Barber, D.A., 1973. Effects of micro-organisms on the absorption of inorganic nutrients by plants. *Pestic. Sci.* 4: 367-373.
- Barber, D.A. & R.B. Lee, 1974. The effect of micro-organisms on the adsorption of manganese by plants. *New Phytol.* 73: 97-106.
- Barber, S.A., 1962. A diffusion and mass-flow concept of soil nutrient availability. *Soil Sci.* 93: 39-49.

- Barber, S.A., J.M. Walker & E.H. Vasey, 1963. Mechanisms for the movement of plant nutrients from the soil to the plant root. *J. Agric. Food Chem.* 11: 204-207.
- Barley, K.P., 1968. Deformation of the soil by the growth of plants. *Trans. 9th. Int. Congr. Soil Sci., Australia, Vol. I* p. 759-768.
- Barley, K.P., 1970. The configuration of the root system in relation to nutrient uptake. In: N.C. Brady (Ed.): *Advances in agronomy*, Vol. 22. Academic Press, New York, p. 159-201.
- Barley, K.P. & E.L. Greacen, 1967. Mechanical resistance as a soil factor influencing the growth of roots and underground shoots. *Adv. Agron.* 19: 1-43.
- Barley, K.P. & A.D. Rovira, 1970. The influence of root hairs on the uptake of phosphate. *Soil Sci. Plant Anal.* 1: 287-292.
- Barrow, N.J., 1974. The slow reactions between soil and anions: 1. Effects of time, temperature, and water content of a soil on the decrease in effectiveness of phosphate for plant growth. *Soil Sci.* 118: 380-386.
- Barrow, N.J. & T.C. Shaw, 1975a. The slow reactions between soil and anions: 2. Effect of time and temperature on the decrease in phosphate concentration in the soil solution. *Soil Sci.* 119: 167-177.
- Barrow, N.J. & T.C. Shaw, 1975b. The slow reactions between soil and anions: 3. The effects of time and temperature on the decrease in isotopically exchangeable phosphate. *Soil Sci.* 119: 190-197.
- Barrow, N.J. & T.C. Shaw, 1975c. The slow reactions between soil and anions: 4. Effect of time and temperature of contact between soil and molybdate on the uptake of molybdenum by plants and on the molybdate. *Soil Sci.* 119: 301-310.
- Barrow, N.J. & T.C. Shaw, 1975d. The slow reactions between soil and anions: 5. Effects of period of prior contact on the desorption of phosphate from soils. *Soils Sci.* 119: 311-320.
- Bartlett, E.M. & D.H. Lewis, 1973. Surface phosphatase activity of mycorrhizal roots of beech. *Soil. Biol. Biochem.* 5: 249-257.
- Bar-Yosef, B., U. Kafkaki & E. Bresler, 1972. Uptake of phosphorus by plants growing under field conditions: I Theoretical model and experimental determination of its parameters. II Computed and experimental results for corn plants. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 36: 783-788, 789-794.
- Beever, J.E. & H.W. Woolhouse, 1975. Changes in the growth of roots and shoots when *Perilla frutescens* L. Britt. is induced to flower. *J. Exp. Bot.* 26: 451-463.
- Benians, G.J. & D.A. Barber, 1974. The uptake of phosphate by barley plants from soil under aseptic and non-sterile conditions. *Soil Biol. Biochem.* 6: 195-200.
- Bennett, A.C., 1974. Toxic effects of aqueous ammonia, copper, zinc, lead, boron, and manganese on root growth. In: E.W. Carson (Ed.): *The plant root and its environment*. Univ. Press Virginia, p. 669-683.
- Bergmann, W., 1958a. Ueber die Beeinflussung der Wurzelbehaarung von Roggenkeimpflanzen durch verschiedene Aussenfaktoren. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 80: 218-224.
- Bergmann, W., 1958b. Die Bedeutung der modernen Ionenaustauscher auf agrikulturchemischen Gebiet. *Dtsch. Landwirtschaft.* 9: 225-228.
- Bergmann, W., 1959. Die Verwendung von Ionenaustauscher-staub auf sorptionsschwachen Pflanzenstandorten. *Dtsch. Landwirtschaft.* 10: 76-79.
- Bergmann, W., St. Wahl & Chr. Faust, 1961a. Gefäßversuche mit "Ionenaustauschernährstoffen". I. Die zeitliche Aufnahme von "Ionenaustauschernährstoffen" im Vergleich zu mineralischen Düngergaben. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 93: 137-148.
- Bergmann, W., St. Wahl & Chr. Faust, 1961b. Gefäßversuche mit "Ionenaustauschernährstoffen". II. Die Wirkung niedriger und hoher Nährstoffgaben und der Einfluss von überhöhten Wassergaben. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 93: 193-202.
- Bergmann, W., St. Wahl & Chr. Faust, 1961c. Gefäßversuche mit "Ionenaustauschernährstoffen". Ausnützung und Wirkung von "Ionenaustauscherphosphorsäure", im Vergleich zu mineralischen Düngerphosphorsäure. *Phosphorsäure* 21: 102-112.
- Bhat, K.K.S., P.H. Nye & J.P. Baldwin, 1976. Diffusion of phosphate to plant roots in soil. IV. The concentration distance profile in the rhizosphere of roots with root hairs in a low-P soil. *Plant Soil* 44: 63-72.
- Blair, G.J., C.P. Mamaril & M.H. Miller, 1971. Influence of nitrogen source on phosphorus uptake by corn from soils differing in pH. *Agron. J.* 63: 235-238.
- Bloksma, A.H., 1955. Het suspensie-effect. *Proefschrift, Universiteit van Amsterdam*, p. 57.
- Böhm, W., 1973. Wurzelwachstum bei Sommergerste in Abhängigkeit von der P-Düngerplatzierung in phosphat-armen Lössboden. *Z. Acker Pflanzenbau* 138: 99-115.
- Bole, J.B., 1973. Influence of root hairs in supplying soil phosphorus to wheat. *Can. J. Soil Sci.* 53: 169-175.

- Bole, J.B. & S.A. Barber, 1971. Differentiation of Sr-Ca supply mechanisms to roots growing in soil, clay and exchange resin cultures. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 35: 768-772.
- Bolt, G.H., 1967. Cation-exchange equations used in soil science - A review. *Neth. J. Agric. Sci.* 15: 81-103.
- Bolt, G.H. & P.H. Groenewelt, 1972. Coupling between transport processes in porous media. *Proc. 2nd IAHR-ISSS symposium on the fundamentals of transport phenomena in porous media*, Guelph. p. 630-652.
- Bolt, G.H., A.R.P. Janse & F.F.R. Koenigs, 1965. Syllabus Kandidaatscollege 'Algemene Bodemkunde'. Landbouw Scheikunde Landbouwhogeschool, Wageningen.
- Bouldin, D.R., 1961. Mathematical description of diffusion processes in the soil-plant system. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 25: 476-480.
- Boutin, J.P. & L. Roux, 1973. Etude cinétique de l'hydrolyse du pyrophosphate et du tripolyphosphate par les racines de tomate cultivées in vitro. *C.R. Acad. Sci.* 277 Ser. D: 49-52.
- Boutin, J.P. & L. Roux, 1974. L'hydrolyse des polyphosphates par les racines des plantes. I. Rôle respectif des racines et des microorganismes. *Agrochimica* 18: 424-431.
- Bowen, G.D., 1973. Mineral nutrition of ectomycorrhizae. In: G.C. Marks & T.T. Kozlowski (Eds): *Ectomycorrhizae their ecology and physiology*. Academic Press, New York, p. 151-205.
- Bowen, G.D. & A.D. Rovira, 1967. Phosphate uptake along attached and excised wheat roots measured by an automatic scanning method. *Aust. J. Biol. Sci.* 20: 369-378.
- Bowen, G.D. & A.D. Rovira, 1968. The influence of micro-organisms on growth and metabolism of plant roots. In: W.J. Whittington (Ed.): *Root growth*. Butterworth, London, p. 170-201.
- Bowen, G.D. & A.D. Rovira, 1971. Relationship between root morphology and nutrient uptake. In: R.M. Samish (Ed.): *Recent advances in plant nutrition*, Vol. 1. Gordon and Breach Science Publishers, New York. p. 293-305.
- Bowen, G.D. & C. Theodorou, 1967. Studies on phosphate uptake by mycorrhizas XIV. IUFRO-Kongress. München, V, Sektion 24. p. 116-137.
- Bowen, G.D., M.F. Skinner & D.E. Bevege, 1974. Zinc uptake by mycorrhizal and uninfected roots of *Pinus radiata* and *Araucaria cunninghamii*. *Soil Biol. Biochem.* 6: 141-144.
- Bower, C.A. & 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.
- Bowling, D.J.F., 1965. Effect of ringing on potassium uptake by *Ricinus communis* plants. *Nature (London)* 206: 317-318.
- Bowling, D.J.F., 1968a. Translocation at 0°C in *Helianthus annuus*. *J. Exp. Bot.* 19: 381-388.
- Bowling, D.J.F., 1968b. Active and passive ion transport in relation to transpiration in *Helianthus annuus*. *Planta* 83: 53-59.
- Boyer, J.S., 1971. Resistance to water transport in soybean, bean, and sunflower. *Crop Sci.* 11: 403-407.
- Boyer, J.S., 1973. Water stress and plant growth. *Proc. Soil and Plant Water Symp. New Zealand*, p. 10-11.
- Breazeale, J.F., 1930. Maintenance of moisture-equilibrium and nutrition of plants at and below the wilting percentage. *Techn. Bull. No. 29 Univ. Arizona Agric. Exp. Stn.* p. 137-177.
- Breteler, H., 1973. A comparison between ammonium and nitrate nutrition of young sugar-beet plants grown in nutrient solution at constant acidity. I. Production of dry matter, ionic balance and chemical composition. *Neth. J. Agric. Sci.* 21: 227-244.
- Brewster, J.L. & P.B.H. Tinker, 1972. Nutrient flow rates into roots. *Soils Fert.* 35: 355-359.
- Briggle, L.W. & D.A. Vogel, 1968. Breeding short-stature, disease resistant wheats in the United States. *Euphytica* 7 (suppl. 1): 107-130.
- Brouwer, R., 1963. Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. In: *Jaarboek van IBS, Mededeling* 213: 31-39.
- Brouwer, R., 1966. Root growth of grasses and cereals. In: F.L. Milthorpe & J.D. Ivins (Ed.): *The growth of cereals and grasses*. Butterworths, London. p. 153-166.
- Brouwer, R. & P.J.C. Kuiper, 1972. *Leerboek der plantenfysiologie 3. Oecofysiologische relaties. Oosthoek's uitgeverij*. Utrecht p. 44-45.
- Brouwer, R. & C.T. de Wit, 1968. A simulation model of plant growth with special attention to root growth and its consequences. In: W.J. Whittington (Ed.): *Root growth*. Butterworth, London. p. 224-242.
- Brown, J.C. & J.E. Ambler, 1970. Further characterization of iron uptake in two genotypes of corn. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 34: 249-252.

- Brown, J.C. & J.E. Ambler, 1973. "Reductants" released by roots of Fe-deficient soybeans. *Agron. J.* 65: 311-314.
- Brown, J.C. & J.E. Ambler, 1974. Iron-stress response in tomato (*Lycopersicon esculentum*) 1. Sites of Fe reduction, absorption and transport. *Physiol. Plant.* 31: 221-224.
- Brown, J.C. & W.D. Bell, 1969. Iron uptake dependent on genotype of corn. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 33: 99-101.
- Brown, J.C. & W.E. Jones, 1975. Phosphorus efficiency as related to iron inefficiency in sorghum. *Agron. J.* 67: 468-472.
- Brown, M.E., 1972. Plant growth substances produced by micro-organisms of soil and rhizosphere. *J. Appl. Bacteriol.* 35: 443-451.
- Broyer, T.C. & 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. Bot.* 30: 261-273.
- Burström, H., 1952. Studies on growth and metabolism of roots. VIII. Calcium as a growth factor. *Physiol. Plant.* 5: 391-402.
- Cailloux, M., 1972. Metabolism and absorption of water by root hairs. *Can. J. Bot.* 50: 557-573.
- Campbell, R. & A.D. Rovira, 1973. The study of the rhizosphere by scanning electron microscopy. *Soil Biol. Biochem.* 5: 747-752.
- Carbon, B.A., 1973. Diurnal water stress in plants grown on a coarse soil. *Aust. J. Soil Res.* 24: 33-42.
- Cary, J.W., 1966. Soil moisture transport due to thermal gradients. Practical aspects. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 30: 428-433.
- Cary, J.W. & S.A. Taylor, 1967. The dynamics of soil water. II. Temperature and solute effects. In: R.M. Hagan Ed: *Irrigation of agricultural lands*, Agronomy nr. 11. American Society of Agronomy, Wisc. USA. p. 245-253.
- Cassel, D.K., D.R. Nielsen & J.W. Biggar, 1969. Soil-water movement in response to imposed temperature gradients. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 33: 493-500.
- Castle, W.S. & A.H. Krezdorn, 1975. Effect of citrus rootstocks on root distribution and leaf mineral content of 'Orlando' tangelo trees. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 100: 1-4.
- Chang, C.W. & R.S. Bandurski, 1964. Exocellular enzymes of corn roots. *Plant Physiol.* 39: 60-64.
- Charley, J.L. & H. Jenny, 1961. Two-phase studies on availability of iron in calcareous soils. IV. Decomposition of iron oxide by roots, and Fe-diffusion in roots. *Agrochimica* 5: 99-107.
- Christie, E.K. & J. Moorby, 1975. Physiological responses of semiarid grasses. I. The influence of phosphorus supply on growth and phosphorus absorption. *Aust. J. Agric. Res.* 26: 423-436.
- Chung, H.H. & Kramer, P.J., 1975. Absorption of water and ^{32}P through suberized and unsuberized roots of loblolly pine. *Can. J. For. Res.* 5: 229-235.
- Clark, R.B., 1975a. Mineral element concentrations in corn leaves by position on the plant and age. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 6: 439-450.
- Clark, R.B., 1975b. Mineral element concentrations of corn plant parts with age. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 6: 451-464.
- Clark, R.B., 1975c. Differential magnesium efficiency in corn inbreds: I. Dry-matter yields and mineral element composition. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 39: 488-491.
- Clark, R.B. & J.C. Brown, 1974. Internal root control of iron uptake and utilization in maize genotypes. *Plant Soil* 40: 669-677.
- Clarkson, D.T., 1974. Ion transport and cell structure in plants. McGraw Hill, London.
- Clarkson, D.T. & A.W. Robards, 1975. The endodermis, its structural development and physiological role. In: J.S. Torrey & D.T. Clarkson (Ed.): *The development and function of roots*, Third Cabot symposium. Academic Press. p. 415-436.
- Clarkson, D.T., A.W. Robards & J. Sanderson, 1971. The tertiary endodermis in barley roots: fine structure in relation to radial transport of ions and water. *Planta* 96: 292-305.
- Clarkson, D.T., J. Sanderson & R.S. Russell, 1968. Ion uptake and root age. *Nature (Lond.)* 220: 805-806.
- Converse, C.D., N. Gammon & J.D. Sayre, 1943. The use of ion exchange materials in studies on corn nutrition. *Plant Physiol.* 18: 114-121.
- Cooke, I.J., 1966. A kinetic approach to the description of soil phosphate status. *J. Soil Sci.* 17: 56-64.
- Cooper, A.J., 1973. Root temperature and plant growth. Research Review No. 4 Commonwealth Agricultural Bureaux, Slough, England.
- Cormack, R.G.H., 1949. The development of root hairs in angiosperms. *Bot. Rev.* 15: 583-612.
- Cormack, R.G.H., 1962. Development of root hairs in angiosperms. *Bot. Rev.* 28: 446-464.

- Crank, J., 1957. The mathematics of diffusion. Clarendon Press, Oxford, England.
- Crossett, R.N., D.J. Campbell & H.E. Stewart, 1975. Compensatory growth in cereal root systems. *Plant Soil* 42: 673-683.
- Cullen, P.W., A.K. Turner & J.H. Wilson, 1972. The effect of irrigation depth on root growth of some pasture species. *Plant Soil* 37: 345-352.
- Dainty, J., 1969. The ionic relations of plants. In: M.B. Wilkins (Ed.): The physiology of plant growth and development. McGraw-Hill, London. p. 455-485.
- Dalton, F.N., P.A.C. Raats & W.R. Gardner, 1975. Simultaneous uptake of water and solutes by plant roots. *Agron. J.* 67: 334-339.
- Danielson, R.E., 1967. Root systems in relation to irrigation. In: R.M. Hagan et al. (Ed.): Irrigation of agricultural lands. Agronomy No. 11, American Society of Agronomy. Wisconsin, USA, p. 390-424.
- Dart, P.J., 1971. Scanning electron microscopy of plant roots. *J. Exp. Bot.* 22: 163-168.
- Dart, P.J., 1974. Development of root-nodule symbioses. The infection process. In: A. Quispel (Ed.): The biology of nitrogen fixation. North-Holland Publishing Company Amsterdam, p. 381-429.
- Davidson, R.L., 1969a. Effect of root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some pasture grasses and clover. *Ann. Bot. (London)* 33: 561-569.
- Davidson, R.L., 1969b. Effects of soil nutrients and moisture on root/shoot ratios in *Lolium perenne* L. and *Trifolium repens* L. *Ann. Bot. (London)* 33: 571-577.
- Davidson, R.L., 1969c. Effects of edaphic factors on the soluble carbohydrate content of roots of *Lolium perenne* L. and *Trifolium repens* L. *Ann. Bot. (London)* 33: 579-589.
- Diest, A. van, 1962. Effects of soil aeration and compaction upon yield, nutrient take-up and variability in a greenhouse fertility experiment. *Agron. J.* 54: 515-518.
- Diest, A. van, 1971. The biological aspects of chemical soil testing. *Proc. Int. Symp. Soil Fert. Eval.*, New Delhi, 1. p. 145-155.
- Diest, A. van, 1973. Processen in de rizosfeer. Ingenieurscollege bodemvruchtbaarheid en bemesting. Landbouwscheikunde, Landbouwhogeschool, Wageningen.
- Diest, A. van, 1976. Ammonium- en nitraatvoeding van cultuurgewassen. *Stikstof* 7: 389-394.
- Dittmer, H.J., 1937. A quantitative study of the roots and root hairs of a winter rye plant (*Secale cereale*). *Am. J. Bot.* 24: 417.
- Dittmer, H.J., 1940. A quantitative study of the subterranean members of soybean. *Soil Conserv.* 6: 33-34.
- Dittmer, H.J., 1949. Root hair variations in plant species. *Am. J. Bot.* 36: 152-155.
- Dittmer, H.J., 1973. Clipping effects on bermuda grass biomass. *Ecology* 54: 217-219.
- Dommergues, Y. & F. Mangenot, 1970. *Ecologie microbienne du sol*. Masson, Paris.
- Dorrington Williams, R., 1962. On the physiological significance of seminal roots in perennial grasses. *Ann. Bot. (London)* 26: 129-136.
- Drew, M.C., 1975. Comparison of the effects of a localized supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of the seminal root system, and the shoot in barley. *New Phytol.* 75: 479-490.
- Drew, M.C. & M.J. Goss, 1973. Effect of soil physical factors on root growth. *Chem. Ind.* 14: 679-684.
- Drew, M.C. & P.H. Nye, 1969. The supply of nutrient ions by diffusion to plant roots in soil. II. The effect of root hairs on the uptake of potassium by roots of rye grass (*Lolium multiflorum*). *Plant Soil* 31: 407-424.
- Drew, M.C. & P.H. Nye, 1970. The supply of nutrient ions by diffusion to plant roots in soil. III. Uptake of phosphate by roots of onion, leek, and rye-grass. *Plant Soil* 33: 545-563.
- Drew, M.C. & L.R. Saker, 1973. Effect of variation in the supply of nutrients within the rooting zone on root growth and nutrient absorption. Annual Report 1972 Letcombe Laboratory. p. 15-16.
- Drew, M.C. & L.R. Saker, 1975. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. II. Localized, compensatory increases in lateral root growth and rates of nitrate uptake when nitrate supply is restricted to only part of the root system. *J. Exp. Bot.* 26: 79-90.
- Drew, M.C., L.R. Saker & T.W. Ashley, 1973. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. I. The effect of nitrate concentration on the growth of axes and laterals. *J. Exp. Bot.* 24: 1189-1202.
- Dubský, F., J. Soukup, V. Šýkora & J. Matouš, 1965. The study of some physiological aspects on the use of synthetic ion exchangers as sorbents of plant nutrients. *Acta Průkoniciana* 11: 1-28.
- Eavis, B.W., 1972a. Soil physical conditions affecting seedling root growth. I. Mechanical impedance, aeration and moisture availability as influenced by bulk density and moisture levels in a sandy loam soil. *Plant Soil* 36: 613-622.

- Eavis, B.W., 1972b. Soil physical conditions affecting seedling root growth. III. Comparisons between root growth in poorly aerated soil and at different oxygen partial pressures. *Plant Soil* 37: 151-158.
- Eavis, B.W. & D. Payne, 1968. Soil physical conditions and root growth. In: W.J. Whittington (Ed.): *Root growth*. Butterworth, London. p. 315-338.
- Eavis, B.W., H.M. Taylor & M.G. Huck, 1971. Radicle elongation of pea seedlings as affected by oxygen concentration and gradients between shoot and root. *Agron. J.* 63: 770-772.
- Egmond, F. van, 1975. The ionic balance of the sugar-beet plant. Proefschrift Landbouwhogeschool Wageningen/Agric. Res. Rep. 832, Pudoc Wageningen.
- Ekdahl, I., 1957. On the growth mechanism of root hairs. *Physiol. Plant* 10: 798-806.
- Elgawhary, S.M., W.L. Lindsay & W.D. Taylor, 1970. Effect of complexing agents and acids on the diffusion of zinc to a simulated root. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 34: 211-214.
- El Nadi, A.H., R. Brouwer & J.Th. Locher, 1969. Some responses of the root and the shoot of *Vicia faba* plants to water stress. *Neth. J. Agric. Sci.* 17: 133-142.
- Enfield, C.G., 1974. Rate of phosphorus sorption by five Oklahoma soils. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 38: 404-407.
- Epstein, E., 1972. Mineral nutrition of plants: Principles and perspectives. J. Wiley and Sons, New York.
- Epstein, E., 1973. *Roots*. Sci. Am. 228: 48-58.
- Eriksson, E., 1952. Cation-exchange equilibria on clay minerals. *Soil Sci.* 74: 103-113.
- Estermann, E.F. & A.D. McLaren, 1961. Contribution of rhizoplane organisms to the total capacity of plants to utilize organic nutrients. *Plant Soil* 15: 243-260.
- Evans, G.N., 1970. A technique of simulation of radial root growth in soil and some experimental results. *Soil Sci.* 109: 376-387.
- Evans, P.S., 1970. Root growth of *Lolium perenne* L. I. Effect of plant age, seed weight, and nutrient concentration on root weight, length, and number of apices. *N.Z.J. Bot.* 8: 344-356.
- Evans, P.S., 1971. Root growth of *Lolium perenne* L. II. Effects of defoliation and shading. *N.Z.J. Agric. Res.* 14: 552-562.
- Farr, C.H., 1928. Root hairs and growth. *Q. Rev. of Biol.* 111: 343-376.
- Farris, N.F., 1934. Root habits of certain crop plants as observed in the humid soils of New Jersey. *Soil Sci.* 38: 87-111.
- Ferguson, I.B. & D.T. Clarkson, 1975. Ion transport and endodermal suberization in the roots of *Zea mays*. *New Phytol.* 75: 69-79.
- Ferguson, I.B. & D.T. Clarkson, 1976. Simultaneous uptake and translocation of magnesium and calcium in barley (*Hordeum vulgare* L.) roots. *Planta* 128: 267-269.
- Fiscus, E.L., 1975. The interaction between osmotic- and pressure-induced water flow in plant roots. *Plant Physiol.* 55: 917-922.
- Fiscus, E.L. & M.G. Huck, 1972. Diurnal fluctuations in soil water potential. *Plant Soil* 37: 197-202.
- Floyd, R.A. & A.J. Ohlrogge, 1970. Gel formation on model root surfaces of *Zea mays*. I. Investigation of the gels composition. *Plant Soil* 33: 331-343.
- Floyd, R.A. & A.J. Ohlrogge, 1971. Gel formation on nodal root surfaces of *Zea mays*. Some observations relevant to understanding its action at the root-soil interface. *Plant Soil* 34: 595-606.
- Foy, C.D., 1974a. Effects of soil calcium availability on plant growth. In: E.W. Carson (Ed.): *The plant root and its environment*. University Press Virginia. p. 565-600.
- Foy, C.D., 1974b. Effects of aluminium on plant growth. In: E.W. Carson (Ed.): *The plant root and its environment*. Univ. Press Virginia. p. 601-642.
- Frere, M.H. & C.T. de Wit, 1971. Computer modeling of nutrient movement in soil. In: R.M. Samish (Ed.): *Recent advances in plant nutrition*. Vol. 1, Gordon and Breach Science Publishers, New York. p. 274-279.
- Fried, M. & H. Broeshart, 1967. The soil-plant system in relation to inorganic nutrition. Academic Press, New York, London.
- Fried, M., G. Hawkes & W.Z. Mackie, 1959. Rubidium-potassium relations in the soil-plant system. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 23: 360-362.
- Frissel, M.J. & P. Reiniger, 1974. Simulation of accumulation and leaching in soils. Pudoc, Wageningen. p. 6-8.
- Frith, G.J.T. & D.G. Nichols, 1975. Nitrogen uptake by apple seedlings as affected by light, and nutrient stress in part of the root system. *Physiol. Plant* 34: 129-133.
- Gapon, E.N., 1933. On the theory of exchange adsorption in soils. *J. Gen. Chem. USSR*, 3: 144 (in Russian).
- Gardner, W.R., 1968. Nutrient transport to plant roots. *Trans. 9th. Int. Congr. Soil Sci. Adelaide*, Vol. 1. p. 135-141.

- Gaur, A.C. & K.P. Ostwal, 1972. Influence of phosphate dissolving Bacilli on yield & phosphate uptake of wheat crop. *Indian J. Exp. Biol.* 10: 393-394.
- Gerard, C.J., 1965. The influence of soil moisture, soil texture, drying conditions and exchangeable cations on soil strength. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 29: 641-645.
- Gerard, C.J., 1971. Influence of osmotic potential, temperature, and calcium on growth of plant roots. *Agron. J.* 63: 555-558.
- Gerard, C.J., H.C. Mehta & E. Hinojosa, 1972. Root growth in a clay soil. *Soil Sci.* 114: 37-49.
- Gerdemann, J.W., 1968. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and plant growth. *Ann. Rev. Phytopathol.* 6: 397-418.
- Gerdemann, J.W., 1974. Mycorrhizae. In: E.W. Carson (Ed.): *The plant root and its environment*. University Press Virginia. p. 205-217.
- Gile, P.L. & J.O. Carrero, 1917. Absorption of nutrients as affected by the number of roots supplied with the nutrient. *J. Agric. Res.* 9: 73-95.
- Gill, W.R. & G.H. Bolt, 1955. Pfeffer's studies of the root growth pressures exerted by plants. *Agron. J.* 47: 166-168.
- Gilliam, J.W., 1970. Hydrolysis and uptake of pyrophosphate by plant roots. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 34: 83-86.
- Gingrich, J.R. & M.B. Russell, 1956. Effect of soil moisture tension and oxygen concentration on the growth of corn roots. *Agron. J.* 48: 517-520.
- Glauser, R. & H. Jenny, 1960a. Two-phase studies on availability of iron in calcareous soils. I. Experiments with alfalfa plants. *Agrochimica* 4: 263-278.
- Glauser, R. & H. Jenny, 1960b. Two-phase studies on availability of iron in calcareous soils. III. Contact, and exchange diffusion in ionic membranes. *Agrochimica* 5: 1-9.
- Goudriaan, J., 1973. Dispersion in simulation models of population growth and salt movement in the soil. *Neth. J. Agric. Sci.* 21: 269-281.
- Graham, E.R. & Wm.A. Albrecht, 1943. Nitrate absorption by plants as an anion exchange phenomenon. *Am. J. Bot.* 30: 195-198.
- Gray, L.E. & J.W. Gerdemann, 1969. Uptake of phosphorus-32 by vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Plant Soil* 30: 415-422.
- Gray, L.E. & J.W. Gerdemann, 1973. Uptake of ^{35}S by vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Plant Soil* 39: 687-689.
- Greacen, E.L., K.P. Barley & D.A. Farrell, 1968. The mechanics of root growth in soils with particular reference to the implications for root distribution. In: W.J. Whittington (Ed.): *Root growth*. Butterworth, London. p. 256-268.
- Greacen, E.L., D.A. Farrell & B. Cockroft, 1968. Soil resistance to metal probes and plant roots. *Trans. 9th. Int. Congr. Soil Sci., Australia Vol. I*, p. 769-779.
- Greacen, E.L. & J.S. Oh, 1972. Physics of root growth. *Nature (Lond.) New Biol.* 235: 24-25.
- Greaves, M.P. & J.F. Darbyshire, 1972. The ultrastructure of the mucilaginous layer on plant roots. *Soil Biol. Biochem.* 4: 443-449.
- Greenway, H. & B. Klepper, 1968. Phosphorus transport to the xylem and its regulation by water flow. *Planta* 83: 119-136.
- Greenwood, D.J., 1971. Soil aeration and plant growth. *Rep. Prog. Appl. Chem.* 55: 423-431.
- Greenwood, D.J., J.T. Wood & T.J. Cleaver, 1974. A dynamic model for the effects of soil and weather conditions on nitrogen response. *J. Agric. Sci.*, 82: 455-467.
- Griffin, D.M., 1968. A theoretical study relating the concentration and diffusion of oxygen to the biology of organisms in soil. *New Phytol.* 67: 561-577.
- Griffin, R.A. & J.J. Jurinak, 1974. Kinetics of the phosphate interaction with calcite. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 38: 75-79.
- Groenevelt, P.H. & G.H. Bolt, 1969. Non-equilibrium thermodynamics of the soil-water system. *J. Hydrol.* 7: 358-388.
- Grunes, D.L. & H. Jenny, 1960. Two-phase studies on availability of iron in calcareous soils. II. Decomposition of colloidal iron hydroxide by ion exchangers. *Agrochimica* 4: 279-287.
- Guckert, A., H. Breisch & O. Reisinger, 1975. Interface sol-racine. I. Etude au microscope électronique des relations mucigel-argile-microorganismes. *Soil Biol. Biochem.* 7: 241-250.
- Gunary, D., 1970. A new adsorption isotherm for phosphate in soil. *J. Soil Sci.* 21: 72-77.
- Gupta, D. & I. Kovács, 1974. Root characters and their relationships with yield of Opaque-2 and analogous normal-maize single, 3-way and double cross hybrids and inbred lines. *Z. Acker-Pflanzenbau* 139: 233-241.
- Hackett, C., 1968a. A study of the root system of barley. I. Effects of nutrition on two varieties. *New Phytol.* 67: 287-299.

- Hackett, C., 1968b. Quantitative aspects of the growth of cereal root systems. In: W.J. Whittington (Ed.): Root growth. Butterworth, London. p. 124-147.
- Hackett, C., 1972. A method of applying nutrients locally to roots under controlled conditions, and some morphological effects of locally applied nitrate on the branching of wheat roots. *Aust. J. Biol. Sci.* 25: 1169-1180.
- Hackett, C. & B.O. Bartlett, 1971. A study of the root system of barley. III. Branching pattern. *New Phytol.* 70: 409-413.
- Hackett, C. & D.A. Rose, 1972a. A model of the extension and branching of a seminal root of barley, and its use in studying relations between root dimensions. I. The model. *Aust. J. Biol. Sci.* 25: 669-679.
- Hackett, C. & D.A. Rose, 1972b. A model of the extension and branching of a seminal root of barley, and its use in studying relations between root dimensions. II. Results and interferences from manipulation of the model. *Aust. J. Biol. Sci.* 25: 681-690.
- Handley, M.F., E.R. Cozart, J.M. Baggett & K.G. Seymour, 1961. Synthetic ion exchanger fertilization of container-grown plants. *Down Earth* 13: 2-8.
- Hanekom, A.N., J. Deist & K.L.J. Blommaert, 1973. Rate of uptake of water and inorganic ions by *Protea cynaroides* (L.) plants. *Agroplantae* 5: 117-120.
- Hansen, G.K., 1974a. Resistance to water transport in soil and young wheat plants. *Acta Agric. Scand.* 24: 37-48.
- Hansen, G.K., 1974b. Resistance to water flow in soil and plants, plant water status, stomatal resistance and transpiration of Italian ryegrass, as influenced by transpiration demand and soil water depletion. *Acta Agric. Scand.* 24: 83-92.
- Harrison-Murray, R.S. & D.T. Clarkson, 1973. Relationships between structural development and the absorption of ions by the root system of *Cucurbita pepo*. *Planta* 114: 1-16.
- Hassett, J.J. & J.J. Jurinak, 1971. Effect of ion-pair formation on calcium and magnesium ion activities in aqueous carbonate solutions. *Soil Sci.* 111: 91-94.
- Hatrack, A.A. & D.J.F. Bowling, 1973. A study of the relationship between root and shoot metabolism. *J. Exp. Bot.* 24: 607-613.
- Hattingh, M.J., L.E. Gray & J.W. Gerdemann, 1973. Uptake and translocation of ³²P-labelled phosphate to onion roots by endomycorrhizal fungi. *Soil Sci.* 116: 381-387.
- Haynes, J.L. & W.R. Robbins, 1948. Calcium and boron as essential factors in the root environment. *J. Am. Soc. Agron.* 40: 795-803.
- Head, G.C., 1965. Studies of diurnal changes in cherry root growth and nutational movements of apple root-tips by time-lapse cinematography. *Ann. Bot. (Lond.)* 29: 219-224.
- Head, G.C., 1968. Studies of growing roots by time-lapse cinematography. *Trans. 9th. Int. Congr. Soil Sci. Australia*, Vol. I. p. 751-258.
- Heath, O.V.S. & T.A. Mansfield, 1969. The movements of stomata. In: M.B. Wilkins (Ed.): The physiology of plant growth and development. McGraw-Hill, London. p. 303-332.
- Hewitt, E.J. & T.A. Smith, 1975. Plant mineral nutrition. The English University Press Ltd London.
- Hillel, D., C.G.E.M. van Beek & H. Talpez, 1975. A microscopic-scale model of soil water uptake and salt movement to plant roots. *Soil Sci.* 120: 385-397.
- Hoffmann, W.E., 1966a. Kaliumaufnahme von Roggen- und Maispflanzen nach unterschiedlicher Kaliumernährung. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 113: 112-120.
- Hoffmann, W.E., 1966b. Veränderungen der Wurzelaktivität der Pflanze bei der Mineralstoffabgabe an der Spross durch unterschiedliche Kaliumernährung. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 113: 120-130.
- Holford, I.C.R., R.W.M. Wedderburn & G.E.G. Mattingly, 1974. A langmuir two-surface equation as a model for phosphate adsorption by soils. *J. Soil Sci.* 25: 242-255.
- Honert, T.H. van den, 1948. Water transport as a catenary process. *Faraday Soc. Discuss.* No. 3: 146-153.
- Huck, M.G., 1970. Variation in taproot elongation rate as influenced by composition of the soil air. *Agron. J.* 62: 815-818.
- Hunt, R. & J.A. Burnett, 1973. The effects of light intensity and external potassium level on root/shoot ratio and rates of potassium uptake in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Ann. Bot.* 37: 519-537.
- Hunter, A.S. & O.J. Kelley, 1946a. A new technique for studying the absorption of moisture and nutrients from soil by plant roots. *Soil Sci.* 62: 441-450.
- Hunter, A.S. & O.J. Kelley, 1946b. The extension of plant roots into dry soil. *Plant Physiol.* 21: 445-451.
- Hurd, E.A., 1974. Phenotype and drought tolerance in wheat. *Agric. Meteorol.* 14: 39-55.
- IBM, 1972. Continuous system modeling program III (CSMP III). Program reference manual, third edition. IBM Canada Ltd. Don Mills Ontario.

- Jackson, N.E., R.E. Franklin & R.H. Miller, 1972. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizae on growth and phosphorus content of three agronomic crops. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 36: 64-67.
- Jackson, N.E., R.H. Miller & R.E. Franklin, 1973. The influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on uptake of ^{90}Sr from soil by soybean. *Soil Biol. Biochem.* 5: 205-212.
- Jackson, R.D., R.J. Reginato, B.A. Kimball & F.S. Nakayama, 1974. Diurnal soil-water evaporation: comparison of measured and calculated soil-water fluxes. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 38: 861-866.
- Jakobsen, B.F., 1974. Water and phosphate transport to plant roots. *Acta Agric. Scand.* 24: 55-60.
- Jenny, H., 1946. Absorbed nitrate ions in relation to plant growth. *J. Colloid Sci.* 1: 33-47.
- Jenny, H., 1953. Contact phenomena between absorbents and their significance in plant nutrition. In: E. Truog (Ed.): *Mineral nutrition of plants*. University Wisconsin Press. p. 107-132.
- Jenny, H., 1961a. Plant root-soil interactions. In: M.X. Zarow (Ed.): *Growth in living systems*. Basic Books Inc., New York. p. 665-694.
- Jenny, H., 1961b. Two-phase studies on availability of iron in calcareous soils. V. Kinetics of iron transfer as conditioned by ion exchange capacity and structure of roots. *Agrochimica* 5: 281-289.
- Jenny, H., 1966. Pathways of ions from soil into root according to diffusion models. *Plant Soil* 25: 265-289.
- Jenny, H. & E.W. Cowan, 1933. The utilization of adsorbed ions by plants. *Science* 77: 394-396.
- Jenny, H. & K. Grossenbacher, 1963. Root-soil boundary zones as seen in the electron microscope. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 27: 273-277.
- Jones, D.D., D. James Morr  & H.H. Mollenhauer, 1966. Slime secretion by outer rootcap cells of Zea mays. *Am. J. Bot.* 53: 621.
- Joshua, W.D. & E. de Jong, 1973. Soil moisture movement under temperature gradients. *Can. J. Soil Sci.* 53: 49-57.
- Junk, A. & S.A. Barber, 1974. Phosphate uptake rate of corn roots as related to the proportion of the roots exposed to phosphate. *Agron. J.* 66: 554-557.
- Jungk, A. & S.A. Barber, 1975. Plant age and the phosphorus uptake characteristics of trimmed and untrimmed corn root systems. *Plant Soil* 42: 227-239.
- Kalra, Y.P., 1971. Application of split-root technique in orthophosphate absorption experiments. *J. Agric. Sci.* 77: 77-81.
- Karmacharya, B.L., 1973. Root development of four spring wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars in greenhouse experiments. *Meld. Nor. Landbruksh gsk.* 52(8): 1-6.
- Kashirad, A. & H. Marschner, 1974a. Effects of pH and phosphate on iron nutrition of sunflower and cornplants. *Agrochimica* 8: 497-507.
- Kashirad, A. & H. Marschner, 1974b. Iron nutrition of sunflower and cornplants in mono and mixed culture. *Plant Soil* 41: 91-101.
- Kays, S.J., C.W. Nicklow & D.H. Simons, 1974. Ethylene in relation to the response of roots to physical impedance. *Plant Soil* 40: 565-571.
- Khasawneh, F.E., 1975. Calculation of rate of nutrient uptake by growing roots. *Agron. J.* 67: 574-576.
- Khasawneh, F.E. & J.P. Copeland, 1973. Cotton root growth and uptake of nutrients: relation of phosphorus uptake to quantity, intensity, and buffering capacity. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 37: 250-254.
- Kick, H., 1956. Vegetationsversuch zur Verf gbarkeit der an Wofalite (synthetische Ionenaustauscherharze) gebundenen Ammonium-, Kalium- und Phosphationen. *Z. Pflanzenern hr. D ng. Bodenk.* 72: 49-56.
- Kleese, R.A., 1968. Scion control of genotypic differences in Sr and Ca accumulation in soybeans under field conditions. *Crop Sci.* 8: 128-129.
- Klute, A. & D.B. Peters, 1968. Water uptake and root growth. In: W.J. Whittington (Ed.): *Root growth*. Butterworth, London. p. 105-133.
- Kramer, P.J., 1946. Absorption of water through suberized roots of trees. *Plant Physiol.* 21: 37-41.
- Kramer, P.J., 1956. Relative amounts of mineral absorption through various regions of roots. In: A conference on radioactive isotopes in agriculture. Michigan. p. 287-295.
- Kramer, P.J., 1969. *Plant and soil water relationships: A modern synthesis*. McGraw-Hill Book Company, New York.
- Kramer, P.J., 1974. Fifty years of progress in water relations research. *Plant Physiol.* 54: 463-471.

- Kramer, P.J., O. Biddulph & F.S. Nakayama, 1967. Water absorption, conduction and transpiration. In: Irrigation of agricultural lands. Agronomy No. 11. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin. p. 320-336.
- Kuiper, P.J.C., 1964. Water uptake of higher plants as affected by root temperature. Meded. Landbouwhogeschool. Wageningen 64(4): 1-11.
- Kuo, S. & E.G. Lotse, 1972. Kinetics of phosphate adsorption by calcium carbonate and Ca-kaolinite. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 36: 725-729.
- Kuo, S. & E.G. Lotse, 1974. Kinetics of phosphate adsorption and desorption by lake sediments. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 38: 50-54.
- Lagerwerff, J.V., 1958. Comparable effects of adsorbed and dissolved cations on plant growth. Soil Sci. 86: 63-69.
- Lagerwerff, J.V., 1960. The contact-exchange theory amended. Plant Soil 13: 253-264.
- Lagerwerff, J.V., 1965. Multiple-rate effect in ion transfer. Soil Sci. 100: 25-33.
- Lambert, J.R. & F.W.T. Penning de Vries, 1971. Dynamics of water in the soil-plant-atmosphere system: a model named TROIKA. Rep. No. 3. Dep. Theor. Prod. Ecol. Landbouwhogeschool, Wageningen.
- Lehr, J.J., 1942. The importance of sodium for plant nutrition: III. The equilibrium of cations in the beet. Soil Sci. 53: 399-411.
- Leiser, A.T., 1968. A mucilaginous root sheath in Ericaceae. Amer. J. Bot. 55: 391-398.
- Lemaire, P., 1975. Action comparée de l'alimentation azotée sur la croissance du système racinaire et des parties aériennes des végétaux. Ann. Agron. 26: 59-74.
- Letcombe Laboratory, 1973. Annual report 1972. Agricultural Research Council, Wantage, England.
- Letcombe Laboratory, 1974. Annual report 1973. Agricultural Research Council, Wantage, England.
- Letey, J., L.H. Stolzy, N. Valoras & T.E. Szuszkiewicz, 1962a. Influence of oxygen diffusion rate on sunflower growth at various soil and air temperatures. Agron. J. 54: 316-319.
- Letey, J., L.H. Stolzy, N. Valoras & T.E. Szuszkiewicz, 1962b. Influence of soil oxygen on growth and mineral composition of barley. Agron. J. 54: 538-540.
- Letey, J., W.D. Kemper & L. Noonan, 1969. The effect of osmotic pressure gradients on water movement in unsaturated soil. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 33: 15-18.
- Lewis, D.G. & J.P. Quirk, 1967a. Phosphate diffusion in soil and uptake by plants. III. P^{31} -movement and uptake by plants as indicated by P^{32} -autoradiography. Plant Soil 26: 445-453.
- Lewis, D.G. & J.P. Quirk, 1967b. Phosphate diffusion in soil and uptake by plants. IV. Computed uptake by model roots as a result of diffusive flow. Plant Soil 26: 454-468.
- Lopez Gonzalez, J. de Dios & H. Jenny, 1958. Modes of entry of strontium into plant roots. Science 128: 90-91.
- Lungley, D.R., 1973. The growth of root systems - a numerical computer simulation model. Plant Soil 38: 145-159.
- Lupton, F.G.H., R.H. Oliver, F.B. Ellis, B.T. Barnes, K.R. Howse, P.J. Welbank & P.J. Taylor, 1974. Root and shoot growth of semi-dwarf and taller winter wheats. Ann. Appl. Biol. 77: 129-144.
- Luxmoore, R.J., L.H. Stolzy & J. Letey, 1970. Oxygen diffusion in the soil-plant system. I. A model. II. Respiration rate, permeability, and porosity of consecutive excised segments of maize and rice roots. III. Oxygen concentration profiles, respiration rates, and the significance of plant aeration predicted for maize roots. IV. Oxygen concentration profiles, respiration rates, and radial oxygen losses predicted for rice roots. Agron. J. 62: 317-322-325-329-332.
- Luxmoore, R.J. & L.H. Stolzy, 1972. Oxygen diffusion in the soil plant system. V. Oxygen concentration and temperature effects on oxygen relations predicted for maize roots. VI. A synopsis with commentary. Agron. J. 64: 720-725-729.
- McCart, G.D. & E.J. Kamprath, 1965. Supplying Ca and Mg for cotton on sandy, low cation exchange capacity soils. Agron. J. 57: 404-406.
- McClure, G.W., 1972. Nutrient distribution in root zones. III. Further studies of the effect of phosphorus distribution on corn and wheat. Can. J. Bot. 50: 2275-2282.
- McClure, J.W. & C. Harvey, 1962. Use of radiophosphorus in measuring root growth of sorghums. Agron. J. 54: 457-459.
- McClure, G.W. & W.A. Jackson, 1968a. Nutrient distribution in root zones. I. Definition, approach, and some implications. Agrochimica 12: 251-260.
- McClure, G.W. & W.A. Jackson, 1968b. Nutrient distribution in root zones. II. The concept of external VS internal nutrient supply. Agrochimica 12: 353-364.
- McElgunn, J.D. & C.M. Harrison, 1969. Formation, elongation, and longevity of barley root hairs. Agron. J. 61: 79-81.

- McElgunn, J.D. & D.H. Heinrichs, 1975. Water use of alfalfa genotypes of diverse genetic origin and three soil temperatures. *Can. J. Plant Sci.* 55: 705-708.
- McFee, W.W., 1966. Ammonium and nitrate as nitrogen sources for *Pinus radiata* and *Picea glauca*. Thesis, Cornell University, U.S.A..
- McNeill, M.J. & K.J. Frey, 1969. Root and foliage growth of oats at several levels of fertility and moisture. *Agron. J.* 61: 461-464.
- Maertens, C. & Y. Clauzel, 1975a. Influence de la teneur en potassium de jeunes plants de Zea mais sur l'absorption de cet élément par les racines. *C. R. Acad. Sci.* 280 Ser. D: 841-843.
- Maertens, C. & Y. Clauzel, 1975b. Influence de la teneur en azote de jeunes plants de Zea mais sur l'absorption des nitrates par les racines. *C. R. Acad. Sci.* 280 Ser. D: 981-982.
- Malzer, G.L. & S.A. Barber, 1975. Precipitation of calcium and strontium sulfates around plant roots and its significance. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 39: 492-495.
- Marion, G.M. & G.R. Dutt, 1974. Ion association in the ammonia-carbon dioxide-water system. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 38: 889-891.
- Marks, G.C. & T.T. Kozlowski, eds, 1973. *Ecto mycorrhizae, their Ecology and Physiology*. Academic Press, New York, London.
- Matkin, O.A., F.H. Petersen & R.D. Cochrane, 1962. Evaluation of an ion-exchanger fertilizer. *Am. Soc. Hort. Sci.* 80: 636-694.
- Matouš, J., J. Soukup, V. Šýkora & F. Dubský, 1965. Uptake of plant nutrients sorbed on synthetic ion exchangers in conditions of separated nutrition. *Rostl. Vyroba* 11: 93-100.
- May, L.H., F.H. Chapman & D. Aspinall, 1965. Quantitative studies of root development. I. The influence of nutrient concentration. *Aust. J. Biol. Sci.* 18: 25-35.
- Mees, G.C. & P.E. Weatherley, 1957. The mechanism of water absorption by roots. I. Preliminary study on the effects of hydrostatic pressure gradients. II. The role of hydrostatic pressure gradients across the cortex. *Proc. R. Soc. London. Ser. B.* 147: 367-380 and 380-391.
- Melhuish, F.M., M.G. Huck & B. Klepper, 1974. Measurement of aeration, respiration rate and oxygen diffusion in soil during the growth of cotton in a rhizotron. *Aust. J. Soil Res.* 12: 37-44.
- Mengel, D.B. & S.A. Barber, 1974. Development and distribution of the corn root system under field conditions. *Agron. J.* 66: 341-344.
- Mengel, K., H. Grimme & K. Németh, 1969. Potentielle und effective Verfügbarkeit von Pflanzennährstoffen im Boden. *Landwirtsch. Forsch. Sonderh.* 23/1: 79-91.
- Mirreh, H.F. & J.W. Ketcheson, 1972. Influence of soil bulk density and matric pressure on soil resistance to penetration. *Can. J. Soil Sci.* 52: 477-483.
- Mollenhauer, H.H. & D.J. Morré, 1966. Colgi apparatus and plant secretion. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 17: 27-46.
- Mosse, B., 1973. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. IV. In soil given additional phosphate. *New Phytol.* 72: 127-136.
- Mosse, B., D.S. Hayman & D.J. Arnold, 1973. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. V. Phosphate uptake by three plant species from P-deficient soils labelled with ^{32}P . *New Phytol.* 72: 809-815.
- Muljadi, D., A.M. Posner & J.P. Quirk, 1966. The mechanism of phosphate adsorption by kaolinite, gibbsite, and pseudoboehmite. I. The isotherms and the effect of pH on adsorption. *J. Soil Sci.* 17: 212-229.
- Muller, J., 1963. Quelques données expérimentales sur les phénomènes de contacts entre particules et racines: utilisation des résines échangeuses d'ions. *Bull. Soc. Fr. Physiol. Veg.* 9: 223-232.
- Nakayama, F.S., 1969. Theoretical consideration of the calcium sulfate-bicarbonate-carbonate interrelation in soil solution. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 33: 668-672.
- Nakayama, F.S., 1970. Hydrolysis of CaCO_3 , Na_2CO_3 and NaHCO_3 and their combinations in the presence and absence of external CO_2 source. *Soil Sci.* 109: 391-398.
- Newman, E.I., 1976. Interaction between osmotic and pressure-induced water flow in plant roots. *Plant Physiol.* 57: 738-739.
- Newman, E.I. & R.E. Andrews, 1973. Uptake of phosphorus and potassium in relation to root growth and root density. *Plant Soil* 38: 49-69.
- Newman, E.I. & H.J. Bowen, 1974. Patterns of distribution of bacteria on root surfaces. *Soil Biol. Biochem.* 6: 205-209.
- Nissen, P., 1973. Multiphasic uptake in plants. I. Phosphate and sulfate. *Physiol. Plant.* 28: 304-316.
- Nye, P.H., 1966. The effect of the nutrient intensity and buffering power of a soil, and the absorbing power, size and root hairs of a root, on nutrient absorption by diffusion. *Plant Soil* 25: 81-105.

- Nye, P.H., 1968a. Processes in the root environment. *J. Soil Sci.* 19: 205-215.
- Nye, P.H., 1968b. The soil model and its application to plant nutrition. In: *Ecological Aspects of the Mineral Nutrition of Plants*. Ed. I.H. Rorison, Blackwell Scientific Publications, Oxford, England, p. 105-114.
- Nye, P.H., 1972. Localized movement of potassium ions in soil. In *Potassium in soil*. Proceedings of the 9th Colloquium Landshut, International Potash Institute, Bern, p. 147-155.
- Nye, P.H. & W.N.M. Foster, 1961. The relative uptake of phosphorus by crops and natural fallow from different parts of their root zone. *J. Agric. Sci.* 56: 299-306.
- Nye, P.H., J.L. Brewster & K.K.S. Bhat, 1975. The possibility of predicting solute uptake and plant growth response from independently measured soil and plant characteristics. I. The theoretical base of the experiments. *Plant Soil* 42: 161-170.
- Ohki, K. & A. Ulrich, 1975. Potassium absorption by excised barley roots in relation to antecedent K, P, N, and Ca nutrition. *Crop Sci.* 15: 7-10.
- Olsen, R.A. & M. Peech, 1960. The significance of the suspension effect in the uptake of cations by plants from soil-water systems. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 24: 257-261.
- Onderdonk, J.J. & J.W. Ketcheson, 1973a. Effect of soil temperature on direction of corn root growth. *Plant Soil* 39: 177-186.
- Onderdonk, J.J. & J.W. Ketcheson, 1973b. Effect of stover mulch on soil temperature, corn root weight and phosphorus fertilizer uptake. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 37: 904-906.
- Page, E.R. & A. Gerwitz, 1974. Mathematical models, based on diffusion equations, to describe root systems of isolated plants, row crops, and swards. *Plant Soil* 41: 243-254.
- Pammenter, N.W. & H.W. Woolhouse, 1975. The utilization of P-N compounds by plants. I. Root-mediated hydrolysis of phosphodiamidate. II. The role of extracellular root phosphatases. *Ann. Bot. (Lond.)* 39: 337-346, 347-361.
- Passioura, J.B., 1963. A mathematical model for the uptake of ions from the soil solution. *Plant Soil* 18: 225-238.
- Passioura, J.B., 1972. The effect of root geometry on the yield of wheat growing on stored water. *Aust. J. Agric. Res.* 23: 745-752.
- Passioura, J.B. & A.E. Ashford, 1974. Rapid translocation in the phloem of wheat roots. *Aust. J. Plant Physiol.* 1: 521-527.
- Passioura, J.B. & M.H. Frere, 1967. Numerical analysis of the convection and diffusion of solutes to roots. *Aust. J. Soil Res.* 5: 149-159.
- Passioura, J.B. & G.W. Leeper, 1963. Soil compaction and manganese deficiency. *Nature* 200: 29-30.
- Pavlychenko, T.K., 1937. Quantitative study of the entire root systems of weed and crop plants under field conditions. *Ecology* 18: 62-79.
- Pearson, R.W., 1966. Soil environment and root development. In: Pierre et al., (Ed.): *Plant environment and efficient water use*. Amer. Soc. Agron. & Soil Sci. Soc. Am., Wisconsin, p. 95-125.
- Penning de Vries, F.W.T., 1972. Respiration and growth. In: A.R. Rees et al., (Ed.): *Crop processes in controlled environments*. Academic Press, New York. p. 327-346.
- Penning de Vries, F.W.T., 1974. Substrate utilization and respiration in relation to growth and maintenance in higher plants. *Neth. J. Agric. Sci.* 22: 40-44.
- Peterburgski, A.W., 1957. Ueber die Aufnahme durch Ionen-austausch aus dem Medium adsorbierten Anionen durch Pflanzen. *Chem. Zentralbl.* 128: 14031-14032.
- Peterburgsky, A.W., 1959. Adsorptions prozesse im Boden und die Wurzelnahrung der Pflanzen. *Plant Soil* 11: 157-169.
- Peters, D.B., 1957. Water uptake of corn roots as influenced by soil moisture content and soil moisture tension. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 21: 481-484.
- Pfeffer, W., 1893. Druck und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. *Abh. K. Sächsischer Ges. Wiss.* 33: 235-474.
- Phillips, J.W., 1967. The chemical and enzymological basis of the genetic control of the accumulation in corn. M.S. Thesis, Pennsylvania State University (geciteerd door Baker et al., 1970, *Agron. J.* 62: 103-106).
- Phillips, J.W., D.E. Baker & C.O. Clagett, 1971. Kinetics of P absorption by excised roots and leaves of corn hybrids. *Agron. J.* 63: 517-520.
- Pierre, W.H. & W.L. Banwart, 1973. Excess-base and excess-base/nitrogen ratio of various crop species and parts of plants. *Agron. J.* 65: 91-96.
- Pierre, W.H., J. Meisinger & J.B. Birchett, 1970. Cation-anion balance in crops as a factor in determining the effect of nitrogen fertilizers on soil acidity. *Agron. J.* 62: 106-112.
- Pierre, W.H., J.R. Webb & W.D. Shrader, 1971. Quantitative effects of nitrogen fertilizer on the development and downward movement of soil acidity in relation to level of fertilization and crop removed in a continuous corn cropping system. *Agron. J.* 63: 291-297.

- Pitman, M.C., 1972. Uptake and transport of ions in barley seedlings. III. Correlation between transport to the shoot and relative growth rate. *Aust. J. Biol. Sci.* 25: 905-919.
- Poulsen, E., 1959. Nitrate fertilization by means of ion exchange. *Physiol. Plant* 12: 826-833.
- Pozuelo, M.R.E. & K.A. Grossenbacher, 1965. Uptake of insoluble iron by sterile and non-sterile alfalfa plants. *Agrochimica* 9: 361-367.
- Praag, H.J. van, 1972. La théorie des échanges par contacts de Jenny dans l'absorption ionique par les racines ne peut s'expliquer que dans des systèmes non en équilibre. *Bull. Rech. Agron. Gembloux* 7: 303-313.
- Raalte, M.H. van, 1940. On the oxygen supply of rice-roots. *Ann. Jardin Bot. de Buitenzorg* 50: 99-114.
- Raats, P.A.C., 1969. Steady gravitational convection induced by a line source of salt in a soil. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 33: 483-487.
- Racz, G.J., D.A. Rennie & W.L. Hutcheon, 1969. The P32 injection method for studying the root system of wheat. *Can. J. Soil Sci.* 44: 100-108.
- Ralston, D.S. & W.H. Daniel, 1972. Effect of temperatures and water table depth on the growth of creeping bentgrass roots. *Agron. J.* 64: 709-713.
- Rao, T.S., A.L. Page & N.T. Coleman, 1968. The influence of ionic strength and ion-pair formation between alkaline-earth metals and sulfate on Na-divalent cation-exchange equilibria. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 32: 639-643.
- Raper, C.D. Jr. & S.A. Barber, 1970a. Rooting systems of soybeans. I. Differences in root morphology among varieties. *Agron. J.* 62: 581-584.
- Raper, C.D. Jr. & S.A. Barber, 1970b. Rooting systems of soybeans. II. Physiological effectiveness as nutrient absorption surfaces. *Agron. J.* 62: 585-588.
- Rees, H. & S. Hassouna, 1964. Mineral metabolism and hybrid vigour in rye. *Ann. Bot. (Lond.)* 28: 101-111.
- Rice, R.C., 1975. Diurnal and seasonal soil water uptake and flux within a bermudagrass root zone. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 39: 394-398.
- Richards, B.N., 1974. Introduction to the soil ecosystem. Longman, Essex, England.
- Ridge, E.H. & A.D. Rovira, 1971. Phosphatase activity of intact young wheat roots under sterile and non-sterile conditions. *New Phytol.* 70: 1017-1026.
- Rivoira, G., 1968. L'impiego delle resine a scambio ionico nelle colture idroponiche. *Riv. Agronomia* 11(3-4): 207-211.
- Rivoira, G., 1969. The use of ion exchange resins for soilless culture IWOSC Proceedings World Congress Las Palmas de Gran Canaria, p. 101-106.
- Robards, A.W., S.M. Jackson, D.T. Clarkson & J. Sanderson, 1973. The structure of barley roots in relation to the transport of ions into the stele. *Protoplasma* 77: 291-312.
- Rosene, H.F., 1954. A comparative study of the rates of water influx into the hairless epidermal surface and the root hairs of onion roots. *Physiol. Plant* 7: 676-686.
- Rosene, H.F., 1955. The water absorptive capacity of winter rye root hairs. *New Phytol.* 54: 95-97.
- Rosene, H.F. & A.M.J. Walthall, 1949. Velocities of water absorption by individual root hairs of different species. *Bot. Gaz. (Chicago)* 111: 11-21.
- Rosene, H.F. & A.M.J. Walthall, 1954. Comparison of the velocities of water influx into young and old root hairs of wheat seedlings. *Physiol. Plant* 7: 190-194.
- Ross, J.P. & J.W. Gilliam, 1973. Effect of Endogene mycorrhiza on phosphorus uptake by soybeans from inorganic phosphates. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 37: 237-239.
- Roux, L. & J.P. Boutin, 1975a. L'hydrolyse des polyphosphates par les racines des plantes. II. Influence du pH du milieu et du degré de condensation des polyphosphates. *Agrochimica* 19: 249-256.
- Roux, L. & J.P. Boutin, 1975b. L'hydrolyse des polyphosphates dans le milieu naturel. *Agrochimica* 19: 243-248.
- Rovira, A.D., 1971. Plant root exudates. In: *Biochemical interactions among plants*. National Academy of Sciences, Washington. p. 19-24.
- Rovira, A.D. & G.D. Bowen, 1968a. Anion uptake by the apical region of seminal wheat roots. *Nature (Lond.)* 218: 685-686.
- Rovira, A.D. & G.D. Bowen, 1968b. Anion uptake by plant roots: distribution of anions and effects of microorganisms. 9th. International Congress of Soil Science, Transactions, Adelaide, Vol. II. Int. Soc. Soil Sci. p. 209-217.
- Rovira, A.D. & G.D. Bowen, 1970. Translocation and loss of phosphate along roots of wheat seedlings. *Planta* 93: 15-25.
- Rovira, A.D. & G.D. Bowen, 1971. Microbial effects on nutrient uptake by plants. In: R.M. Samish (Ed.): *Recent advances in plant nutrition*. Vol. 1. Gordon and Breach Science Publishers. p. 307-319.
- Rovira, A.D. & G.D. Bowen, 1973. The influence of root temperature on ^{14}C assimilate profiles in wheat roots. *Planta* 114: 101-107.

- Rovira, A.D. & C.B. Davey, 1974. Biology of the rhizosphere. In: F.W. Carson (Ed.): The plant root and its environment. University Press Virginia. p. 153-204.
- Rovira, A.D. & E.H. Ridge, 1973. Exudation of ^{14}C -labelled compounds from wheat roots: influence of nutrients, micro-organisms and added organic compounds. *New Phytol.* 72: 1081-1087.
- Rowse, H.R., 1974. The effect of irrigation on the length, weight and diameter of lettuce roots. *Plant Soil* 40: 381-391.
- Ruckebauer, P. & E.J.M. Kirby, 1973. Effects of kinetin on the growth and development of barley and its interaction with root size. *J. Agric. Sci.* 80: 211-217.
- Russell, R.S., 1973. Variability of relationships between transpiration, shoot and root metabolism, and nutrient uptake in intact plants. *J. Exp. Bot.* 24: 1053-1055.
- Russell, R.S. & D.T. Clarkson, 1973. The uptake and distribution of potassium by crop plants. In: Potassium in biochemistry and physiology. Proceedings 8th. Colloquium, Uppsala 1971, International Potash Institute. p. 79-92.
- Russell, R.S. & P. Newbould, 1968. The pattern of nutrient uptake in root systems. In: W.J. Whittington (Ed.): Root growth. Butterworth, London. p. 148-169.
- Russell, R.S. & J. Sanderson, 1967. Nutrient uptake by different parts of the intact roots of plants. *J. Exp. Bot.* 18: 491-508.
- Russell, R.S. & V.M. Shorrocks, 1959. The relationship between transpiration and the absorption of inorganic ions by intact plants. *J. Exp. Bot.* 10: 301-316.
- Sanders, F.E., P.B. Tinker & P.H. Nye, 1970. Uptake of solutes by multiple root systems from soil. I. An electrical analogy of diffusion to root systems. *Plant Soil* 34: 453-466.
- Sator, C., 1972. Untersuchungen zur Unterscheidung lebender und toter Wurzeln. *Landbau-forsch. Völkenrode* 22(2): 87-92.
- Savant, N.K. & G.J. Racz, 1972. Hydrolysis of sodium pyrophosphate and tripolyphosphate by plant roots. *Soil Sci.* 113: 18-22.
- Scaife, M.A. & R. Smith, 1973. The phosphorus requirement of lettuce. II. A dynamic model of phosphorus uptake and growth. *J. Agric. Sci.* 80: 353-361.
- Schlenker, F.S., 1940. Plant growth in culture solution and availability of ions adsorbed on permutit and aniline black. *Am. J. Bot.* 27: 525-529.
- Schlenker, F.S., 1942. Availability of adsorbed ions to plants growing in quartz sand substrate. *Soil Sci.* 54: 247-251.
- Schnappinger, M.G. Jr., V.A. Bandel & C.B. Kresge, 1969. Effect of phosphorus and potassium on alfalfa root anatomy. *Agron. J.* 61: 805-808.
- Schuffelen, A.C. & R. Loosjes, 1942a. The importance of the growth medium for the absorption of cations by plants (a working hypothesis). *Proc. K. Ned. Akad. Wet.* 45: 726-733.
- Schuffelen, A.C. & R. Loosjes, 1942b. The influence of the ion activity and the ion concentration in the medium on the absorption of cations by plants. *Proc. K. Ned. Akad. v. Wet.* 45: 944-952.
- Schuurman, J.J. & M.A.J. Goedewaagen, 1971. Methods for the examination of root systems and roots. Pudoc, Wageningen.
- Schuurman, J.J. & L. Knot, 1974. The effect of nitrogen on the root and shoot development of *Lolium multiflorum* var. *westervoldicum*. *Neth. J. Agric. Sci.* 22: 82-88.
- Scott, F.M., 1950. Internal suberization of tissues. *Bot. Gaz.* 111: 378-394.
- Scotter, D.R., 1974a. Salt and water movement in relatively dry soil. *Aust. J. Soil Res.* 12: 27-35.
- Scotter, D.R., 1974b. Factors influencing salt and water movement near crystalline salts in relatively dry soil. *Aust. J. Soil Res.* 12: 77-86.
- Scotter, D.R. & P.A.C. Raats, 1970. Movement of salt and water near crystalline salts in relatively dry soil. *Soil Sci.* 109: 170-178.
- Seidel, K., 1924. Untersuchungen über das Wachstum und die Reizbarkeit der Wurzelhaare. *Jahrb. Wiss. Bot.* 63: 501-553.
- Sinnaeve, J., 1969. Experimental results and simulation studies of ion uptake by living plants. Proefschrift, Katholieke Universiteit te Leuven.
- Singh, J.S. & D.C. Coleman, 1973. A technique for evaluating functional root biomass in grassland ecosystems. *Can. J. Bot.* 51: 1867-1870.
- Singh, J.S. & D.C. Coleman, 1974. Distribution of photo-assimilated ^{14}C carbon in the root system of a shortgrass prairie. *J. Ecol.* 62: 359-365.
- Skogley, E.O., 1966. Ion-exchange resin media: micro nutrient levels and the response of tomatoes. *Soil Sci.* 102: 167-172.
- Skogley, E.O., 1969. The "Donnan Theory" in development of plant growth media from ion-exchange resins. *Agron. J.* 61: 317-322.
- Skogley, E.O. & J.E. Dawson, 1963. Synthetic ion-exchange resins as a medium for plant growth. *Nature (Lond.)* 198: 1328-1329.

- Skogley, E.O. & S.S. Haider, 1969. Soil-resin system studies. Effects of sodium and magnesium on barley (*Hordeum vulgare* L.) and tomatoes (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Plant Soil* 30: 343-359.
- Slangen, J.H.G. & A.W. Hoogendijk, 1970. Voorschriften voor chemische analyse van gewasmonsters. Landbouwscheikunde, Landbouwhogeschool, Wageningen.
- Slankis, V., 1973. Hormonal relationships in mycorrhizal development. In: G.C. Marks & T.T. Kozlowski (Ed.): *Ectomycorrhizae, their ecology and physiology*. Academic Press, New York, p. 232-298.
- Slankis, V., 1974. Soil factors influencing formation of mycorrhizae. *Ann. Rev. Phytopathol.* 12: 437-457.
- Smiley, R.W., 1974. Rhizosphere pH as influenced by plants, soils and nitrogen fertilizers. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 38: 795-799.
- Smith, K.A. & S.W.F. Restall, 1971. The occurrence of ethylene in anaerobic soil. *J. Soil Sci.* 22: 430-443.
- Smith, K.A. & P.D. Robertson, 1971. Effect of ethylene on the root extension of cereals. *Nature (Lond.)* 234: 148-149.
- Snow, L.M., 1905. The development of root hairs. *Bot. Gaz. (Chicago)* 40: 12-48.
- Soukup, J., J. Matouš, V. Šýkora & F. Dubský, 1962. Die ausnutzung synthetischer Ionenaustauscher als "Sorbens" pflanzlicher Nährstoffen. *Rost. Vyroba* 8: 1477-1485.
- Soukup, J., V. Šýkora, J. Matouš & F. Dubský, 1966. The plant nutrition by means of the synthetic ion exchangers with a different ratio of nutritive ions. *Acta Pruhoniciana* 13: 1-21.
- SSSA, 1967. Soil testing and plant analysis. Part II. Plant analysis. No. 2 SSSA special publication series. Soil Science Society of America Inc., Madison, Wisconsin.
- Stevenson, D.S., 1972. Flow of water into ceramic tubes simulating root systems. *Can. J. Soil Sci.* 52: 59-65.
- Stolzy, L.H. & J. Letey, 1964. Correlation of plant response to soil oxygen diffusion rates. *Hilgardia* 35: 567-576.
- Strong, W.M. & R.J. Soper, 1974. Phosphorus utilization by flax, wheat, rape, and buckwheat from a band or pellet-like application. I. Reaction zone root proliferation. II. Influence of reaction zone phosphorus concentration and soil phosphorus supply. *Agron. J.* 66: 597-601-605.
- Stroosnijder, L., 1976. Infiltratie en herverdeling van water in grond. Proefschrift, Wageningen. p. 40 e.v.
- Subbiah, B.V., J.C. Katyal, R.L. Narasimham & C. Dakshinamurti, 1968. Preliminary investigations on root distribution of high yielding wheat varieties. *Int. J. Appl. Radiat. Isot.* 19: 385-390.
- Sullivan, T.P. & W.A. Brun, 1975. Effect of root genotype on shoot water relations in soybeans. *Crop Sci.* 15: 319-322.
- Šýkora, V., J. Matouš, F. Dubský & J. Soukup, 1963. The utilization of synthetic ion exchangers as a sorbefacient of vegetable nutrients. II. The influence of some ion exchangers on the germinating power and on the growth of plants. *Rost. Vyroba* 9: 1235-1246.
- Šýkora, V., J. Matouš, F. Dubský & J. Soukup, 1972. Release and uptake of nutritive ions from the ion exchanger fertilizer. *Plant Soil* 36: 1-14.
- Tanaka, Y. & F.W. Woods, 1972. Root and roothair growth in relation to supply and internal mobility of calcium. *Bot. Gaz. (Chicago)* 133: 29-34.
- Tanaka, Y. & F.W. Woods, 1973. Root and roothair growth of oats: replaceability of calcium. *Can. J. Bot.* 51: 1655-1659.
- Tanji, K.K., 1969. Solubility of gypsum in aqueous electrolytes as affected by ion association and ionic strengths up to 0.15M and at 25°C. *Environ. Sci. Technol.* 3: 656-661.
- Taylor, H.M. & B. Klepper, 1974. Water relations of cotton. I. Root growth and water use as related to top growth and soil water content. *Agron. J.* 66: 584-588.
- Taylor, H.M. & L.F. Ratliff, 1969. Root growth pressures of cotton, peas, and peanuts. *Agron. J.* 61: 398-402.
- Terman, G.L. & S.E. Allen, 1974. Aeration and dilution of nutrients in young corn, as affected by yield response to nitrogen, phosphorus, and potassium. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 38: 455-460.
- Terman, G.L., S.E. Allen & B.N. Bradford, 1975a. Nutrient dilution-antagonism effects in corn and snap beans in relation to rate and source of applied potassium. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 39: 680-685.
- Terman, G.L., P.M. Giordano & N.W. Christensen, 1975b. Corn hybrid yield effects on phosphorus, manganese, and zinc absorption. *Agron. J.* 67: 182-184.
- Tinker, P.B., 1969. The transport of ions in the soil around plant roots. In: I.H. Rorison (Ed.): *Ecological aspects of the mineral nutrition of plants*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. p. 135-147.

- Tinker, P.B.H. & F.E. Sanders, 1975. Rhizosphere, microorganisms and plant nutrition. *Soil Sci.* 119: 363-368.
- Troughton, A., 1960. Growth correlations between the roots and shoots of grass plants. *Proc. 8th. Int. Grasslands Congr.* p. 280-283.
- Troughton, A. & W.J. Whittington, 1968. The significance of genetic variation in root systems. In: W.J. Whittington (Ed.): *Root growth*. Butterworth, London. p. 296-314.
- Truesdell, A.H. & P.B. Hostetler, 1968. Dissociation constants of KSO_4 from 10^0 - 50^0C . *Geochim. Cosmochim. Acta* 32: 1019-1022.
- Ueno, M., K. Yoshihara & T. Okada, 1967. Living root systems distinguished by the use of carbon-14. *Nature (Lond.)* 213: 530-532.
- Vanselow, A.P., 1932. Equilibria of the base-exchange reactions of bentonites, permutites, soil colloids, and zeolites. *Soil Sci.* 33: 95-113.
- Vasey, E.H., A. Stanley & S.A. Barber, 1963. Effect of placement on the absorption of ^{86}Rb and ^{32}P from soil by corn roots. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 27: 193-197.
- Vazquez, R. & S.A. Taylor, 1958. Simulated root distribution and water removal rates from moist soil. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 22: 106-110.
- Venkat Raju, K., H. Marschner & V. Römheld, 1972. Effect of iron nutritional status on iron uptake, substrate pH and production and release of organic acid and riboflavin by sunflower plants. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 132: 177-190.
- Verhagen, C.J.D.M., 1975. Systems, measuring and tools. *Proceedings of a seminar simulation of continuous systems*, Wageningen. p. 6-17.
- Volk, G.M., 1947. Significance of moisture translocation from soil zones of low moisture tension to zones of high moisture tension by plant roots. *J. Am. Soc. Agron.* 39: 93-106.
- Vose, P.B. & E.L. Breese, 1964. Genetic variation in the utilization of nitrogen by ryegrass species *Lolium perenne* and *L. multiflorum*. *Ann. Bot.* 28: 251-270.
- Wallace, A. & R.T. Ashcroft, 1956. Correlation of phosphorus and magnesium contents of plants grown in synthetic ion-exchange resins. *Agron. J.* 48: 219-222.
- Warnaars, B.C. & B.W. Eavis, 1972. Soil physical conditions affecting seedling root growth. II. Mechanical impedance, aeration and moisture availability as influenced by grain-size distribution and moisture content in silica sands. *Plant Soil* 36: 623-634.
- Weaver, J.E., 1926. *Root development of field crops*. McGraw-Hill Book Company, Inc. New York.
- Weavind, T.E.F. & J.T. Hodgson, 1971. Iron absorption by wheat roots as a function of distance from the root tip. *Plant Soil* 34: 697-705.
- Weeks, L.V., S.J. Richards & J. Letey, 1968. Water and salt transfer in soil resulting from thermal gradients. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 32: 193-197.
- Welbank, P.J., M.J. Gibb, P.J. Taylor & E.D. Williams, 1974. Root growth of cereal crops. Rothamsted Experimental Station, Report for 1973 part 2. p. 26-66.
- Welch, H.V. Jr., A. Wallace & R.T. Mueller, 1954. Influence of factorially combined levels of cations and nitrate ions absorbed on ion-exchange resins on the nutrient absorption by plants. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 18: 137-140.
- Welte, E. & W. Werner, 1962. Ionenaustauschversuche über die Beeinflussung der Kationenaufnahme der Pflanzen durch die Stickstoff-Form. *Agrochimica* 6: 337-348.
- Werkhoven, C.H.E. & A.J. Ohlrogge, 1963. Uptake of rubidium by plants from cation-exchange resin suspensions and their equilibrium solutions. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 27: 523-526.
- Whisler, F.D., A. Klute & R.J. Millington, 1970. Analysis of radial, steady-state solution and solute flow. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 34: 382-387.
- White, E.M., 1975. Soil compaction and contraction around plant roots. *Soil Sci.* 119: 461-465.
- Wiersum, L.K., 1957. The relationship of the size and structural rigidity of pores to their penetration by roots. *Plant Soil* 9: 75-85.
- Wiersum, L.K. & K. Bakema, 1959. Competitive adaption of the cation exchange capacity of roots. *Plant Soil* 11: 287-292.
- Wild, A., V. Skarlou, C.R. Clement & R.W. Snaydon, 1974. Comparison of potassium uptake by four plant species grown in sand and in flowing solution culture. *J. Appl. Ecol.* 11: 801-812.
- Wilkinson, H.F., J.F. Loneragan & J.P. Quirk, 1968. Calcium supply to plant roots. *Science* 161: 1245-1246.
- Willey, C.R., 1970. Effects of short periods of anaerobic and near-anaerobic conditions on water uptake by tobacco roots. *Agron. J.* 62: 224-229.
- Wind, G.P., 1955. Flow of water through plant roots. *Neth. J. Agric. Sci.* 3: 259-264.
- Wit, C.T. de & H. van Keulen, 1972. Simulation of transport processes in soils. *Pudoc, Wageningen*.

Wu, L., D.A. Thurman & A.D. Bradshaw, 1975. The uptake of copper and its effect upon respiratory processes of roots of copper-tolerant and non-tolerant clones of *Agrostis stolonifera*. New Phytol. 75: 225-229.