

31<sup>e</sup> Heterosiscursus 1980/'81

GEWASFYSIOLOGISCHE GRONDSLAGEN

J.H.J. Spiertz

Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO)

1. Inleiding

Landbouwplantenteelt en graslandkunde zijn primair gericht op de produktie van voedsel, veevoer en plantaardige grondstoffen (zetmeel, olieën, cellulose, etc.). Tevens wordt in toenemende mate aandacht gegeven aan het beheer van vegetaties met een niet-landbouwkundige bestemming (gazons, sportvelden, natuurlijke vegetaties). In de landbouw is de teelt van een voor de mens bruikbaar produkt hoofddoel; dit doel kan strijdig zijn met andere doeleinden, zoals een ongerepte natuur en grondgebruik voor woningbouw, industrie en verkeer. Voor laatstgenoemd grondgebruik worden er jaarlijks meer dan 10.000 ha waardevolle cultuurgrond aan de landbouw onttrokken. De huidige verdeling van het Nederlands grondoppervlak is als volgt:

- stedelijke voorzieningen	22%
- cultuurgrond	57%
- bos	8%
- natuurterreinen	5%
- water	8%

De onttrekking van gronden aan de landbouw ten behoeve van stads- en dorpsuitbreiding, wegaanleg, e.d. gaat nog steeds door en wordt slechts in geringe mate gecompenseerd door nieuwe inpolderingen.

De door EEG-maatregelen geïnduceerde snelle groei van de Nederlandse landbouw is vooral gebaseerd op de invoer van veevoer voor de sterk uitgebreide veestapel (rundvee, varkens, kippen, etc.). Middels de import van plantaardige grondstoffen maakt Nederland gebruik van een veel groter landbouwareaal dan in eigen land beschikbaar is. Op wereldschaal zou deze ontwikkeling tot gevolg hebben dat grotere oppervlakten in cultuur moeten worden gebracht. Het verleden heeft echter geleerd, dat uitbreiding van het landbouwareaal op kwetsbare gronden (bijv. op hellingen of gebieden met veel neerslag) tot grote ecologische risico's leidt. In bepaalde gebieden is door ontbossing de bodem geërodeerd en de vruchtbare grond door rivieren afgevoerd. Aan de toenemende vraag naar voedsel

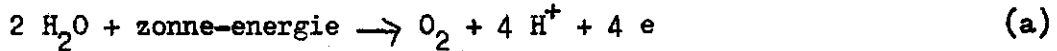
in de wereld kan daarom beter tegemoet worden gekomen door de voor de landbouw geschikte gebieden optimaal te benutten. De gemiddelde opbrengsten liggen in grote gebieden van de wereld nog ver beneden het potentiële niveau. Bij granen bedragen de opbrengsten in traditionele landbouwgebieden  $\pm$  1500 kg per ha, terwijl met een geringe aanwending van technologische hulpmiddelen (kunstmest, bestrijdingsmiddelen, beter zaai-zaad en nieuwe teeltmethoden) er meer dan een verdubbeling mogelijk zou zijn. Vaak zijn niet de genetische eigenschappen van de plant de beperkende factor voor het verkrijgen van hogere opbrengsten, maar veeleer de beperkingen samenhangend met bodem en klimaatsomstandigheden (tekort aan nutriënten en water; begrenzing groeiperiode door koude of hitte).

Kenmerkend voor de plantenteelt is, dat men de groei en ontwikkeling van gewassen tracht te optimaliseren binnen de beperkingen van de heersende klimaat- en bodemomstandigheden. De optimale benutting van groei-factoren zoals zonnestraling, temperatuur, water, stikstof, etc. kan in ernstige mate verstoord worden door concurrentie van onkruiden en het optreden van ziekten en plagen. Onkruiden zijn vaak nog beter aangepast aan de plaatselijke groeiomstandigheden dan het cultuurgewas, waardoor menselijk ingrijpen nodig is om schade te voorkomen. Bij ziekten en plagen is het cultuurgewas door de homogeniteit en chemische samenstelling vaak een geschikt "substraat" voor snelle vermeerdering van schimmels, insecten, nematoden en andere parasitaire organismen. Een belangrijke bescherming tegen ziekten en plagen wordt nog steeds geboden door genetische resistentie. In de moderne landbouw wordt aanvullend hierop tevens gebruik gemaakt van fungiciden, insecticiden en nematiciden. Meer preventieve teeltmaatregelen, zoals vruchtwisseling en mengteelt, zijn door economische oorzaken en kwaliteitseisen een steeds geringere rol gaan spelen. Men zoekt thans naar combinaties van biologische, mechanische en chemische methoden ter voorkoming van schade door concurrerende of parasitaire organismen.

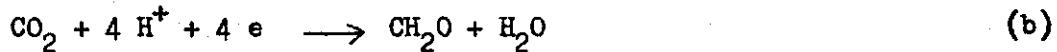
Om de invloed van biotische schadeverwekkers en van beperkingen door water en nutriënten te kunnen kwantificeren is het nodig eerst een goed beeld te hebben van de samenhang tussen een ongestoorde groei en ontwikkeling van planten en de opbrengst aan oogstproduct.

## 2. De groei van plant en gewas

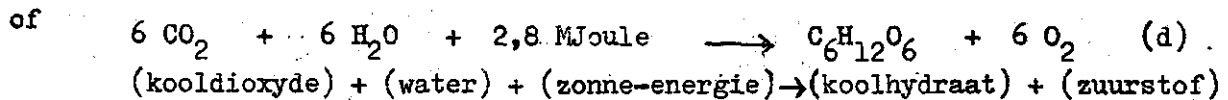
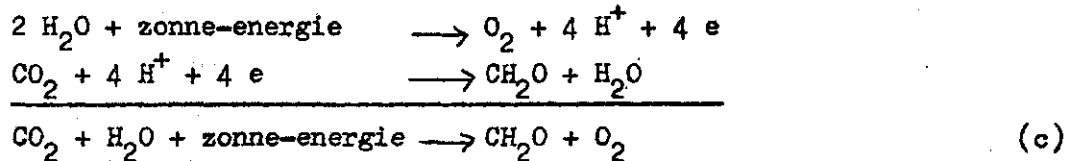
De basis van alle leven op aarde wordt gevormd door het vermogen van planten om zonne-energie om te zetten in chemische energie. Hiertoe wordt zonlicht in de groene pigmenten van de plant geabsorbeerd en gebruikt voor de splitsing van water in waterstof en zuurstof; in formule:



De vrijgekomen waterstof is nodig voor de reductie van kooldioxyde ("koolzuur") tot koolhydraat ("suiker") volgens de vergelijking:



De som van de vergelijking (a) en (b) geeft de bekende fotosynthese-vergelijking:



Naast de reductie van kooldioxyde is er ook energie nodig voor de reductie van nitraat tot ammonium. Deze energie kan ten dele direkt uit de geabsorbeerde zonne-energie worden verkregen als er meer reducerend vermogen aanwezig is dan er verbruikt wordt in het fotosynthese-proces. Voor de meeste synthese- en onderhoudsprocessen wordt de benodigde energie verkregen door verademing van fotosynthese-produkten en andere organische verbindingen. Bij de ademhalingsreactie wordt zuurstof verbruikt, koolzuur afgegeven en komt in ATP-gebonden energie beschikbaar.

De absorptie van zonlicht, dat fotosynthetisch werkzaam is, vindt plaats in pigmenten (voornamelijk chlorophyl of bladgroen). Alleen de zichtbare straling, tussen de 400 en 700 nanometer is actief. Bij weinig zonlicht is er een lineair verband met de fotosynthesesnelheid (fig. 1); bij meer licht treedt lichtverzadiging op en is licht niet meer de beperkende factor. Een verdere toename van de fotosynthese is dan mogelijk door het verhogen van het koolzuurgehalte in de lucht of door een geringere transportweerstand voor koolzuur (de zgn. stomataire en mesophyll-weerstand). Ten aanzien van het verzadigingsniveau in de fotosynthese-snelheid bestaan er duidelijke verschillen tussen plantesoorten. Bij plantesoorten uit de gematigde gebieden treedt lichtverzadiging op bij ca.  $1 \text{ Joule.cm}^{-2}.\text{min.}^{-1}$  ( $\approx 165 \text{ J.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) en bij plantesoorten uit tropische gebieden wordt de verzadiging nog niet

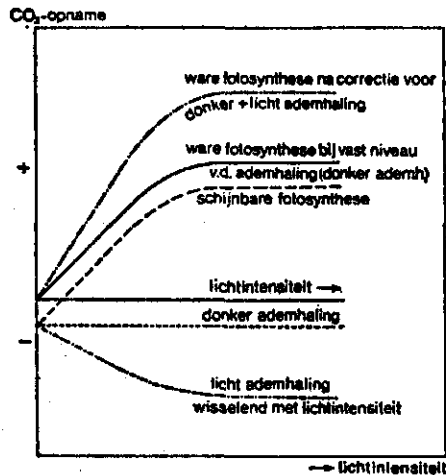


Fig. 1: Het verband tussen lichtintensiteit en  $\text{CO}_2$ -opname of -afgifte.

bereikt bij  $3 \text{ Joule.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ . De plantesoorten worden op basis van hun verschillende eigenschappen in fotosynthesesnelheid ingedeeld in 2 groepen:

- .  $\text{C}_3$ -planten (tarwe, aardappel, rijst, suikerbiet)
- .  $\text{C}_4$ -planten (mais, suikerriet, tropische grassen)

Een van de belangrijkste verschillen tussen  $\text{C}_3$ - en  $\text{C}_4$ -planten is het ontbreken van de extra ademhaling in het licht (fotorespiratie) bij  $\text{C}_4$ -planten; daarnaast zijn er talrijke andere morfologische en fysiologische verschillen welke echter minder effect hebben op de fotosynthese.

Tussen alleenstaande planten en een gewas bestaan ook belangrijke verschillen in het verband tussen de netto-fotosynthese en de lichtabsorptie (de zgn. fotosynthese-lichtcurve). Bladeren van alleenstaande planten of die in de top van een gewas zijn op zonnige dagen met licht verzadigd. Dit geldt niet voor bladeren dieper in het gewas, die door onderlinge beschaduwning vrijwel nooit het niveau van lichtverzadiging bereiken. De mate waarin het licht in gewassen doordringt, is afhankelijk van de gewasarchitectuur (bladgrootte, bladdikte). Zonlicht dringt dieper door in een gewas met (kleine) steile bladeren dan in een gewas met (grote) vlakke bladeren. Een meer gelijkmatige verdeling van het zonlicht over alle bladeren verhoogt de efficiëntie, waarmee het onderschepte licht door het gewas benut wordt in de fotosynthese.

Voor het kwantificeren van een gewas als "fotosynthesefabriek" wordt er vaak vanuit gegaan, dat de bladeren (bladschijf en -schede) de meest actieve organen zijn. Als maat voor de omvang van het totale groene bladapparaat

neemt men het verhoudingsgetal tussen het bladoppervlak en het bijbehorend grondoppervlak. In het Nederlands aangeduid met "bebladeringsindex" en in het Engels met Leaf Area Index (LAI). Geïntegreerd over het groeiseizoen krijgt men de "bebladeringsduur" of Leaf Area Duration (LAD). Voor het verkrijgen van een maximale lichtonderschepping door het gewas dient de LAI bij een platte (planofiel) bladstand minimaal 3 en bij een steile (erectofiel) minimaal 5 te zijn. In de situatie, waarbij meer dan 95% van het zonlicht wordt onderschept spreekt men van een "gesloten" gewasoppervlak.

Gewassen met een gesloten, fotosynthetisch actief bladerdek produceren per Mega-Joule geabsorbeerde straling ongeveer 3 g drogestof. Bij een verbrandingswarmte van 17,5 Kilo-Joule per g drogestof, bedraagt het energierendement dan  $\pm 5\%$ . Maar de gesloten gewassituatie beslaat slechts een beperkt deel van het groeiseizoen. Bieten en mais bereiken deze situatie onder Nederlandse omstandigheden pas in de 2<sup>e</sup> helft van juni. Granen bereiken eerder een volledige grondbedekking, maar ruimen ook weer vroeg het veld. Verder treedt er veroudering op bij bladeren, waardoor deze minder actief zijn. Over het gehele groeiseizoen berekend, bedraagt het fotosynthetisch rendement dan ook vaak niet meer dan 1,4 g per MJoule of  $\pm 2,4\%$ . Op jaarbasis berekend is het rendement van de meeste cultuurgewassen niet meer dan 1% (zie fig. 2).

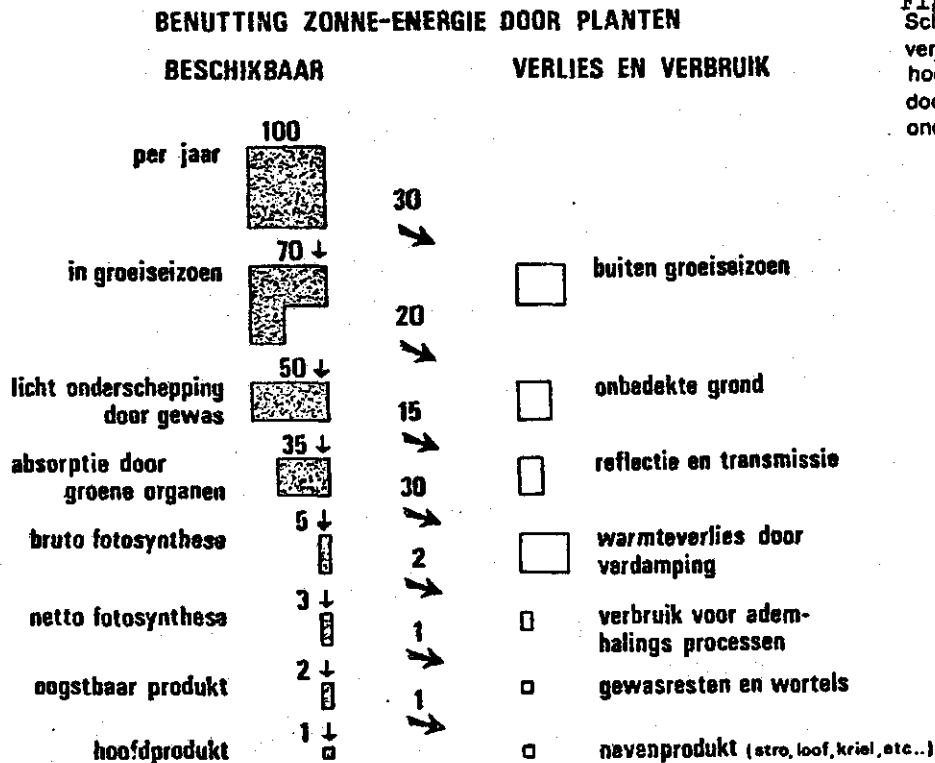
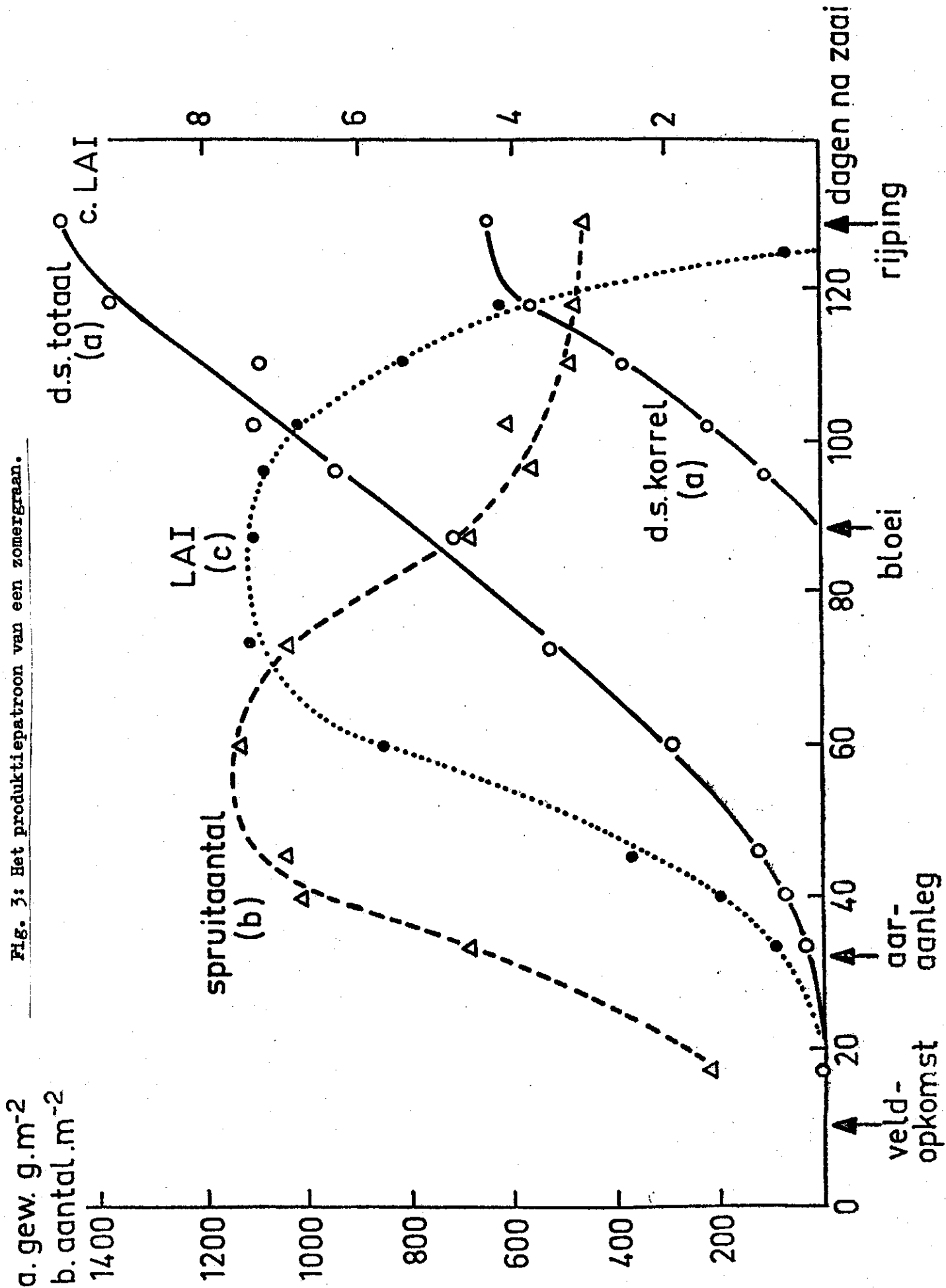


Fig. 2:  
Schematische weergave van het verlies en verbruik van de jaarlijkse hoeveelheid zonne-energie door veldgewassen onder Nederlandse omstandigheden.

Fig. 3: Het produktiepatroon van een zomergraan.



Een belangrijke oorzaak hiervoor is dat een groot deel van de straling buiten de groeiperiode van het gewas verloren gaat. In de periode dat het gewas wel aanwezig is, duurt het na de kieming geruime tijd voor er een bladerdek gevormd is dat de grond volledig bedekt heeft. Op deze wijze blijft er bij éénjarige gewassen, zoals zomergranen, mais, suikerbieten, aardappels en bonen, veel zonlicht onbenut. Verbeteringen zijn er mogelijk door na een vroeg geoogst gewas nog een volggewas te telen (bv. rogge + stoppelknollen, tarwe + grasgroenbemester, pootaardappel + wikke, etc.). Ook twee- of meerjarige gewassen, zoals wintergranen en gras, hebben meestal een betere lichtbenutting; uitzonderingen doen zich voor op droogtegevoelige gronden als door een welige voorjaarsgroei er reeds teveel water verbruikt is zodat in de zomermaanden de groei sterk geremd wordt door watertekort.

In de gesloten gewassituatie wordt het grootste deel van het zonlicht geabsorbeerd, en een kleiner deel wordt teruggekaatst (reflectie) of doorgelaten (transmissie). Het geabsorbeerde deel wordt grotendeels gebruikt voor de verdamping, welke nodig is voor de temperatuurregeling van de plant en voor de opname en transport van water en voedingszouten. Voor de fotosynthese blijft slechts een geringe fractie over van de totale hoeveelheid straling.

In het recente verleden is er veel basis-onderzoek verricht met het doel de fotosynthetische efficiëntie te verhogen. Hoewel er karakteristieke verschillen tussen plantesoorten gevonden zijn (o.a.  $C_3$  en  $C_4$  verschillen), is men er nog niet in geslaagd om door veredeling de minder efficiënte soorten te verbeteren. De laatste jaren is er echter meer aandacht voor een betere lichtbenutting door het verlengen van de periode met een gesloten gewasoppervlak. In de landbouw zijn daartoe teeltmaatregelen ontwikkeld gericht op teeltvervroeging (bv. voorkiemen van aardappelen, meer kouderesistente rassen van mais, plastic afdekking, etc.) en op verlenging van de groeiduur (gedeelde N-bemesting en ziektebestrijding bij granen en aardappelen).

Voor het verhogen van de "marktbaar" opbrengst zijn de totale drogestofproductie en de verdeling van de drogestof over de verschillende plantorganen van groot belang. Dit aspect zal in de volgende paragraaf behandeld worden (zie ook fig. 3).

### 3. Gewasontwikkeling en drogestofverdeling

De ontwikkeling van een gewas kan globaal verdeeld worden in drie fasen: de kieming, de vegetatieve groei en de vorming van zaad, knollen, bollen of andere opslagorganen. Tijdens de kieming vindt de overgang plaats van kiemrust naar spruit- en wortelgroei. In de beginfase is de kiem voor groei nog geheel afhankelijk van de reserves aan koolhydraten en nutriënten in het opslagorgaan. Dit geldt met name voor de energiebron: de koolhydraten. De jonge wortel neemt al vrij snel water en nutriënten uit het voedingsmedium op. Tijdens de kieming neemt de spruit vooral toe in versgewicht en volume door middel van celdeling en celstrekking onder gelijktijdige opname van water. Kwantitatief kan de groei van jonge planten het best weergegeven worden door het vers gewicht, terwijl als in een later stadium het drogestofgehalte toeneemt het drooggewicht een betere maatstaf is.

Na de kieming duurt het geruime tijd voor er een gesloten bladerdek is gevormd, dat de grond volledig bedekt heeft. Bij granen en grassen verloopt dit proces door de combinatie van bladgroei per spruit en de nieuwvorming van spruiten (=uitstoeling) sneller dan bij bieten en mais. De toename van het bladoppervlak is aanvankelijk bij alle gewassen exponentieel, omdat zowel het bladoppervlak als het aantal bladeren in de tijd toenemen. Midden in het groeiseizoen is er vaak een evenwicht tussen nieuwvorming van blad en afsterving. Vegetatieve gewassen (bv. aardappelen en bieten) kunnen op deze wijze lang een gesloten bladoppervlak in stand houden; bij generatieve gewassen met als terminaal groeipunt een generatief opslagorgaan (aar, pluim) of bloeiwijze ("tassel" bij mais) stopt de bladvorming na het uitgroeien van het laatst aangelegde blad. Bij toenemende concurrentie tussen aar- of knolvorming en bladvorming kunnen de later aangelegde bladeren weer in grootte afnemen. Er zijn ook generatieve gewassen, zoals bonen en erwten, waarbij vanuit okselknoppen in de top van het gewas nieuwe bladstages gevormd kunnen worden. De mate waarin dit gebeurt is afhankelijk van de interne concurrentie tussen de groei van reeds aanwezige peulen en de nieuwvorming van bladeren.

Tijdens de fase van snelle groei van de opslagorganen wordt het merendeel van de assimilaten verbruikt voor de vorming van reservestoffen (suikers, zetmeel, eiwit, olie, vetten). Gelijktijdig zijn er ook assimilaten nodig voor de instandhouding (onderhoudsprocessen) van het gewas, met name het blad en de wortels. De groei van de opslagorganen is sterk



temperatuurafhankelijk: hogere temperaturen versnellen de dagelijkse groei, maar bekorten de groeiduur. De fotosynthese-snelheid is echter minder afhankelijk van de temperatuur dan van het dagelijks verloop in zonne-straling. Het is dan ook mogelijk, dat op donkere, warme dagen de groeisnelheid van de opslagorganen groter is dan de fotosynthese- en assimilatiesnelheid. Dit betekent dat de plant extra reserves moet hebben om in deze tekortsituatie te kunnen voorzien. Bij granen en mais doet zich deze situatie vaak voor omdat de korrelvulling veelal in het warme seizoen plaatsvindt. De extra koolhydraatreserves zijn daar opgeslagen in de stengel ( $\pm 1$  à 2000 kg per ha) en de stikstofreserves worden gevormd door het eiwit in de bladeren ( $\pm 100$  kg per ha).

Schematisch weergegeven:

$$\text{OPSLAG} = \text{NETTO-ASSIMILATIE} + \text{RESERVES}$$

Voorbeeld bij tarwe:

a/ koolhydratenbalans (in kg  $\text{CH}_2\text{O}$ )

$$30 \text{ dagen} \times 250 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{d}^{-1} = 30 \text{ dagen} \times 200 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{d}^{-1} + 1500 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$$

b/ stikstofbalans (in kg N)

$$30 \text{ dagen} \times 5 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{d}^{-1} = 30 \text{ dagen} \times 2 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{d}^{-1} + 90 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$$

#### Functioneel evenwicht en groeiregulatie

De toevoer van assimilaten naar de verschillende organen van de plant geschiedt niet willekeurig, maar is afhankelijk van de vraag. Deze vraag naar fotosyntheseprodukten coördineert de plant met behulp van hormonen. Deze stoffen worden in zeer geringe hoeveelheden in meristematisch (=delend) weefsel geproduceerd en getransporteerd naar andere organen, waarvan ze de groei kunnen bevorderen of remmen. Op deze wijze is een samenwerking tussen bovengrondse en ondergrondse groei, tussen blad- en aarvorming en tussen de opslagorganen onderling in de plant mogelijk.

Voor een ander deel gebeurt de coördinatie van de groei van de organen door onderlinge terugkoppeling. Zo kan een plant met een beperkt wortelstelsel onvoldoende water en nutriënten opnemen. Vooral een gering stikstofaanbod remt de bladgroei van de plant met als gevolg een overschot aan primaire fotosyntheseprodukten in de bovengrondse organen. Dit heeft een groter aanbod naar de wortels tot gevolg, hetgeen de wortelgroei zal be-

vorderen. De uitbreiding van het wortelstelsel resulteert in een grotere opname van water en nutriënten, hetgeen dan weer de bovengrondse groei stimuleert. Veelal gaat het bij een gewas niet alleen om de verhouding tussen bovengrondse en ondergrondse groei; de concurrentie om assimilaten door de verschillende organen is veel gedifferentieerder en wijzigt tijdens het groeiseizoen.

#### Het sink-source model

Globaal kan men bij de plant onderscheid maken tussen organen die assimilaten produceren (source) en organen die assimilaten verbruiken of opslaan (sink). Voorbeelden van "sources" zijn:

- reserve-organen, zoals zaden, knollen, bollen, etc. tijdens de kiemfase
- autotrofe organen, meestal groene weefsels
- reservestoffen als tussenopslag in stengels of wortels.

Voorbeelden van verbruikscentra ("sinks") zijn:

- heterotrophe organen, zoals wortels en opslagorganen
- groeiende organen, zoals embryo's en meristematisch weefsel
- onderhoudsademhaling
- parasitaire of symbiotische organismen, zoals nematoden en Rhizobium.

De metabolische sinks in de plant zijn geen passieve verbruikers, maar door verschillen in de snelheid waarmee groei- of ademhalingsprocessen verlopen is er concurrentie om de beschikbare hoeveelheden assimilaten. Zo domineert een generatief orgaan (bv. de aar) over een vegetatief (bv. een zijspriet). In het algemeen zijn jonge organen een sterkere sink dan oudere organen. Het feit dat er assimilaten transport plaatsvindt tegen een concentratiegradiënt in heeft tot de hypothese geleid dat de sinks een verschil in attractie voor assimilaten kunnen manifesteren. De drijvende kracht voor het transport van assimilaten is echter niet een eenvoudig diffusieproces tengevolge van een concentratie-verschil tussen begin- en eindpunt, maar eerder een actief metabolisch proces, waarbij assimilaten vanuit het source-orgaan in de transportbaan worden "gepompt" (loading) en bij het sink-orgaan vanuit de transportbaan wordt overgeheveld (unloading). Een mooi voorbeeld vormen de wateroplosbare koolhydraatgehalten in een tarwehalm: een hoog gehalte in de stengel en lagere gehalten in het blad en de aar.

Het meest boeiende van de sink-source hypothese is, dat men een wisselwerking veronderstelt tussen vraag en aanbod voor assimilaten. Dit zou in

concreto betekenen, dat een grotere opslagcapaciteit zou leiden tot een hogere fotosynthese-snelheid. De vraag is echter of hier ook niet sprake is van het eerder vermelde functionele evenwicht.

#### 4. Adaptatie van planten aan het groeimilieu

Het is bekend dat de opbrengsten per jaar en per groeiseizoen sterk kunnen verschillen in afhankelijkheid van de groeiomstandigheden. Deze worden voor een belangrijk deel bepaald door klimaat- en bodemfactoren, welke op korte termijn slechts in geringe mate te beïnvloeden zijn. Om door teeltmaatregelen de produktiemogelijkheden optimaal te kunnen benutten, is kennis vereist van de dynamiek in bodem- en klimaat factoren en van de reactie van de plant op variaties in de milieu-omstandigheden.

#### Aanpassing aan het klimaat

Een belangrijke karakteristiek van het groeimilieu is het seizoens- en dagelijks-verloop van de zonne-straling, de lucht- en bodemtemperatuur, de neerslag en de luchtvochtigheid. In fig. 4 is het gemiddelde verloop in straling, lucht- en bodemtemperatuur weergegeven. Een belangrijke begrenzing wordt gevormd door de luchttemperatuur; bij de meeste plantesoorten is er weinig groei beneden de  $10^{\circ}\text{C}$ .. Er zijn niet alleen verschillen tussen  $C_3$ - (laag temperatuur optimum) en  $C_4$ -planten (hoog temperatuur optimum), maar ook binnen deze plantesoorten. Zo groeien wintergranen (bv. rogge) en bepaalde grassen nog bij zeer lage temperaturen ( $<15^{\circ}\text{C}$ .), terwijl bieten en Phaseolus-bonen een grotere warmtebehoefte hebben. Groeiprocessen zijn vaak meer temperatuurafhankelijk dan de fotosynthese. Het effect van lage temperaturen in het voorjaar is zo groot, omdat naast een lagere fotosynthese-snelheid ook door de verminderde bladgroei weinig lichtonderschepping is.

Het ontwikkelingspatroon van éénjarige gewassen dient zodanig te zijn dat de groeicyclus, van kieming tot afrijping, binnen de duur van het groeiseizoen tot stand komt. Het reactie-mechanisme van planten voor daglengte en temperatuur biedt verschillende mogelijkheden tot aanpassing. Er zijn planten waarbij de ontwikkeling versneld wordt door een lange-dag ( $>12$  uren), bv. granen, grassen en bieten, terwijl andere planten voor hun ontwikkeling een korte-dag inductie nodig hebben, bv. de knolaanleg bij aardappelen en de kolfaanleg bij mais. Steeds dient er een evenwicht te zijn tussen de ontwikkelingsnelheid en <sup>de</sup>assimilatiesnelheid. Ervan uitgaande dat de ontwikkelingsnelheid in sterke mate door de temperatuur

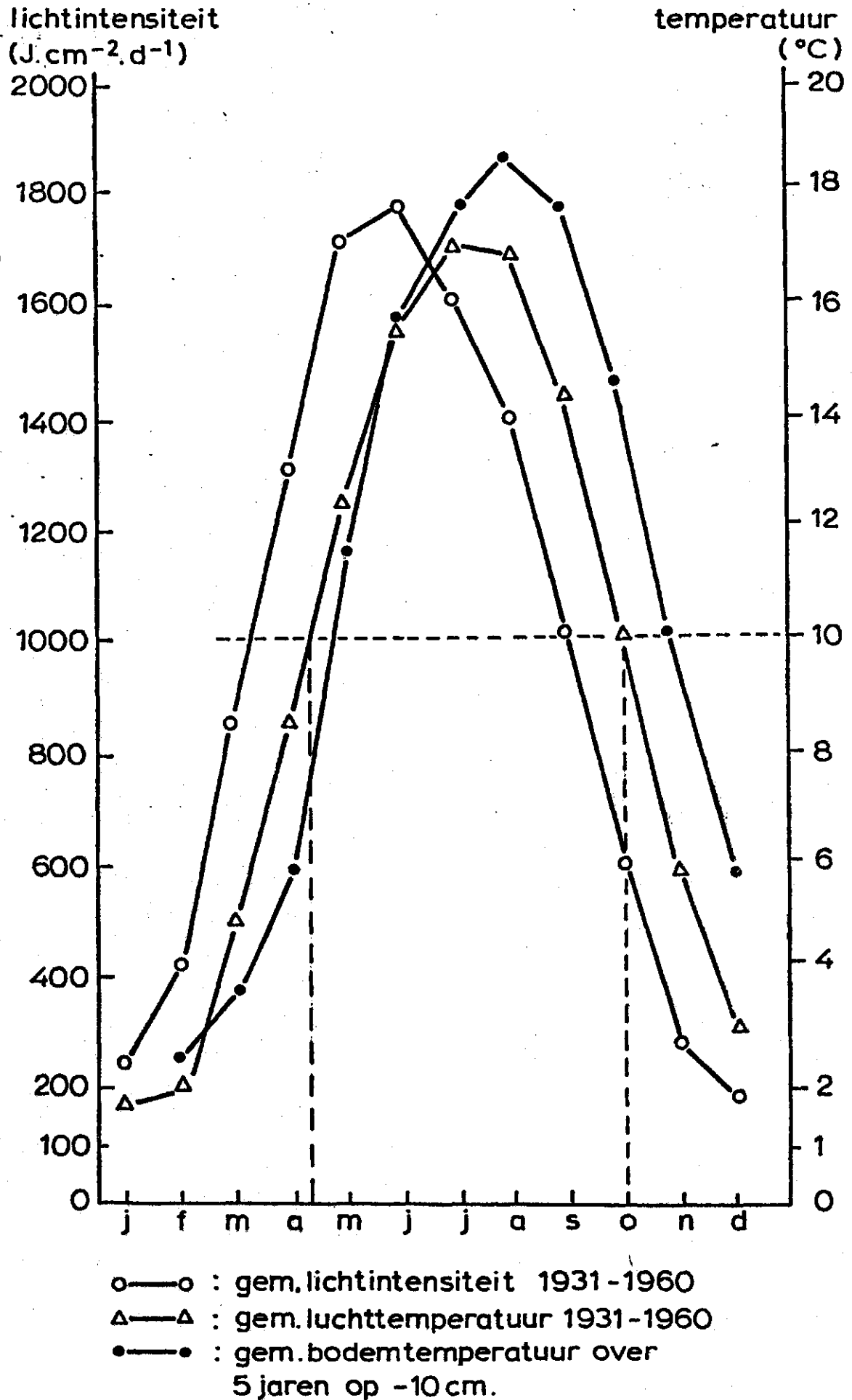


Fig. 4: Het verloop van lichtintensiteit, lucht- en bodemtemperatuur gedurende het jaar.

wordt beïnvloed en de groeisnelheid door de zonnestraling, is het hele groeiseizoen een gunstige verhouding tussen de hoeveelheid geaccumuleerde straling en de temperatuursom gewenst.

Een snelle ontwikkeling gaat gepaard met een kortere vegetatieve groei-fase. Voor het verkrijgen van een voldoende drogestofproduktie is dan een hoge groeisnelheid vereist. Bij warm weer en dus ook meer zonnestraling wordt meestal de ontwikkeling meer versneld dan de groei, omdat door beperkingen in de vochthuishouding van de plant de maximale groei niet gerealiseerd wordt. Hoge opbrengsten zijn daarom op vele grondsoorten eerder te behalen in koele, donkere jaren (bv. 1978), dan in zonnige, warme jaren (bv. 1976). Lagere temperaturen gaan gepaard met een langere groeiduur, door een minder snelle veroudering. Minder zon leidt tot een relatief geringe daling van de groeisnelheid. Concluderend: een lange groeiduur met matige groeisnelheden is gunstiger dan een korte groeiduur met potentieel hogere groeisnelheden.

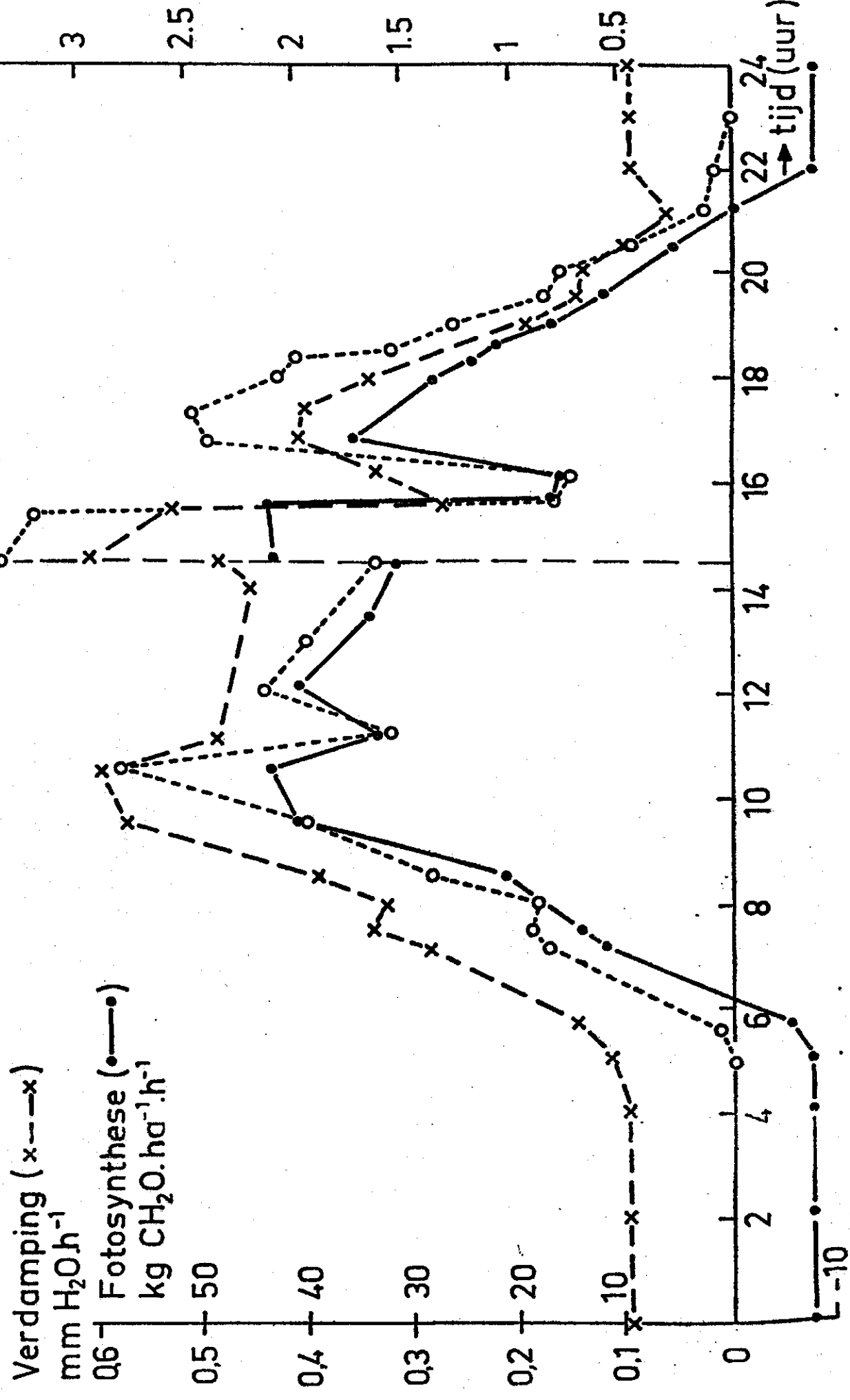
#### Aanpassing aan vochttekort

De vochttoestand van de plant wordt bepaald door het evenwicht tussen de opname van water door de wortel en de verdamping van de spruit. De verdamping hangt af van de geabsorbeerde zonne-straling, de luchttemperatuur, de windsnelheid en de openingstoestand van de huidmondjes. Laatstgenoemde wordt bij een voldoende vochtvoorziening voornamelijk gereguleerd door de CO<sub>2</sub>-concentratie in de stomataire holte, meestal aangeduid als de interne CO<sub>2</sub>-concentratie. Bij de regeling van de huidmondjes spelen verder abscis-sinezuur (ABA) en K<sup>+</sup>-ionen in de sluitcellen een rol; het volledige werkings-mechanisme vormt nog een onderzoeksgebied met veel onopgeloste fysiologische relaties.

Daar CO<sub>2</sub>-opname en verdamping afhankelijk zijn van dezelfde omgevings-variabelen bestaat er een goed verband tussen deze processen. In fig. 5 is het dagelijks verloop van de fotosynthese en de verdamping weergegeven voor een gewas tarwe op basis van gegevens voor twee aaneensluitende halve dagen. Hieruit blijkt dat de verdamping bij een voldoende watervoorraad in de grond parallel loopt aan de straling en de fotosynthese. 's Nachts als de huidmondjes gesloten zijn bedraagt de cuticulaire verdamping per eenheid van grondoppervlak  $\pm$  0,1 mm per uur terwijl in vol zonlicht de verdamping kan toenemen tot 0,6 mm water per uur.

Straling (o-----o)  
M.J.m<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup>

Fig. 5: Het dagelijkse verloop van zonnestraling, verdamping en netto-fotosynthese.



De totale dagelijkse verdamping bedraagt gemiddeld 4 mm, maar kan afhankelijk van de omstandigheden variëren van 2 tot 8 mm. De verhouding tussen waterverbruik en drogestofproductie, gedefinieerd als transpiratie-coëfficiënt ( $\text{kg H}_2\text{O} \cdot \text{kg}^{-1} \text{DS}$ ), bedraagt 125-150 kg water per kg drogestof voor  $C_3$ -planten met een regeling van de huidmondjesopening op basis van een interne  $\text{CO}_2$ -concentratie van  $210 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ . Zonder deze regeling, dat betekent volledig open huidmondjes in het licht en geheel dicht in het donker, varieert de transpiratie-coëfficiënt tussen 175 en 200 kg water per kg drogestof. Voor relatief droge omstandigheden is een regulering van de huidmondjesopening dus gunstig.

Bij een achterblijven van de wateropname ten opzichte van de verdamping wordt de vochtuishouding van de plant kritisch. Deze "stress"-toestand kan zowel voorkomen op een zonnige dag in april met voldoende water in de grond maar een te lage bodemtemperatuur, als in de zomer bij een te geringe beschikbaarheid van water in de doorwortelde bodemlagen. Meestal manifesteert deze stress-situatie zich bij de grootste hoeveelheid straling midden op de dag (denk aan het "slapen" van bietenbladeren) en de plant herstelt zich weer gedurende de nacht. De dagelijkse variaties in de waterpotentiaal van de plant zijn in de bovengrondse delen groter dan in de wortels.

De belangrijkste componenten van de waterpotentiaal zijn de turgor en de osmotische potentiaal. Er zijn planten die bij watertekort de turgor op peil kunnen houden door aanpassing van de osmotische potentiaal. Een voorbeeld is te vinden bij de wilde tarwe (*Triticum dicoccum*) die de turgor op peil kan houden tot bij een bladpotentiaal van -13 bar. Bij de cultuurtarwe (*Triticum aestivum*) ontbreekt deze aanpassing en daalt de turgor lineair met de waterpotentiaal. Zolang de turgor op peil blijft is de groei-remming gering.

Aanpassingen van de plant aan watertekort kunnen onderscheiden worden in:

- a/ fysiologische aanpassingen door middel van de osmotische potentiaal en de sluiting van de huidmondjes
- b/ morfologische aanpassingen d.m.v. een beperking van de lichtonderschepping. Dit kan door vermindering van het bladoppervlak, hetzij passief (verwelking) of actief (bladrol). Bij extreme droogte sterft vaak een groot deel van de bladeren vervroegd af.

Het voordeel van de fysiologische aanpassing boven de morfologische is dat deze processen flexibel verlopen en reversibel zijn. Er zijn voorbeelden dat door osmotische aanpassingen de turgor op peil wordt gehouden bij een

waterpotentiaal van 0 tot -13 bar in het blad en van -16 tot -32 bar in het generatieve groeipunt. De osmotische aanpassing speelt een rol bij de celstrekking, opening van huidmondjes, fotosynthese-proces en herstel na uitdrogen van de plant.

Bij droogteresistentie van planten kan men twee vormen onderscheiden:

- ontsnapping aan de droogteperiode (bv. vroegrijpheid van rogge en wintergerst)
- droogtetolerantie door:
  - . meer en diepere beworteling van de grond (vergelijk gras en granen)
  - . reductie van de verdamping (o.a. kafnaalden, hoge reflectie, etc).

Voor Nederlandse omstandigheden is berekend, dat het verschil tussen verdamping (evapotranspiratie) en neerslag in het groeiseizoen gemiddeld 200 mm water bedraagt; deze hoeveelheid dient voor een optimale productie beschikbaar te komen uit de bodemvoorraad. Indien deze bodemvoorraad geringer is (zoals op lichte zandgronden) zal berekening vaak nodig zijn of is er een van jaar tot jaar variërende droogteschade.

#### Aanpassing aan de beschikbaarheid van nutriënten

Hoewel in de huidige landbouw bij enkele gewassen (o.a. mais) eerder sprake is van een overmaat in het aanbod van de belangrijkste voedingsstoffen (N, P, S, K, Mg en Ca) dan van een tekort, kan in bepaalde gevallen de opname achterblijven bij de behoefte van de plant. Dit vindt zijn oorsprong in een te geringe beworteling, wortelaktiviteit, mobiliteit van het voedingsion in de bodem of uitputting van de bodem. Stikstof is het belangrijkste voedingselement, vanwege de chemische samenstelling van de plant en het dynamisch gedrag in de bodem. Stikstof is belangrijk voor de plant als bouwsteen voor aminozuren, eiwitten, chlorofyl, enzymen en nucleïne-zuren. Jonge planten bevatten meestal 50 g N per kg drogestof; bij het ouder worden van de plant daalt het stikstofgehalte tot 10 à 30 g per kg. Voor een drogestofopbrengst van 15 ton per ha is de totale N-onttrekking dan 150 à 450 kg per ha. De meeste gronden bevatten een aanzienlijke voorraad (3 tot 10.000 kg/ha) in de organische stof gebonden stikstof, waarvan slechts een gering deel door mineralisatie beschikbaar komt. De voorraad anorganische stikstof ( $\text{NO}_3^-$  en  $\text{NH}_4^+$ ) is meestal veel geringer dan de behoefte van niet-vlinderbloemige gewassen. De stikstofbemesting dient



afgestemd te zijn op de behoefte van het gewas, omdat de voorraadvorming in de bodem gepaard gaat met aanzienlijke verliezen door uitspoeling van nitraat en denitrificatie van  $\text{NH}_4^+$ . Bij een hoge stikstofbemesting ( $> 100$  kg N per ha) past men daarom veelal een deling over meerdere giften toe.

Bij stikstoftekort onttrekt de plant stikstof aan de oudere bladeren ten gunste van jongere organen. Indien de stikstofreserves in de plant nog te gering zijn ontstaat er bij stikstofgebrek chlorose, dat is een verlaging van het chlorofylgehalte. De vegetatieve groei (meestal van blad) is meer geremd dan de fotosynthese zodat stikstofgebrek meestal samen gaat met een hoog gehalte aan oplosbare koolhydraten en dientengevolge een sterkere ontwikkeling van het wortelstelsel. Overmaat aan stikstof, d.w.z. meer N-opname dan N-verwerking, leidt tot hogere  $\text{NO}_3^-$ -gehalten in de bladeren en stengels. De terugkoppeling van de plant op een rijk stikstofaanbod is een grotere bladvorming, lagere koolhydraatgehalten en minder beworteling. Te weelderige gewassen geven vaak een slechtere ontwikkeling van de generatieve organen (zaden) en een vertraging van de aanleg van vegetatieve opslagorganen (o.a. knollen). Bij meerjarige gewassen kan ook de winterhardheid afnemen, hetgeen het risico van "uitwinteren" vergroot.

##### 5. Drogestofproductie en stikstofhuishouding

De meeste planten zijn voor hun stikstofvoeding aangewezen op de opname van  $\text{NO}_3^-$  (nitraat); hoewel planten ook  $\text{NH}_4^+$  (ammonium) kunnen opnemen speelt dit voedingsion onder anaerobe omstandigheden nauwelijks een rol, omdat ammonium door bacteriën in de grond wordt omgezet tot nitraat. Bij  $\text{N}_2$ -binding door wortelknolletjes en bij  $\text{NO}_3^-$ -opname moet deze stikstof eerst gereduceerd worden tot  $\text{NH}_4^+$  om inbouw in organische verbindingen (o.a. aminozuren) mogelijk te maken. De reductie van nitraat vindt hoofdzakelijk in fotosynthetisch actieve planteorganen plaats en verloopt in een aantal stappen met telkens overdracht van 2 elektronen:



Ook bij stikstofbinding is reducerend vermogen nodig, hetgeen evenals bij nitraatreductie in de wortels door de elektronenoverdracht bij de ademhalingsstofwisseling wordt geleverd.

De reductie van koolzuur is in de plant preferent boven de nitraatreductie, zodat onder lichtarme omstandigheden de verwerking van nitraat in de plant onvolledig is en er nitraataccumulatie plaatsvindt. In de jonge plant is de stikstofopname en eiwitsynthese van essentieel belang voor een snelle bladgroei. Een snelle bladgroei leidt tot meer lichtonderschepping en dientengevolge tot meer fotosynthese.

Voor het verkrijgen van een gesloten bladoppervlak met een LAI van 4 à 5 en een specifiek bladgewicht van 4 mg per  $\text{cm}^2$  is per ha 1600 tot 2000 kg drogestof blad nodig. Bij een stikstofgehalte in het blad van 4 à 5% zal er gemiddeld een stikstofopname van 80 kg N per ha vereist zijn. De snelheid van stikstofopname bedraagt maximaal  $\pm 5 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{dag}^{-1}$ ; voor een jong gewas varieert de opnamesnelheid tussen 2 en 4  $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{dag}^{-1}$ . Afhankelijk van het stikstofaanbod kan onder optimale omstandigheden een gesloten bladoppervlak tussen de 20 en 40 dagen gevormd worden.

Tijdens de vegetatieve groei neemt de stikstofopname nog toe totdat de beschikbare voorraad verbruikt is of het wortelstelsel niet meer actief is. Meestal is de nitraatvoorraad in een goed groeiend gewas vanaf de maand mei extreem laag, als er geen aanvullende bemesting wordt gegeven.

Bij generatieve gewassen is tijdens de korrelvullingsfase het wortelstelsel een zwakke sink voor koolhydraten, met als gevolg een verminderde wortelgroei en -activiteit. Dit geldt ook ten aanzien van stikstofbindende gewassen, zoals bonen en erwten. De stikstof voor de eiwitsynthese in de zaden is dan ook grotendeels afkomstig vanuit vegetatieve organen: blad, kaf, stengels en wortels. Dit betekent, dat er een evenwicht moet zijn tussen de aanwezige stikstofreserves en de opslagcapaciteit van de zaden. Is de sink-activiteit van de zaden te groot ten opzichte van de beschikbare reserves, dan wordt de levensduur van de groene organen bekort met als gevolg minder fotosynthese en dus ook geringere koolhydraatproductie. Deze onevenwichtigheid is wel aangeduid met "zelf-destructie" van planten.

In het algemeen is er bij de zaadgewassen reeds tijdig een interne afstemming van het aantal bloemprimordia en zaadzetting op de vegetatieve groei. Bij granen zoals tarwe wordt er gemiddeld één korrel gevormd per mg N aanwezig bij de bloei. Na herverdeling is hiervan  $\pm 0,75 \text{ mg N}$  beschikbaar voor de korrel; de behoefte van een korrel met een gewicht van 40 mg en 2% N bedraagt 0,80 mg N. Zelfs zonder extra N-opname van het gewas na de bloei wordt reeds in belangrijke mate aan de N-behoefte van de zaden voldaan. Over de werking van dit afstemmingsmechanisme bestaan enkele hypothesen, welke echter moeilijk experimenteel te toetsen zijn. Een interessante hypothese betreft de hormonale regeling via het wortelstelsel. In het topmeristeem van de wortel worden cytokininen geproduceerd welke vervolgens na transport naar het apicaal groeipunt de aanleg, de differentiatie en de groei van de generatieve organen bevorderen. Een storing in de bovengrondse gewasgroei (bv. door droogte) vindt zijn weerslag in de wortelgroei en daarmee gepaard een verminderde cytokinine-productie. Dit is dan een functioneel evenwicht, waarbij hormonen een signaalfunctie hebben.

Bij de oogst bevindt zich bij generatieve gewassen het grootste deel van de stikstof in de zaden; bij tarwe 75 à 80% en bij bonen zelfs 80 à 90%. Het stro is in het algemeen stikstofarm met een N-gehalte <0,5%. Deze verdelingsindex (de zgn. nitrogen harvest-index, NHI) daalt sterk als de herverdeling verstoord wordt door ziekten en plagen. De benutting van stikstof door de te oogsten organen speelt ook een rol bij aardappelen (15 ton DS per ha met 1% N ≈ 150 kg N per ha in de knollen), maar niet bij suikerbieten waar nauwelijks stikstof in de wortel wordt geaccumuleerd. In dat geval komt de stikstof met het loof weer op het land.

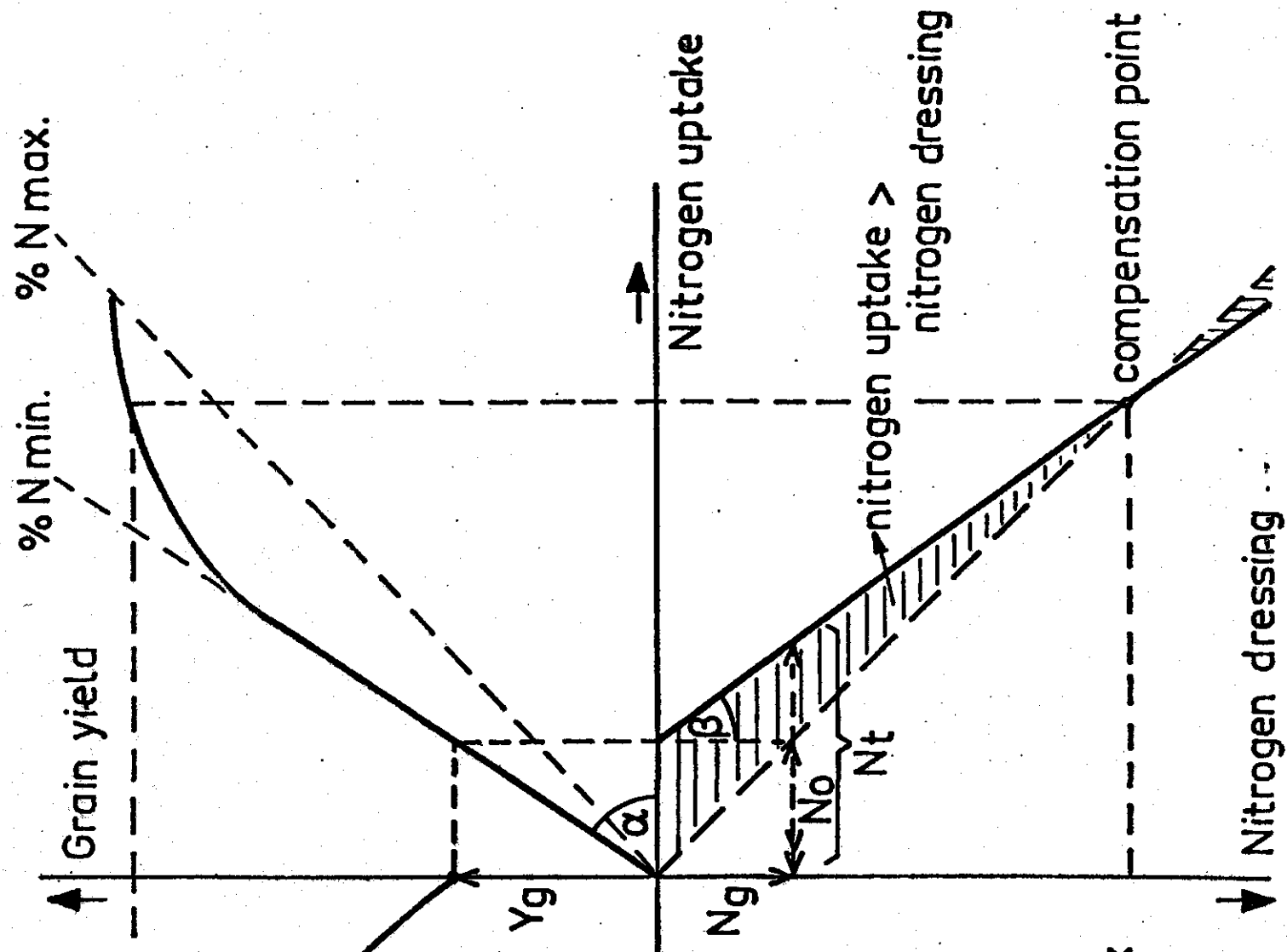
De efficiëntie van de stikstofbenutting door gewassen is afhankelijk van twee hoofdrelaties

- het verband tussen stikstofopname en stikstofgift
- het verband tussen de opgenomen hoeveelheid N en de hoeveelheid geproduceerde drogestof.

In fig. 6 zijn deze verbanden schematisch weergegeven. Het verband tussen stikstofopname en stikstofgift wordt ook beïnvloed door de bodemvoorraad aan stikstof. Deze kan na bepaalde voorvruchten (bv. vlinderbloemige gewassen), een groenbemester of grote drijfmestgiftten hoog zijn (van 100 tot 300 kg N per ha). Gemiddeld bedraagt de bodemvoorraad in het voorjaar op kleigrond ± 80 kg N per ha en op zandgrond 30 à 40 kg N per ha. Bij een aantal gewassen heeft men empirische verbanden gevonden tussen de bodemvoorraad en de hoogte van de (eerste) stikstofgift, zodat de bemesting beter afgestemd kan worden op de behoefte. Verder dient er rekening te worden gehouden met de N-recovery; dit is een maat voor de hoeveelheid in het gewas teruggewonnen stikstof in verhouding tot de N-gift na aftrek van de bodemvoorraad. Van de toegediende kunstmest-N bedraagt de recovery 50 à 70%, bij organische bemesting is de recovery in het eerste jaar aanmerkelijk lager. Wel is de nawerking van een organische bemesting langer merkbaar.

In de huidige landbouw met hoge opbrengsten en stikstofbemestingen (organisch en kunstmest) is een goed inzicht in de behoeften en gewasreacties nodig om tot een milieukundig en energetisch verantwoord gebruik te komen.

Fig. 6: Het verband tussen N-gift, N-opname en korrelopbrengst van granen.



nitrogen recovery =  $\text{tg}\beta = \frac{N_t - N_o}{N_g}$   
 nitrogen uptake =  $N_o + N_g \cdot \text{tg}\beta$   
 grain-nitrogen response =  $\text{tg}\alpha = Y_g / N_o$   
 nitrogen-harvest index =  $\text{NHI} = \frac{Y_g \times \%N}{N_t}$   
 efficiency of nitrogen use =

% recovery x nitrogen harvest-index

### Literatuur

- Alberda, Th. e. a. (1966). De Groene Aarde: biologie en ecologie van de plant. Aula no. 250. Uitg. Het Spectrum NV, Utrecht/Antwerpen.
- Bruinsma, J. & Wessels, J.G.H. (1972). Leerboek der Plantenfysiologie, deel 2: groei en ontwikkeling. Academische paperbacks; A. Oosthoek's Uitg. Mij. NV, Utrecht.
- Brouwer, R. & Kuiper, P.J.C. (1972). Leerboek der Plantenfysiologie, deel 3: oecofysiologische relaties. Academische paperbacks; A. Oosthoek's Uitg. Mij. NV, Utrecht.
- Evans, L.T. (1975). Crop Physiology, some case histories. Cambridge University Press.
- de Wit, C.T. (1978). Een elementair model van gewasgroei. Landbouwkundig Tijdschrift 90 (8a), 275-280.

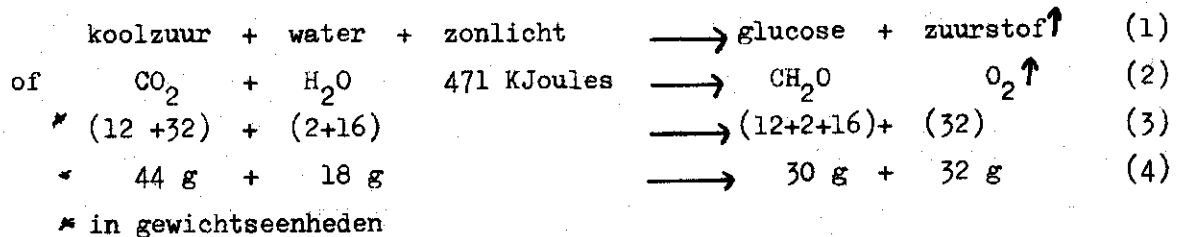
31<sup>e</sup> Heterosiscursus 1980/'81

L. Sibma

De potentiële en actuele productie van gewassen

Inleiding

De basis voor de productie van onze land- en tuinbouwgewassen wordt gevormd door het vermogen van een plant zonlicht te absorberen en met de zonne-energie koolzuur en water te binden tot suikers. Een plant kan daardoor voorzien in zijn behoefte aan de energie, die nodig is voor de assimilatie- en onderhoudsprocessen. De gevormde suiker dient tevens als bouwstof voor groei. De processen, waardoor deze opbouw van organische stof plaatsvindt, worden in de regel aangeduid met: fotosynthese. De reactie wordt wel voorgesteld met de onderstaande vergelijkingen:



De fotosynthese-lichtkromme

De snelheid waarmee deze reactie verloopt is o.m. afhankelijk van de hoeveelheid geabsorbeerd zonlicht; energetisch uitgedrukt in KJoules (KJ). Dit proces van koolzuuropname of koolzuurassimilatie kan zowel op laboratoriumschaal aan kleine intacte planten of aparte bladeren of in het veld aan een gewas worden gemeten. De resultaten van deze metingen worden vaak weergegeven in fotosynthese-lichtcurves.

Fig. 1a is een voorbeeld hoe bij één enkel blad de CO<sub>2</sub>-opname sneller gaat bij toenemende hoeveelheid licht. De toename in CO<sub>2</sub>-opname gaat echter niet onbeperkt door maar de CO<sub>2</sub>-opname bereikt een maximum niveau, waarbij de hoeveelheid licht niet meer de beperkende factor is. Eenzelfde reactie is gegeven in Fig. 1b maar nu voor een veldgewas. Vergelijking van Fig. 1a en b leert ons dat lichtverzadiging bij een veldgewas minder snel optreedt dan bij één enkel blad. In een gewas worden bij een hogere lichtintensiteit ook de onderste bladlagen, die bij lage lichtintensiteit zeer schaars licht ontvangen, sterker belicht. De onderste bladeren

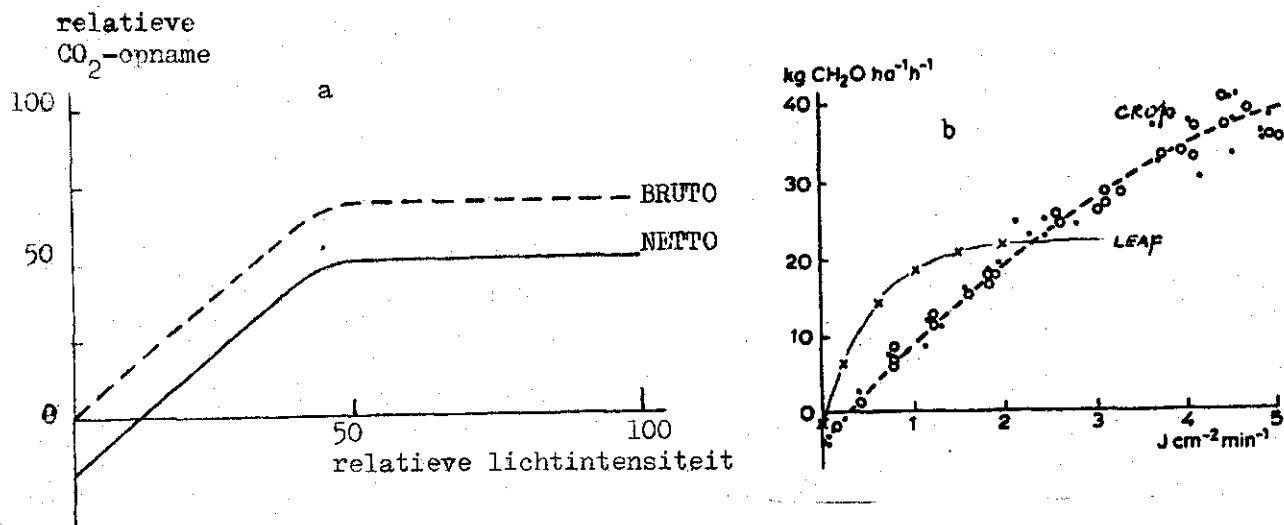


Fig. 1a. Schematische weergave van de bruto- en nettofotosynthese.

Fig. 1b. De nettofotosynthese van een tarweblad in vergelijking met een tarwegewas

dragen dan ook meer bij aan de fotosynthese. De maximale waarde voor een veldgewas ligt bij ongeveer  $50 \text{ kg CH}_2\text{O} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Zou dit gewas uit één bladlaag bestaan dan mogen we een maximum van  $\pm 20 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  verwachten.

#### De ademhaling en bruto-fotosynthese

In het donker vindt er volgens Fig. 1a geen CO<sub>2</sub>-opname meer plaats. Blijkbaar gaat de reactie genoemd onder 1-4 omgekeerd verlopen. Het proces dat meetbaar wordt als er geen fotosynthese plaats heeft, noemt men ademhaling of respiratie.

De bruto-fotosynthese is in werkelijkheid groter dan de netto CO<sub>2</sub>-opname. Wat er gemeten wordt is het verschil tussen twee processen die tegelijk verlopen. Ervan uitgaande dat de respiratie gemeten in het donker niet afhankelijk is van de fotosynthesesnelheid zou ook overdag de donkerademhaling er bijgeteld mogen worden, om zo de brutofotosynthese te berekenen. Naast de donkerademhaling is er echter ook de lichtademhaling (fotorespiratie). De fotorespiratie neemt met meer licht toe tot bij maximale fotosynthese hij minstens 35% van de brutofotosynthese is. De getrokken en onderbroken lijn in Fig. 1a lopen in werkelijkheid dus minder evenwijdig dan in de grafiek is voorgesteld. Uit de gewichtsver-

houdingen in vergelijking 3 is af te lezen dat:

$$44 \text{ gewichtseenheden CO}_2 \approx 30 \text{ gewichtseenheden glucose} \quad (5)$$

De respiratie ligt in de orde van grootte van 35% van de brutofotosynthese zodat over een dag of over een langere periode:

$$\text{brutfotosynthese} - \text{respiratie} = \text{nettofotosynthese}$$

$$\text{of } 1 \text{ gram glucose} - \text{respiratie} \approx 0,65 \text{ gram droge stof} \quad (6)$$

Uit de voorgaande vergelijkingen kunnen we samenvatten:

$$44 \text{ g CO}_2 \text{ (4)} \approx 30 \text{ g CH}_2\text{O (4)} \approx 30 \text{ g} \times 0,65 \text{ (6)} = 19,5 \text{ g droge stof} \quad (7)$$

Dat wil zeggen dat volgens de vergelijkingen 2 t/m 7 voor de productie van 1 gram droge stof nodig is aan zonlicht  $471 : 19,5 = 23 \text{ KJ}$ .

### Straling en opbrengst

Dat ingestraalde energie een belangrijke rol speelt voor de vorming van dróge stof wordt geïllustreerd in Fig.2.

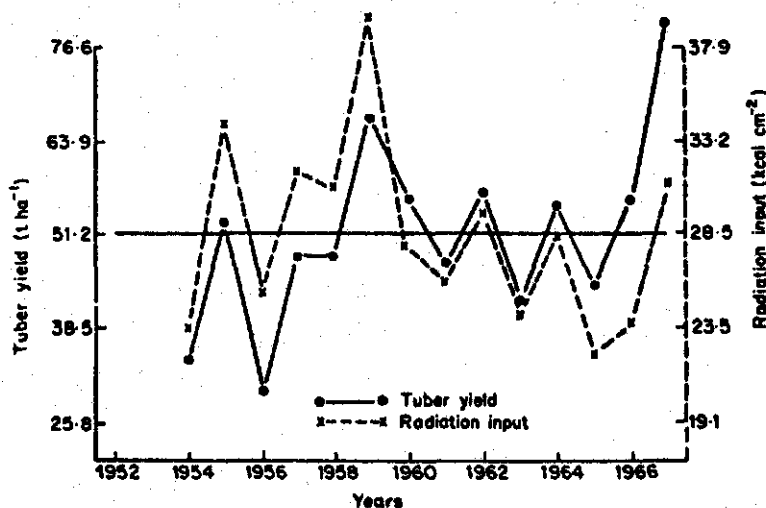


Fig. 2. De relatie tussen de stralingsenergie per groeiperiode en de aardappelopbrengst in hetzelfde jaar.

Aardappelopbrengsten van een meerjarig proefveld waar de water- en mineralenvoorziening als optimaal beschouwd kan worden, vertoonden een nauwe samenhang met de ingestraalde hoeveelheid zonlicht (hier nog aangegeven in calorieën!).



Om te voorkomen dat we tot een verkeerd inzicht omtrent de efficiëntie van de omzetting van zonne-energie tot energie in de vorm van  $\text{CH}_2\text{O}$  zouden geraken zijn een paar opmerkingen hierover noodzakelijk. De vergelijkingen 2 t/m 7 zouden een efficiëntie van 65% kunnen suggereren. Dit geldt echter alleen voor de reeds werkelijk door het chlorofyl (bladgroen) geabsorbeerde fotosynthetisch actieve straling.

Verder dienen we te weten dat slechts  $\pm 50\%$  van de totale zonnestraling bruikbaar is voor het fotosyntheseproces. Bovendien wordt niet alle geschikte straling opgevangen, geabsorbeerd en omgezet.

Uit een vrij willekeurig voorbeeld als het graangewas in Fig. 1b met op de x-as de totale straling en op de y-as de netto productie is te berekenen dat voor de productie van 3 g droge stof nodig is  $\pm 1 \text{ MJ} = 1000 \text{ KJ}$ . (Ga dit eens na, eraan denkend dat in Fig. 1b de totale straling werd uitgezet en niet het fotosynthetisch actieve licht). Aannemend dat de energie inhoud van 1 g  $\text{CH}_2\text{O}$  overeenkomt met  $\pm 17 \text{ KJ}$  berekenen we voor dit geval een efficiëntie die ligt in de orde van grootte van 5%. (Reken ook dit laatste eens na!).

Uiteraard zijn de waarden ruwe schattingen en afhankelijk van de ouderdom van het gewas enz., maar wel maken ze voldoende duidelijk met welke geringe efficiëntie de omzetting van het zonlicht onder deze omstandigheden plaatsvindt. Bij een veldgewas ligt het rendement vaak rond 1 à 2%.

De variatie in de hoeveelheid ingestraalde energie per groeiseizoen is het gevolg van verschillen in:

- a. de duur dat er een gesloten gewas op het veld aanwezig was
- b. de hoeveelheid dagelijkse straling

#### De berekende maximale productie

De efficiëntie voor de netto-fotosynthese van 1 g droge stof per 23 KJ is niet zonder meer gelijk aan de snelheid, waarmee een gewas maximaal zou kunnen groeien. Er zijn een aantal factoren met een beperkende invloed op de fotosynthese, zoals de koolzuurconcentratie, de lichtdoordringing in het gewas etc.. Uit het horizontaal worden van de lijnen in Fig. 1b volgt ook dat de efficiëntie afneemt bij toenemende lichtintensiteit en dus niet altijd constant is.

Door De Wit werd een rekenvoorbeeld gegeven waarmee de maximale productie van gewassen voor verschillende breedtegraden op aarde benaderd kan worden. Met behulp van dit rekenvoorbeeld en van de weersgegevens gemiddeld over 30 jaar werd berekend wat de maximale bruto fotosynthese per ha per groeiseizoen voor een gewas in Nederland zou kunnen zijn.

Fig. 3a geeft in lijn 1 de maximale waarden aan voor een "standaardgewas". Het bestaat uit een gesloten gewasoppervlak dat 95% van het licht absorbeert, dat optimaal van water en mineralen wordt voorzien en het is vrij van ziekten en aantastingen. De waarde van de potentiële productie bereikt in juni een maximum en bedraagt dan bruto gemiddeld  $375 \text{ kg.ds.ha}^{-1}.\text{dag}^{-1}$ . De nettofotosynthese is geschat 25% lager te zijn, zodat in juni de maximale netto productie gemiddeld  $275 \text{ kg ds.ha}^{-1}.\text{dag}^{-1}$  kan bedragen.

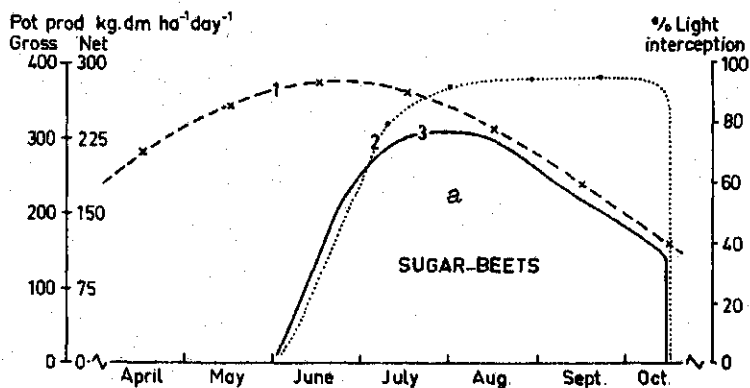


Fig. 3a. De potentiële productiesnelheid (lijn 1), het percentage door het gewas onderschept licht (lijn 2) en de berekende werkelijke opbrengst bij suikerbieten.

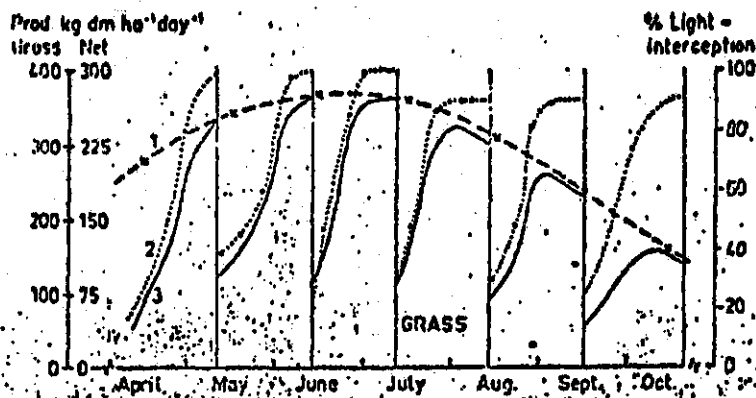


Fig. 3b. Idem voor gras.

### Maximale productiesnelheden

Het is goed deze geschatte potentiële waarden te vergelijken met de actuele waarden zoals die in het veld onder zo gunstig mogelijke omstandigheden te vinden zijn. Uit door verschillende onderzoekers gemeten productiesnelheden is voor aardappels, suikerbieten, wintertarwe, mais, gras en algen de groeicurve met de hoogste groeisnelheid geselecteerd en weergegeven in Fig. 4.

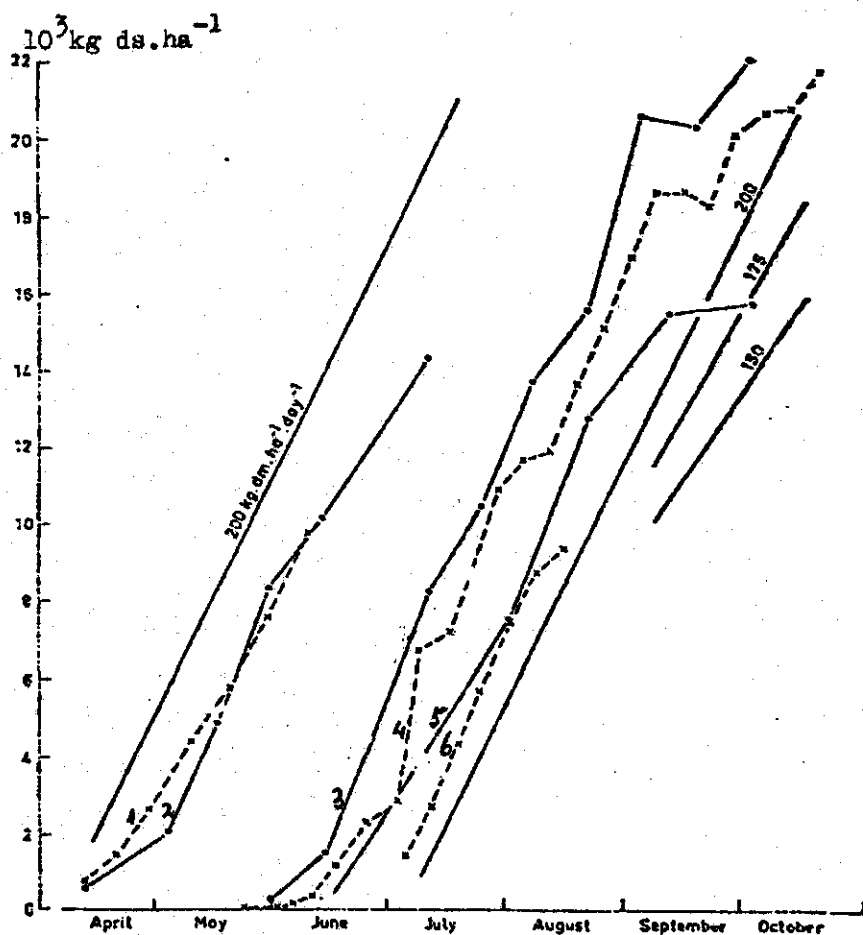


Fig. 4. Vergelijking van groeisnelheden van gras (lijn 1), wintertarwe (2), aardappels (3), suikerbieten (4), mais (5) en algen (6).

Uit de helling van deze groeilijnen is ruwweg te zien dat de in het veld bereikbare snelheden liggen rond  $200 \text{ kg ds. ha}^{-1} \cdot \text{dag}^{-1}$ . Dezelfde gegevens als gebruikt voor Fig. 4 werden in Tabel 1 op andere wijze samengevat. Voor dat deel van het seizoen waarin een gesloten gewas op het veld aanwezig was en de groei lineair, werd de gemiddelde groei per dag berekend.

Tabel 1. Groeisnelheid van gewassen over de periode dat een gesloten gewas op het veld aanwezig was.

gewas	data begin	data eind	aantal dagen	totale groei kg ds.ha <sup>-1</sup>	gemiddeld kg ds.ha <sup>-1</sup> .dag <sup>-1</sup>
aardappels	14/6	6/9	84	19.150	228
suikerbieten	17/6	10/9	85	17.500	206
algen	25/5	7/7	43	8.000	191
wintertarwe	3/5	12/7	69	12.300	175
mais	16/6	13/9	88	15.050	171
gras	20/4	10/6	51	8.250	162

Aardappels scoren gemiddeld een iets hogere groeisnelheid dan suikerbieten, maar deze weer iets hoger dan tarwe en gras. De aardappels konden worden geoogst inclusief het gehele wortelstelsel dat bij de bieten voor een deel niet te achterhalen is. Bij granen moet een nog groter deel van de totale hoeveelheid droge stof verwaarloosd worden voor de niet geoogste wortels en stoppelresten. Van gras is bekend dat slechts 60% van de totaal gevormde droge stof geoogst wordt. De totale groeisnelheid van gras inclusief stoppels en wortels mogen we dan stellen op  $10/6 \times 160 \text{ kg} = 266 \text{ kg.ha}^{-1}.\text{dag}^{-1}$  en daarmee komt de snelheid van de drogestof toename weer dicht bij die van aardappels. Samenvattend kunnen we stellen dat de actuele groeisnelheid van verschillende landbouwgewassen vrijwel gelijk is en in de orde van grootte ligt van  $225 \text{ kg.ha}^{-1}.\text{dag}^{-1}$  en dat ze in overeenstemming is met de berekende potentiële mogelijkheden. Volledigheidshalve is de groeisnelheid van algencultures er bij vermeld om aan te geven dat de hoogste groeisnelheid van algencultures die van landbouwgewassen niet overtreft, zoals wel vaak gesuggereerd wordt.

#### Maximale gewasproducties

In Fig. 4 valt vervolgens op dat bieten en mais in mei en juni nog geen lineaire groei vertonen zoals gras en tarwe mede vanwege het ontbreken van een gesloten gewasoppervlak. Er is uit af te lezen dat pas laat in het seizoen bij deze gewassen een gesloten gewasoppervlak tot stand komt.

Hiermee komen we terug op Fig. 3a waarin lijn 2 aangeeft hoeveel procent

van het zonlicht door een goed groeiend gewas suikerbieten onderschept wordt. Het neemt toe vanaf mei tot in juni een maximum van 90à 95% bereikt wordt waarna het niet meer toeneemt.

Wanneer we voor deze suikerbieten aannemen dat ze met dezelfde snelheid kunnen groeien als het standaardgewas uit het rekenvoorbeeld dan is het eenvoudig in te zien dat het meer of minder onderscheppen van het licht een belangrijke beperkende factor is voor de droge stof toename. Als het gewas in mei bijvoorbeeld 20% van de ingestraalde energie opvangt, dan kan de droge stof toename niet groter zijn dan 20% van wat lijn 1 aangeeft. Later in het seizoen wordt 95% van het licht onderschept maar dan ligt de beperking in het lager worden van de potentiële productie. Gegeven de te bereiken lijn 3 kunnen we door de waarden van elke dag op te tellen, voor het bietengewas uitrekenen wat de maximale bruto opbrengst zou kunnen zijn. Dit is verder uitgewerkt in Tabel 2.

Tabel 2. Berekening van de maximale jaarproductie van landbouwgewassen in  $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{jaar}^{-1}$ .

	aardappels	bieten	wintertarwe	gras
bruto ds productie	35082	36200	32552	41780
respiratie 25%	8770	9050	8138	10445
netto ds productie	26312	27150	24414	31335
bladverlies	1500	2000	500	
oogstbaar	24812	25150	23914	
aandeel hoofdproduct	0,85	0,67	0,40	0,60
hoofdproduct	21090	16850	9566	18800
% ds in het hoofdproduct	22	22	85	15
marktbaar product	95862	76590	11254	125000

Wanneer we de dagelijkse producties, bijvoorbeeld per decade, optellen zoals die in lijn 3 van Fig. 3a zijn weergegeven dan levert dit een totale ds productie van  $36200 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ . Hiervan gaat 25% af voor respiratie (= 9050 kg).

Gemiddeld over de gehele groeiperiode is 25% respiratie waarschijnlijk te laag geschat; het blijft slechts een ruwe benadering, temeer omdat de verhouding fotosynthese:respiratie afhankelijk is van de hoeveelheid steunweefsel in het gewas. Een ouder gewas zal relatief meer respiratie vertonen dan een jong gewas.

Tijdens de groeiperiode gaat een deel van het blad verloren, wat voor suikerbieten werd geschat op 2000 kg, zodat de totale productie 25 ton is. Hiervan is slechts  $\frac{2}{3}$  deel verkoopbaar product. Dit resulteert in 16850 kg ds in de bieten. Als het droge stof gehalte 22% zou zijn betekent dat een opbrengst van 76 ton verse bieten. Op goed vochthoudende kleigronden als in de nieuwe polders behoren deze opbrengsten tot de mogelijkheden, maar liggen aanmerkelijk boven het gemiddelde. In Tabel 2 valt verder op dat het bruikbare deel voor bijv. de aardappels veel gunstiger is dan bij bieten. Het zal overigens duidelijk zijn dat dit schattingen zijn voor gewassen onder zeer gunstige omstandigheden. Bij lagere producties veranderen ook deze verhoudingen.

Reeds werd vastgesteld dat de totale drogestof toename (per  $\text{ha}^{-1} \cdot \text{dag}^{-1}$ ) vrijwel gelijk is ondanks gewassen met zeer verschillende structuur; waaruit volgt dat de duur dat er een gesloten gewas op het veld aanwezig is bepalend is voor de uiteindelijke opbrengst. Mais en suikerbieten starten hun groei ongeveer 2 maanden later dan gras. Ondanks dat, vinden we geen navenante jaarverschillen tussen deze gewassen en gras zoals we zien in Tabel 2.

Bij gras gaat een deel van de productie capaciteit verloren doordat de groei 4 à 5 keer per seizoen wordt onderbroken door het afmaaien. De lichtinterceptie van gras in Fig.3b als lijn 2 weergegeven, daalt tot 20% en het kost blijkbaar steeds een 20-tal dagen voor alle licht weer onderschept wordt. Gaan we deze geringere lichtonderschepping in rekening brengen dan volgt daaruit voor elke snede lijn 3 met de maximaal haalbare waarden.

De waarden aangegeven door lijnen nr.3, op dezelfde wijze geïntegreerd als in Fig. 3a voor suikerbieten, levert een totale bruto productie van  $41780 \text{ kg ds} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{jaar}^{-1}$ , waarvan naar schatting 10445 kg door ademhaling en exudatie verloren gaat. Rekening houdend met het gegeven dat slechts 60% van de totale gegroeide droge stof als gras gemaaid wordt, vinden we een jaarproductie van  $18800 \text{ kg ds} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{jaar}^{-1}$ . Dit is zeker niet beduidend meer dan de voorgaande gewassen.

Als we tenslotte deze ruw berekende waarden voor de maximaal mogelijke productie vergelijken met de werkelijke dan blijkt dat deze op proefvelden wel te bereiken zijn. Het gemiddelde van Nederland ligt er ver onder. Voor

grasland mogen we aannemen dat, ondanks de zeer hoge stikstofgiften, de gemiddelde productie in Nederland ligt in de orde van 50 à 60% van de bereikbare productie. Op de oorzaken van deze verliezen zal in de volgende bijdragen worden ingegaan.

#### Literatuur

- Alberda, Th. et al.. Crop photosynthesis: methods and compilation of data obtained with a mobile field equipment.  
Agric. Res. Rep. no.865. Pudoc, Wageningen, 45 pp., 1977.
- Goudriaan, J. and H.H. van Laar. Calculation of daily totals of the gross CO<sub>2</sub> assimilation.  
Neth. J. agric. Sci. 26 (1978), 373-382.
- Sibma, J. Maximization of arable crop yields in the Netherlands.  
Neth. J. agric. Sci. 25 (1977), 278-287.
- Wit, C.T. de. Photosynthesis of leaf canopies.  
Agric. Res. Rep. no. 663. Pudoc, Wageningen, 57 pp., 1965.

KWANTITATIEVE BENADERINGEN VAN DE ADEMHALING VAN HOGERE PLANTEN

J. Vos

1. Inleiding

De opbrengst aan economisch waardevol materiaal van gewassen wordt vooral bepaald door drie factoren:

1. de snelheid van vorming van primaire assimilaten en de tijdsduur waarover een hoge produktiesnelheid gehandhaafd kan blijven.
2. de efficiëntie waarmee uit eenmaal gewonnen primaire assimilaten nieuw weefsel wordt gevormd, dus bijvoorbeeld de mate van zuinigheid bij het weer verademen van de assimilaten.
3. de verdeling van de nieuwe droge stof over de diverse organen, immers niet alle organen zijn even waardevol.

Een groot deel van de opbrengstverhogingen, die in de laatste eeuw bereikt zijn, zijn vnl. via 1. tot stand gekomen, b.v. omdat door een betere besmetting en ziektebestrijding sneller en/of langer een gesloten groen bladoppervlak verwezenlijkt kon worden. Een voorbeeld van 3: opbrengstverhoging via beïnvloeding van de droge-stofproductie van deze rassen is niet groter dan die van de oude, doch de korrelopbrengst wel en dus is de uiteindelijke verdeling van de droge stof anders.

Hier wordt ingegaan op de vraag welk deel van de assimilaten in het algemeen via verademing verdwijnt. De statistische en de biochemische benadering ter bepaling van groei- en onderhoudsademhaling zullen worden behandeld. Een toepassing van de theorie betreft het aangeven van produktieverschillen tussen gewassen, die te herleiden zijn tot verschil in synthesekosten van de belangrijkste chemische bestanddelen. Ook wordt de kwestie aangeroerd of produktieverhoging door veredeling op zuinigheid met ademhaling mogelijk is.

2. De orde van grootte van verlies aan eenmaal gevormde assimilaten

- a. Een manier om het verlies aan verademde assimilaten uit te drukken als fractie van de bruto produktie, is de groeiefficiëntie, GE.

Deze grootte wordt gedefiniëerd als volgt:

$$GE = \frac{dW}{dW + R}$$

(verg. 1.)

Tussenkomsten:  $\checkmark$  vormen de moderne tarwewassen. De totale droge-stofproductie



waarbij  $dW$  de toename in droge stof is over een zekere tijdspanne en  $R$  de geïntegreerde ademhaling over diezelfde periode uitgedrukt in glucose-eenheden. Het valt gemakkelijk in te zien dat  $dW$  de netto produktie is en  $dW + R$  de bruto produktie. Bij de berekening wordt aangenomen, dat de ademhaling in het licht even groot is als in het donker. Het is belangwekkend, dat de numerieke waarde van  $GE$  voor verschillende gewassen in de vegetatieve fase dezelfde is, nl. 0,60 tot 0,65. Voor rijst werd dit gevonden door Tanaka en Yamaguchi (1968) en voor rijst, sojaboon en mais door Yamaguchi (1978). Een en ander leidt tot de slotsom, dat in de vegetatieve fase kennelijk 35% tot 40% van de eens gevormde primaire assimilaten door verademing verloren gaat.

b. Een tweede manier om iets over de orde van grootte van de ademhalingsverliezen aan te geven berust op analyse van uit de plant verdwijnende, eerst via de fotosynthese ingebrachte, radioactieve koolstof. In zulke studies wordt in de regel gevonden, dat binnen 24 uur na assimilatie van een zekere hoeveelheid radioactieve koolstof reeds 25% tot 35% uit de plant verdwenen is. Ryle et al (1976) kwamen zo tot de conclusie dat de omzetting van primair substraat (fotosyntheseprodukten) naar oogstbare droge stof op lange termijn in de regel niet boven de 65% zal uitstijgen. (ook na de eerste 24 uur blijft de plant  $^{14}C$  verliezen, zij het met lage snelheid).

### 3. Het verband tussen ademhaling en groei

#### a. Statistische benadering.

Sedert ongeveer het einde van de jaren zestig heeft een denktrant opgeld gedaan, die veronderstelt dat de ademhaling van hogere planten bestaat uit twee componenten, nl. een groeicomponent, evenredig aan de toename aan nieuw weefsel, en een onderhoudscomponent, evenredig aan de omvang van de reeds aanwezige nog levende droge stof (McCree, 1970). Verschillende auteurs hebben aan dit idee ontleende regressiemodellen beschreven, waarmee meetgegevens over ademhaling, groei en gewicht van de plant werden vereffend. Vrijwel alle gebruikte modellen en symbolen zijn te herleiden tot Thornley's formulering (Thornley, 1976):

$$R = \frac{(1 - Y_g)}{Y_g} dW + mW \quad (\text{verg. 2})$$

waarbij  $R$  de ademhalingssnelheid is in mg C,  $\text{CO}_2$  of glucose per dag,  $Y_g$  het koolstof omzettingsrendement (dus de fractie C die overblijft als nieuw weefsel als een eenheid assimileren de biosynthese passeert) en  $W$  de toename in gewicht van de plant in gram C,  $\text{CO}_2$ - of glucose-equivalenten per dag,  $m$  de onderhoudscoëfficiënt die aangeeft hoeveel gram C,  $\text{CO}_2$ - of glucose per gram drooggewicht (uitgedrukt in C-inhoud,  $\text{CO}_2$  of glucose equivalenten) nodig is voor onderhoud per dag.

Numeriek maakt het niet uit, of men de termen links of rechts uitdrukt in grammen C, of  $\text{CO}_2$ - of glucose-equivalenten; ook het uitdrukken van de ademhaling in glucose-eenheden en van de gewichtsveranderingen in grammen droge stof komt op hetzelfde neer, althans wanneer het koolstof percentage van de droge stof niet al te zeer afwijkt van 40%.

De coëfficiënten van deze regressievergelijking kunnen worden opgelost uit reeksen  $\text{CO}_2$ -balansmetingen (fotosynthese en ademhaling) bij verschillende plantgewichten en verschillende lichtsterkten. Een stationaire toestand tijdens de meting is daarbij essentieel, dat wil zeggen dat er over een periode van 24 uur geen netto toename of afname mag optreden van reservekoolhydraten. Bij niet stationaire toestand wordt de zaak wat ingewikkelder, maar niet geheel onoplosbaar. Een belangrijke, maar niet bewezen aanname is dat de ademhalingsactiviteit in het licht intrinsiek dezelfde is als in het donker.

Statistisch gezien bleek het model redelijk tot goed te voldoen. Dit geeft steun aan de opvatting, dat ademhaling begrepen kan worden als de som van twee componenten.

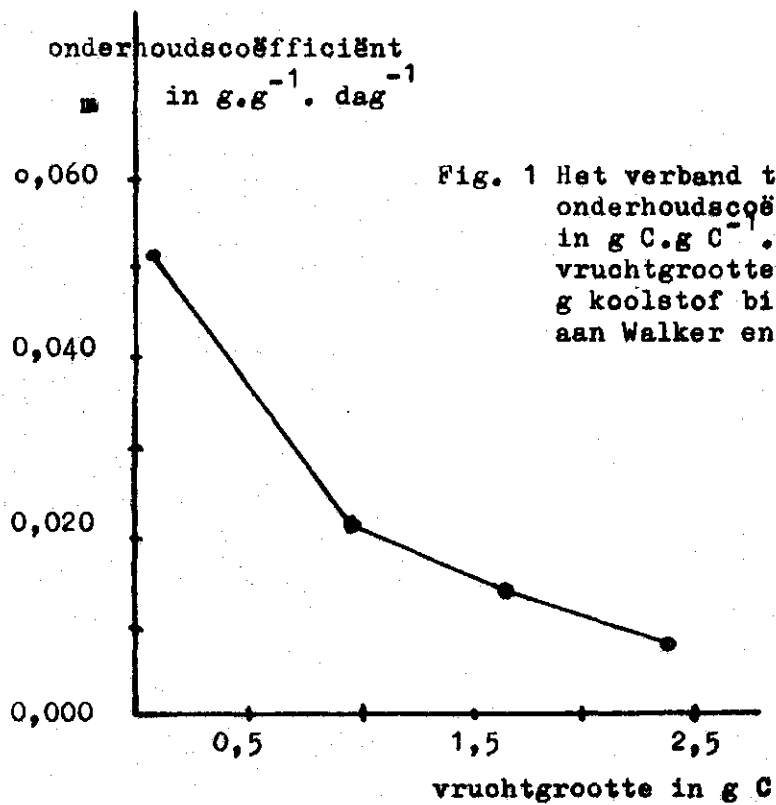
Diverse auteurs vonden, dat bij vegetatieve gewassen de  $Y_g$  veelal om de 0,75 schommelt. Dit houdt dan in, dat ongeveer een kwart van de substraatkoolstof bij de biosynthese van nieuw weefsel verademd wordt. De waarde van  $m$  blijkt bij ongeveer  $20^\circ\text{C}$  te variëren tussen de 0,014 en ongeveer  $0,060 \text{ gC, gC}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ . Dit betekent dat in deze gewassen de koolstofafvoer, samenhangende met onderhoudsademhaling, overeenkomt met 1,4 tot 6,0% per dag van de reeds aanwezige massa koolstof.

Belangrijk is dat bij verandering van temperatuur  $Y_g$  altijd nagenoeg constant bevonden is, terwijl  $m$  sterk temperatuur gevoelig is met een  $Q_{10}$  van ongeveer 2,0.

Binnen eenzelfde gewas kunnen de waarden van  $Y_g$  en vooral van  $m$  van proef tot proef nogal variëren. Dit betekent dat uitkomsten van metingen in "toevallige" en individuele systemen niet zonder meer algemeen geldig geacht kunnen worden. Met deze laatste opmerking is tevens een beperking aangegeven van de statistische benadering van het verband tussen groei

(fotosynthese) en ademhaling.

De grote spreiding in onderhoudscoëfficiënten,  $m$ , hangt vermoedelijk samen met de aanvechtbaarheid van de onderstelling, dat de onderhoudsademhaling een vast percentage zou uitmaken van het reeds aanwezige gewicht van de plant.



Men zal aanvoelen, dat de onderhoudscoëfficiënt van een grote boom anders zal zijn dan van zijn kiemplantje. Evenzo lijkt het duidelijk dat bij een groeiende graankorrel de onderhoudsademhaling niet evenredig zal toenemen met het gewicht, aangezien de gewichtstoename voornamelijk bestaat uit zetmeel en opslag-eiwit. Dit zijn bestanddelen die vermoedelijk geen onderhoud vragen omdat ze na hun vorming verder niet betrokken zijn in de stofwisseling. Een en ander kan ook toegelicht worden aan de hand van uitkomsten van Walker Thornley (1977). Bij tomatenvruchten van verschillende grootteklasse zijn in fig. 1 de berekende onderhoudscoëfficiënten uitgezet tegen de gemiddelde vruchtgrootte van iedere klasse. Uit de figuur blijkt duidelijk, dat de onderhoudscoëfficiënt,  $m$ , een functie is van het gewicht van de tomaat en geen constante.

Ook andere auteurs hebben een vaste onderhoudscoëfficiënt in twijfel getrokken.

Zo toetsten Hole en Barnes (1980) enige aannames betreffende het verband tussen het gewicht van de peulen van erwten ( $w$ , dat toeneemt in de loop van de ontwikkeling) en de onderhoudscoëfficiënt,  $m$ . Ten opzichte van toepassing van verg. 2 in haar oorspronkelijke vorm werd de beste vereffening van groei- en ademhalingscijfers van peulen gevonden, wanneer  $m$  in verg. 2 werd vervangen door:

$$m = b + a/w \quad (\text{verg. 3})$$

Dit verband tussen  $m$  en  $W$  houdt in, dat de onderhoudscoëfficiënt hyperbolisch afneemt met toename in gewicht; eenzelfde verband dus als in fig. 1 getoond werd voor tomatenvruchten.

Er wordt wel gesuggereerd, dat de onderhoudsademhaling per gram eiwit veel constanter is dan per gram drooggewicht (Barnes en Hole, 1978).

Een direkt verband tussen de onderhoudsademhaling per eenheid drooggewicht en de eiwit-inhoud van de erwtenplanten werd echter niet gevonden. Kennelijk is de eiwit-inhoud als zodanig ook geen goede referentiebasis voor onderhoudsademhaling. Vermoedelijk is een deel van de in de zaden opgeslagen eiwitten metabolisch niet actief. Ondanks pogingen tot verfijning van het twee componenten model blijft toch van kracht, dat uitkomsten van individuele systemen niet zo maar algemeen geldig verklaard kunnen worden. Anderzijds kan worden gesteld, dat met de resultaten van de statistische aanpak de orden van grootte van wel en niet groei-gebonden ademhaling goed in kaart zijn gebracht.

### 3b. biochemische benadering

Een geheel andere benadering werd gekozen door Penning de Vries en medewerkers (zie Penning de Vries et al., 1974; Penning de Vries, 1975ch.).

Gebruikmakende van bestaande kennis over de biosynthese van plantaardige produkten berekenden zij de gewichtsrendementen (GR) en de koolzuurafgiftefactoren (KAF) voor de omzettingen van substraat (glucose) naar eindprodukt (eiwitten, vetten, enz.). Het gewichtsrendement geeft aan hoeveel gram van een eindprodukt er gevormd kan worden per gram glucose; de koolzuurafgiftefactor geeft aan hoeveel gram  $\text{CO}_2$  er bij die omzetting vrijkomt.

Tabel 1. Gewichtsrendementen (GR) en koolzuurafgifte factoren (KAF voor de omzettingen van glucose naar eindprodukt; ontleend aan Penning de Vries (1975a) aangevuld met de koolstof percentages in de droge stof van de verschillende chemische fracties en het koolstof omzettingsrendement,  $Y_g$ .

chemische fractie	N-voeding	GR g produkt $\text{g}^{-1}$ glucose	KAF g $\text{CO}_2$ $\text{g}^{-1}$ glucose	%C	$Y_g$ $\text{g}^{\text{g}}\text{C}(\text{produkt})$ $\text{g C}^{-1}(\text{substraat})$
Stikstof houdende bestanddelen	+ $\text{NH}_3$	0,616	0,256	54	0,82
	+ $\text{NO}_3$	0,404	0,174	54	0,54
Koolhydraten		0,826	0,102	45	0,92
Vetten		0,330	0,530	77	0,63
Lignine		0,465	0,292	69	0,80
Organische zuren		1,104	0,050	36	

In tabel 1 zijn voor de vijf belangrijkste groepen organische bestanddelen de waarden van de coëfficiënten bijeengebracht, aangevuld met de globale koolstofpercentages in de droge stof van de eindprodukten en de waarden van het koolstofomzettingsrendement,  $Y_g$  (gram C in eindprodukt per gram C in substraat).

De gewichtsrendementen en de koolzuurafgiftefactoren zijn onafhankelijk van temperatuur en plantensoort. Voorts bleken verschillen in aminozuursamenstelling van eiwitten en verschillen in opbouw van koolhydraten geen invloed te hebben op de waarden van GR en KAF van deze bestanddelen (Penning de Vries et al, 1974). De groeiademhalingscoëfficiënten van Penning de Vries zijn dus volgens de theorie in beginsel universeel toepasbaar. Penning de Vries (1975b) maakte berekeningen van de "kosten" voor onderhoud en transport (op te brengen door ademhaling) op basis van schattingen van energiebehoefte van onderliggende (deel)processen. Een belangrijke reden voor onderhoud is, dat de meeste eiwitten "turn over" vertonen, dat wil zeggen dat ze voortdurend afgebroken en weer opgebouwd worden. Voor heropbouw zijn dezelfde waarden van GR en KAF van toepassing als voor additionele groei.

De gemiddelde snelheid van turn-over bepaalt dus de onderhoudskosten voor het instandhouden van een zekere eiwitinhoud; naar schatting vergt deze onderhoudsterm ongeveer 28 tot 53 mg glucose per gram eiwit per dag bij 25°C. Een tweede belangrijke component van onderhoud betreft het instandhouden van gradiënten van ionen en metabolieten; naar schatting vergt dit 6 tot 10 mg glucose per gram drooggewicht per dag. Beide componenten samen geven een onderhoudscoëfficiënt, uitgedrukt als  $m$ , van ongeveer 0,015 tot 0,025 gC. g C<sup>-1</sup>. dag<sup>-1</sup>. Dit getal is lager dan meestal bij regressie-analyses werd gevonden. Naast de beide genoemde componenten zijn er nog enige andere activiteiten, die men tot het onderhoud zou kunnen rekenen, doch de energiebehoeften daarvan zijn verwaarloosbaar klein.

Volgens de Wit et al (1978) is gebleken, dat de onderhoudsademhaling, berekend op de wijze als hierboven werd aangegeven, te laag is bij hogere lichtsterkten. Daarom onderscheiden deze auteurs een derde onderhoudsterm, die gerelateerd is aan de metabolische activiteit.

Van de onderhoudsbehoefte wordt verondersteld dat deze groter is naarmate er meer "werk" verricht is; kwantitatief uitgedrukt rekent men dat voor de derde onderhoudscomponent 0,04 g glucose nodig is per gram in groei en in groeiademhaling verbruikte glucose.

Voor min of meer gelijksoortige beschouwingen over de energiebehoeften voor groei en onderhoud bij micro-organismen en bij dieren wordt verwezen naar respectievelijk Stouthamer (1975) en Van Es (1975).

#### 4. Toetsing van biochemische afgeleide ademhalingscoëfficiënten.

##### a. groeiademhaling

Wanneer de groeiademhalingscoëfficiënten (KAF) en de gewichtsrendementen (GR) van Penning de Vries in beginsel universeel toepasbaar zijn, dan zijn verdere toetsingen van de betrouwbaarheid van de numerieke waarden der coëfficiënten welkom. Penning de Vries (1975a) gaf reeds voorbeelden van een goede overeenkomst tussen berekende en gemeten (groei)ademhaling. Onderstaande dient ter verdere aanvulling.

Yamaguchi (1978) onderzocht het verband tussen ademhaling en groei van de generatieve organen van gewassen, waarvan de zaden meer of minder sterk verschillen in chemische samenstelling, nl. rijst (koolhydraatrijk, vet- en eiwitarm), mais en soja (eiwit- en vetrijk). Als men aanneemt, dat het gewichtsrendement van substraat (glucose) naar eindprodukt voor elk bestanddeel in alle plantensoorten gelijk is (omdat dezelfde biochemische weggetjes worden gevolgd) kan men zich voorstellen, dat uit metingen van groei en ademhaling een stelsel van drie vergelijkingen (drie gewassen) met drie onbekenden (nl. de gewichtsrendementen voor koolhydraten, eiwitten

en vetten) kan worden opgesteld en opgelost. Zo berekende Yamaguchi een GR voor vetten en koolhydraten van respectievelijk 0.31 en 0.83; nauw overeenkomend dus met de waarden van Penning de Vries in tabel 1. Voor eiwitvorming kwam Yamaguchi tot de volgende vergelijking:

1 g glucose + 1,71 g glutamate (9% N) levert 1,02 g eiwit, terwijl Penning de Vries kwam tot:

1 g glucose + 2,16 g aminozuren (7,6% N) levert 1,78 g eiwit.

Zonder dit detail verder uit te werken zij vermeld, dat de verschillen in eiwitvormingsvergelijkingen tussen de beide auteurs vermoedelijk goeddeels verklaard kunnen worden uit het feit, dat bij Yamaguchi mogelijk een deel van de onderhoudsademhaling verborgen was in de groeiademhaling, terwijl onderhoud dan kennelijk het meest samenhang met de eiwitinhoud.

Een andere aanwijzing voor de goede bruikbaarheid van de groeiademhalingsgetallen van Penning de Vries kan worden afgeleid uit het verband tussen ademhaling en groei van tarwe-aren (Vos, 1981, publicatie in voorbereiding; zie ook Vos 1979). Invulling van de koolzuurafgiftefactoren voor eiwit- en koolhydraatgroei van de korrels leverde een berekende groeiademhalingscoëfficiënt op, die vrijwel nauwkeurig overeen kwam met de gemeten waarde.

Voorts kan nog worden genoemd, dat de berekende groeiademhaling van jonge mais (Penning de Vries, 1975a) een in  $Y_g$  uitgedrukt omzettingsrendement van 0,75 opleverde; dit is dezelfde waarde als veelal gevonden werd in vegetatief materiaal met het twee-componenten-regressiemodel. Het bovenstaande levert de slotsom op, dat voor zover proefondervindelijk toetsbaar, de coëfficiënten van Penning de Vries vrij betrouwbaar lijken.

#### 4b. ademhaling samenhangend met onderhoud en transport

Indien de schattingen voor groei- en onderhoudsademhaling bekend zijn dan vormen de kosten van transport van koolhydraten (en van andere metabolieten) de ontbrekende schakel om de ademhaling van de plant kwantitatief te kunnen berekenen. Bij koolhydraattransport gaat men ervan uit dat het laden en ontladen van het phloeem-en niet het transport op zich - energie vragen. Naar schatting vergt het laden en ontladen respectievelijk 0.08 en 0,04 g glucose per gram verplaatste glucose. (Penning de Vries 1975a).

De vegetatieve organen van tarwe groeien na de bloei nagenoeg niet meer. Wel worden grote hoeveelheden koolhydraten geproduceerd en naar de korrels vervoerd.

Tarwe na de bloei vormt derhalve een geschikt toetsobject om ademhaling, berekend met behulp van de onderhouds- en transportcoëfficiënten van Penning de Vries, te bezien op overeenkomst met werkelijk gemeten waarden. De gemiddelde uitkomsten van een aantal van dergelijke berekeningen staan vermeld in tabel 2.

Tabel 2. De verschillen tussen gemeten- en berekende ademhalingsnelheden van niet-groeiende, vegetatieve organen van tarwe na de bloei; ontleend aan Vos (1981, publicatie in voorbereiding). Voor de berekening van de ademhaling werd gebruikt gemaakt van de ademhalingscoëfficiënten voor onderhoud en transport zoals gegeven door Penning de Vries (1975a; 1975b) en de Wit et al (1978). De cijfers zijn gemiddelden van 5 verschillende proeven. Alle ademhalingsnelheden zijn uitgedrukt in mg glucose  $g^{-1}$  droge stof  $d^{-1}$ .

orgaan	gemeten totale ademhalingsnelheid	berekende totale ademhalingsnelheid	berekende snelheid van de onderhoudsademha
wortels	24,3	5,5	3,4
stengels + bladscheden	5,6	2,8	1,9
bladschijven	18,4	14,3	7,9

Alle ademhalingsnelheden zijn uitgedrukt in mg glucose per gram droge stof per dag. Blijkens deze tabel zijn de gemeten totale ademhalingsnelheden van wortels, van stengels plus bladscheden en van bladschijven gemiddeld respectievelijk 4, 2 en 1,3 maal zo groot als de berekende waarden. De berekende onderhoudsademhaling bedroeg in deze organen respectievelijk 62%, 68% en 55% van de totale berekende ademhaling. Een vergelijking tussen de gemeten totale ademhalingsnelheid van de diverse tarwe-organen met de uit regressies berekende onderhoudscoëfficiënten,  $m$ , leert dat de vermelde meetwaarden niet extreem hoog zijn. Een en ander voert tot de slotsom dat de afwijking tussen berekende waarden en gemeten waarden toegeschreven moet worden aan òfwel het niet goed toepasbaar zijn van de coëfficiënten voor transport en onderhoud, òfwel aan ademhaling van in en op de plant levende organismen. Hoe zo'n ademhalingscomponent van andere organismen zich kwantitatief verhoudt tot de zuivere plant-ademhaling, is onbekend. Uitbreiding van kennis hierover kan van nut zijn. We zijn echter geneigd de eerstgenoemde mogelijkheid een zwaarder gewicht toe te kennen. Het komt ons voor, dat de huidige kennis over energiekosten van onderhouds- en transportprocessen ontoereikend is om de ademhaling voldoende nauwkeurig te kunnen schatten van organen waarin deze processen overheersend zijn.



Vooraf voor wortels geldt, dat het gat tussen de berekende en de gemeten waarde niet te dichten is door enige aanpassing van de gebruikte coëfficiënten. Ook andere onderzoekers meldden relatief hoge ademhalingsnelheden in wortels (Hansen en Jensen, 1977; Hansen, 1979; Yamaguchi, 1978). Kennelijk kunnen er in wortels processen van een andere orde een rol spelen. In dit verband is recent werk van Lambers en medewerkers van belang (Lambers, 1979; zie Lambers en Steingröver, 1978). Deze auteurs vonden in Senecio-soorten onder zekere omstandigheden wortelademhalingsnelheden, die niet verklaarbaar waren gezien de voor groei en transport benodigde energie. Op grond van veel waarnemingen stelden zij een zogenaamd "overloop"-model op. Daarvan is de kern dat, als er in een wortel teveel koolhydraten worden aangevoerd, de teveel gevormde energierijke verbindingen  $\text{NADH}_2$  en ATP (de eigenlijke energie bronnen voor endogene reacties) nutteloos kunnen worden weggewerkt:  $\text{NADH}_2$  kan via de zogenaamde cyanide-resistente ademhalingsketen worden geoxideerd, zonder dat de plant er iets aan heeft behalve enige warmte-ontwikkeling, terwijl een overschot aan ATP gehydrolyseerd kan worden. Zonder verder op details in te gaan, moet wel worden onderstreept dat deze auteurs niet bedoelen dat er simpelweg een "lek" in het systeem zit, waardoor de ademhalings efficiëntie van wortels altijd laag zou zijn.

#### 5. Toepassingen.

Wanneer als het ware de groeiademhaling vast ligt, doordat die in beginsel voor alle planten gelijk is, dan ligt er geen mogelijkheid om tot de opbrengstverhogingen te komen via veredeling op verhoogde efficiëntie van de biosynthese. Een vermindering van de onderhoudsademhaling zou van betekenis zijn voor de plant, zoals uit de volgende berekening blijkt:

Stel dat het gaat om een gewas met een koolstof massa van  $1250 \text{ kg C} \cdot \text{ha}^{-1}$  (=  $2900 \text{ kg droge stof} \cdot \text{ha}^{-1}$ ) met een groeisnelheid van  $100 \text{ kg C} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{dag}^{-1}$  (=  $230 \text{ kg droge stof} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{dag}^{-1}$ ), een omzettingsrendement  $Y_g$  van 0,75 en een niet al te hoge onderhoudscoëfficiënt van  $0,025 \cdot \text{dag}^{-1}$ . Invulling van de getallen in verg. 2 levert een groeiademhaling op van  $33 \text{ kg C}$  of ruim  $80 \text{ kg glucose}$  per ha per dag en een onderhoudsademhaling van  $25 \text{ kg C}$  of ruim  $60 \text{ kg glucose}$  per ha per dag. Volgens deze berekening ontlopen groei- en onderhoudsademhaling elkaar niet veel in orde van grootte. Dat dit voorbeeld niet irreëel is moge blijken uit het feit, dat een berekening van de groei-efficiëntie,  $GE$ , ( $DW / dW + R_g + R_o$ ); waarbij  $R_g$  en  $R_o$  respectievelijk staan voor groei- en onderhoudsademhaling) een waarde van 0,63 oplevert (zie 2a).

Echter, uit hetgeen onder 3b gezegd is, volgt dat verder onderzoek naar de betekenis en de temporegeling van niet aan groei gebonden ademhaling allereerst nodig is. Vervolgens geldt ook dat het niet bekend is of er erfelijke verscheidenheid bestaat in onderhoudsademhaling en dat er geen geschikte schiftingstoetsen voorhanden zijn om deze te kunnen onderkennen.

Wanneer men uitgaat van de geldigheid van de gewichtsrendementen en de koolzuurafgiftefactoren van Penning de Vries, volgt daaruit dat onder overigens gelijke omstandigheden er tussen gewassen altijd opbrengstverschillen zullen bestaan die samenhangen met verschil in chemische samenstelling van de vruchten of zaden.

Tabel 3

De zaadproduktiviteit van enige gewassen in gram zaad per gram glucose en in relatieve eenheden; ontleend aan Sinclair en de Wit (1975)

gewas	gram zaad per gram glucose absoluut	gram glucose relatief
rijst	0,75	100
mais	0,71	95
tarwe	0,71	95
gerst	0,75	100
soyabonen	0,50	67
sesam	0,42	56

In tabel 3, ontleend aan Sinclair en de Wit (1975) en gebaseerd op het werk van Penning de Vries, vindt men hoeveel gram zaad er door enkele gewassen gevormd kan worden uit 100 gram glucose. Deze hoeveelheid neemt af, naarmate er meer koolstof verademd wordt ter dekking van de energiebehoefte van synthese processen (hogere KAF), en naarmate de koolstof in het eindprodukt geconcentreerder aanwezig is (hoger percentage koolstof, zie tabel 1). De relatieve opbrengst van rijst is zo hoog omdat bij de vorming van het hoofdprodukt (zetmeel) weinig koolstof verloren gaat (hoge  $Y_g$ ), terwijl het koolstofpercentage betrekkelijk laag is (ca. 44%). Het omgekeerde is het geval bij sesam: er wordt veel vet gevormd, waarvan de biosynthesekosten relatief hoog zijn (hoge KAF, lage  $Y_g$ ) terwijl de koolstof relatief erg geconcentreerd aanwezig is in het eindprodukt.

Referenties

- Barnes, A. en C.C. Hole, 1978. A theoretical basis of growth and maintenance respiration. *Ann. Bot.* 42: 1217-1221.
- Hansen, G.K., 1979. Influence of nitrogen form and nitrogen absence on utilization of assimilates for growth and maintenance in tops and roots of *Lolium multiflorum*. *Physiol. Plant* 46: 165-168.
- Hansen, G.K. en C.R. Jensen, 1977. Growth and maintenance respiration in whole plants, tops and roots of *Lolium multiflorum*. *Physiol. Plant* 39: 155-164.
- Hole, C.C. en Barnes, A., 1980. Maintenance and growth components of carbondioxide efflux from growing pea fruits. *Ann. Bot.* 45: 295-307.
- Lambers, H., 1979. Energy metabolism in higher plants in different environments. Dissertatie Rijksuniversiteit Groningen. ISBN 90 90000828.
- Lambers, H., en E. Steingröver, 1978. Growth respiration of a flood-tolerant and a flood-intolerant *Senecio* species. *Physiol. Plant.* 43: 219-224.
- McCree, K.J., 1970. An equation for the rate of respiration of with clover plants grown under controlled conditions. In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Proc. IBP/PP Technical Meeting Trebon. PUDOC, Wageningen: 221-229
- Es, A.J.H. van, 1975. Heterotrofe produktie bij dieren. In: G.J. Vervelde (Ed.). Produktiviteit in biologische systemen. PUDOC, Wageningen. ISBN 90 220 0546 1: 105-127.
- Penning de Vries, F.W.T., A.H.M. Brunsting en H.H. van Laar, 1974. Products, requirement and efficiency of biosynthesis; a quant approach. *J. theor. Biol.* 45: 339-377.
- Penning de Vries, F.W.T., 1975a. The use of assimilates in higher plants. In: Photosynthesis and productivity in different environments. Ed. J.P. Cooper. Cambridge University Press, Cambridge: 459-480.
- Penning de Vries, F.W.T., 1975b. The cost of maintenance processes in plant cells. *Ann. Bot.* 39: 77-92.
- Ryle, G.J.A., J.M. Cobby en C.E. Powell, 1976. Synthetic and maintenance respiratory losses of  $^{14}\text{CO}_2$  in unculm barley and maize. *Ann. Bot.* 40: 571-586.
- Sinclair, T.R. en C.T. de Wit, 1975. Photosynthate and nitrogen requirement for seed production by various crops. *Science* 189: 565-567
- Tanaka, A. en J. Yamaguchi, 1968. The growth efficiency in relation to the growth of the rice plant. *Soil Sci. Pl. Nutr.* 14 (3): 110-116.

- Thornley, J.H.M., 1976. Mathematical models in plant physiology  
Academic Press, London, pp 305.
- Vos, J., 1979. Effects of temperature and nitrogen on carbon  
exchange-rates and on growth of wheat during kernel filling.  
In: J.H.J. Spiertz en Th. Kramer, Eds.: Crop physiology and  
cereal breeding. Proc Eucarpia Workshop Wageningen, 14-16 Nov. 1978.  
PUDOC, Wageningen. ISBN 90-220-0705-7: 80+89.
- Walker, A.J. en J.H.M. Thornley, 1977. The tomato fruit: import,  
growth, respiration and carbon metabolism at different fruit  
sizes and temperatures. Ann. Bot. 41: 977-985.
- Wit, C.T. de et la, 1978. Simulation of assimilation, respiration  
and transpiration of crops. Simulation Monographs. PUDOC,  
Wageningen, ISBN 90+220-0601-8, pp 141.
- Stouthamer, A.H., 1975. Heterotrofe produktie bij micro-organismen.  
In: G.J. Vervele (ed). Produktiviteit in biologische systemen.  
PUDOC, Wageningen. ISBN 90 220 0546 1: 78-104.
- Yamaguchi, J., 1978. Respiration and the growth efficiency in  
relation to crop productivity. J. Fac. Agric. Hokkaido Univ.  
(Japan) 59 (1): 59-129.

31e HETEROSTISCUREUS 1980-1981GEWASECOLOGISCHE BEPERKINGEN VAN DE PRODUKTIE

L.J.P. Kupers

InleidingGewas:

Bij de aanvang van dit hoofdstuk ligt het voor de hand om de gebruikte voorschriften te definiëren of op zijn minst te beschrijven. Onder een gewas verstaan we: een verzameling van planten, die met een bepaald doel op een perceel bij elkaar gebracht zijn. Het doel in de landbouwplantenteelt is: de produktie van zoveel mogelijk nuttige droge stof als mogelijk is tegen een zo laag mogelijke besteding aan geldelijk waardeerbare kosten per eenheid. In de akkerbouw in West Europa is het gewas opgebouwd uit planten van èèn soort en meestal van èèn ras. Overigens wordt het gewas begeleid door een aantal soorten van niet met opzet aanwezige planten, die we door hun schadelijkheid zowel voor die ene teelt als voor het systeem van de teelt: onkruiden noemen.

De produktie aan droge stof en hopelijk ook aan nuttige droge stof is behalve van de genetisch bepaalde aard van het ras ook afhankelijk van de groeifactoren, die op de voor het gewas gekozen standplaats in de loop van het groeiseizoen tot uitwerking komen op het genoom van de planten.

Teeltsystemen

Om allerlei redenen worden gewassen in de plantenteelt echter geteeld in het kader van een systeem: een teeltsysteem.

Onder dit begrip verstaan we: de gevolgen van de relaties tussen een gewas en de andere gewassen, die op dezelfde standplaats in opeenvolgende of in voorafgaande teeltperioden zijn ontstaan.

Bedrijfsystemen

Teeltsystemen zijn te onderscheiden van bedrijfssystemen.

Het begrip: bedrijfssysteem heeft betrekking op de bedrijfsvoering en het omvat het stelsel van de relaties die de bedrijfsleiding heeft met zowel de bedrijfs-interne als externe factoren, dat tot keuze en beslissingen voert. Een bedrijfssysteem is derhalve van nog

meer complexe aard dan een teeltsysteem.

De redenen waarom gewassen geteeld worden in het kader van een teeltsysteem zijn nogal divers:

- a. De samenhangen met de continuïteit van het bedrijf: Het telen van meerdere gewassen per jaar per bedrijf vermindert het risico van misoogsten en soms tijdelijk te lage prijzen. Bovendien kan arbeid en kapitaal op een relatief laag niveau maar gespreid in de tijd voordeliger gebruikt worden.

De onder a. niet uitputtend genoemde argumenten geven aan dat een teeltsysteem een intern aspect is van het bedrijfsysteem.

- b. er zijn o.a. voortvloeiend uit a. argumenten aan te voeren waarom men op de beschikbare percelen per bedrijf niet snel tot continu-teelt zal overgaan.

Onder continu-teelt wordt verstaan: de teelt van een gewas in een reeks van aaneensluitende jaren op hetzelfde perceel.

Continu-teelt is overigens mondiaal gezien in de akkerbouw een wijd verbreid teeltsysteem. Ook in de graslandcultuur komt deze vorm op grote schaal voor: het blijvend grasland.

### Vruchtopvolging

Om allerlei redenen zowel van biologische aard als vanuit het bedrijfsysteem telen we gewassen meestal in een vruchtopvolging. Onder een vruchtopvolging verstaan we: een opvolging binnen èèn teeltseizoen of in de achtereenvolgende jaren, van de gewassen op èèn perceel. Strikt genomen is continue-teelt ook een vruchtopvolging.

### Rotatie

Zodra de vruchtopvolging van de opeenvolgende afzonderlijke gewassen op een perceel, bezien over een aantal jaren, een meer of minder duidelijk patroon vertoont, spreekt men van: rotatie.

Een in elke betekenis van het woord klassieke rotatie was en is nog steeds in bepaalde gebieden van de wereld: het drieslagstelsel: wintergraan - zomergraan - braak - wintergraan, enz.. De braakperiode had tot doel om middels grondbewerking de onkruidplanten het leven en overleven onmogelijk te maken. Bovendien werden belangrijke groeifactoren zoals: de watervoorraad in de grond, de uit mineralisatie van de organische stof vrijkomende minerale nutriënten voor het volgende gewas gunstig beïnvloed.

In de moderne plantenteelt wordt, gedwongen door de economische en sociale verhoudingen en mogelijk gemaakt door de invoering van de chemische onkruidbestrijding, de gewasbescherming en de relatief lage prijs van de kunstmest, een teeltsysteem gehanteerd waarin men poogt zoveel mogelijk van die gewassen te telen, die een hoog saldo opleveren. Onder saldo wordt verstaan: bruto-opbrengst in geld per ha, verminderd met de per gewas variabele kosten.

Aangezien de verschillen in de grootte van de saldi van de in aanmerking komende gewassen aanmerkelijk zijn, worden de rotaties steeds korter van duur.

Een tegenwoordig veel voorkomende rotatie in de akkerbouw is bijvoorbeeld: consumptie aardappels-wintertarwe-suikerbieten-zomergraan (zomertarwe of zomergerst) - enz.

De gewasfrequentie is dan voor aardappels en suikerbieten 25% en voor tarwe kan dat oplopen tot 50%.

Het meest extreme voorbeeld is natuurlijk de 1 op 2 teelt van fabrieksaardappelen.

Afgezien van speciale onkruidproblemen die bij dit teeltsysteem gemakkelijk kunnen ontstaan als gevolg van de selectiviteit van de toegepaste chemische onkruidbestrijding, brengt vernauwing van de rotatie een typische problematiek mee, die verder in dit betoog besproken wordt.

#### Veroudering.

De produktiviteit van onze gewassen wordt zoals reeds in eerdere voordrachten is behandeld, voor een zeer groot deel bepaald door hun vermogen om zoveel mogelijk en zo lang mogelijk zonlicht te onderscheppen met groene bladeren. Een aantal teeltmaatregelen zoals zaai- of plantdichtheid, vòòrbehandeling van het pootgoed, voorbereiding van het zaai-bed enz. zijn er o.a. op gericht om de aanvang van de periode van volledige lichtonderschepping zo vroeg mogelijk in het begin van het groeiseizoen te laten beginnen.

Andere teeltmaatregelen zijn er op gericht om het eind van de periode van volledige lichtonderschepping zo lang mogelijk uit te stellen.

De gebruikte term: "zolang mogelijk" moet in dit verband ook begrepen worden in samenhang met het bedrijfsysteem. Echter, planten en dus ook hun groene bladeren zullen om allerlei redenen verouderen. Veroudering gaat vaak gepaard met achteruitgang in fotosynthese-capaciteit, d.w.z. bij ruime voorziening met licht en vocht kunnen zulke verouderende bladeren van het aanbod aan zomerenergie minder goed gebruik maken dan

jongere bladeren. Alhoewel door middel van continue nieuwvorming van bladeren een gewas een tijdlang weerstand kan bieden aan veroudering van het bladapparaat, is deze vorm van verjonging voor de teler niet altijd voordelig.

In de graslandcultuur zijn we erg tevreden met dit proces. In de akkerbouw echter functioneert dit verjongingsproces niet: b.v. bij de granen, of het is onvoordelig: b.v. bij de suikerbiet en bij de aardappels, waar dit proces bekend is als "doorwas".

De teeltmaatregelen voor de afzonderlijke gewassen zijn zo ontwikkeld dat de teler de snelheid van de veroudering van het bladapparaat pooft te beheersen.

Veroudering van het bladapparaat gaat, mits niet gestoord door calamiteiten zoals felle droogte of parasitaire aantasting, gepaard met export uit het ouder wordende blad van op de eerste plaats: fosfaat, maar vervolgens ook van stikstof en kali, ten gunste van de jongste op dat moment nog fel groeiende organen: vullende zaden en knollen maar ook wel: nieuw aangelegd blad.

Een van de teeltmaatregelen om de veroudering van het ouder wordende blad onder contrôle te krijgen, is erop gericht om in de eerste plaats de jonge organen in de plant rechtstreeks te voeden met nutriënten vanuit de wortels en/of de exportverliezen uit de oudere bladeren te verminderen door gelijktijdige import in de oudere bladeren vanuit de wortels.

Voor stikstof en kali is dit laatste proces nog enigszins te beïnvloeden omdat deze nutriënten in de waterstroom naar het worteloppervlak meegevoerd worden.

Fosfaat echter kan in het, bodemvocht slechts over uiterst korte afstand vervoerd worden of "zichzelf vervoeren" (diffusie). Terwille van de opname van fosfaat moet een wortel in de lengterichting groeien naar nog niet "ontgonnen" zones.

Dit vermogen tot wortelgroei, van onze gewassen neemt af met de tijd. De afname van het vermogen tot wortelgroei hangt samen met de ontwikkeling van het gewas: de dominantie van jonge organen zoals groeiende zaden en knollen, die de koolhydraten als het ware naar zich toe te trekken, maar ook met de gevolgen van teeltmaatregelen zoals de gekozen plantdichtheid, de hoogte en tijdstippen van aanwending van de bemesting en de vochtvoorziening.



Uit het voorafgaande volgt een meer algemene regel namelijk dat de veroudering van het bovengrondse deel van de plant o.a. bepaald wordt door twee processen: de snelheid van groei van de jongste organen en de achteruitgang in activiteit van het wortelsysteem.

Het wortelsysteem van de planten en de activiteit daarvan wordt ook bepaald door in de grond uitwendig optredende factoren: bodemtemperatuur, vocht en luchtvoorziening, plaatselijk optredende relatief hoge concentraties aan nutriënten enz.

#### Wortelmilieu en bodemorganismen.

Terugkerend van deze uitweiding over veroudering, naar de effecten van het teeltsysteem op de produktiviteit moet allereerst gesteld worden dat het wortelstelsel van planten niet allèen is in de grond. In veel hogere mate zelfs dan het bovengrondse deel van de plant, leeft het wortelstelsel in een milieu dat er opuit is om organische stof te gebruiken als energiebron om zelf te leven. In principe stamt alle organische stof in de grond uit plantenresten. De organismen in de grond, die geheel of ten dele de benodigde energie voor hun eigen groei en voortbestaan aan de levende plant danken, vormen in de tijd van een groeiseizoen een uiterst snel in omvang en soort wisselende populatie, die in vers gewicht minstens zo groot is als het gewicht van het wortelstelsel.

Wanneer we er van uitgaan dat de dichtheid van de populatie van bodemorganismen, zowel naar soort als naar aantal, gedurende het groeiseizoen sterk fluctueert, dan moeten voor dit verschijnsel oorzaken aan te wijzen zijn. Het ligt voor de hand dat ook voor bodemorganismen van invloed is de seizoensmatige gang van de groeifactoren, die samenhangen met de standplaats: temperatuur, vochtvoorziening, al of niet gaswisseling in de grond, enz. Daarnaast is er een zeer belangrijke bron van oorzaken, die uitgaat van de groei van het wortelstelsel van het gewas, van het gewas als soort en zelfs als ras en <sup>van</sup> allerlei teeltmaatregelen, die de plantenteler ten behoeve van het gewas treft zoals b.v. de plantdichtheid, het tijdstip van zaaien, gewasbeschermingsmaatregelen zoals onkruidbestrijding en bladbescherming.

Uit het voorgaande volgt echter ook dat een modelmatig inzicht, kwalitatief en zeker kwantitatief, over de procesgang van de bodemorganismen in relatie tot de plantenteelt, nog nauwelijks aanwezig is.

Goed bekend is natuurlijk dat de plantenteler in deze populatie van bodemorganismen selecteert, meestal ten nadele van het gewas maar ook wel ten voordele b.v. de relatie van Rhizobiumbacteriën en leguminosen.

Voor al deze organismen geldt dat zij leven van de energie die aan het systeem wordt toegevoerd voornamelijk via de wortels van de planten. Een groot aantal soorten organismen wacht af tot de wortels afgestorven zijn, andere soorten leven op het worteloppervlak om van "lekken" in het wortelstelsel te profiteren, weer andere leven in de wortelschors als vreedzame mycorrhiza's en dan zijn er ook nog soorten die in een directe aanval de wortels als groeiplaats en als energiebron gebruiken, de in onze ogen pathogene organismen.

De schaden, die als gevolg van deze processen optreden, worden langs twee wegen veroorzaakt. Een daarvan is reeds eerder ter sprake gebracht: de versnelde veroudering van de plant als gevolg van een voortijdig vervallen wortelstelsel, die tot een verkorting van de periode met groen, actief blad leidt.

De tweede weg wordt duidelijk wanneer men bedenkt dat in de kiemplant- en jeugdstadia van een gewas, de bovengrondse groei en uitbreiding van de plant gecorreleerd is aan de wortelfunctie. Een zeer vroeg in het groeiseizoen optredende aanval van bodemorganismen leidt vaak tot heftige schade omdat dientengevolge het tijdstip verlaat wordt waarop het gewas een hoge benutting van het licht bereikt. Wanneer men bovendien bedenkt dat in de jeugdstadia van een plant de groei in het algemeen exponentieel verloopt dan kan men zich goed voorstellen dat een vroege in het seizoen optredende aantasting van het wortelstelsel tot een aanmerkelijke schade kan leiden.

Nu is de cultuurplant, mits in handen van een goed plantenteler, niet weerloos. Afgezien van middelen zoals verruiming van de rotatie of zoals geweld b.v. grondontsmetting, zijn er nog meer mogelijkheden om het milieu van de wortels van de cultuurgewassen zodanig in te richten dat de schade zo klein mogelijk blijft. Vele plantensoorten beschikken althans in de vroege stadia van het gewas, over een groot vermogen tot compensatie van de opgelopen verliezen aan wortels.

In tegenstelling met de groeipunten van de stengelachtige organen, zijn de groeipunten van wortels niet gedetermineerd, als gevolg van een fase-overgang of dominantie. Ter verduidelijking: een tarwe-

plant kan slechts zes bladeren per halm maken en slechts èèn aar per halm. Gaan deze organen om een of andere reden verloren, dan is er geen herstel mogelijk.

Het aantal aanwezige groeipunten van een wortelstelsel is in de eerste plaats veel groter dan in het bovengrondse deel van de plant maar bovendien kunnen er zeer veel nieuwe groeipunten "bijgemaakt" worden als er verliezen zouden zijn.

De kunst van een goed plantenteler is nu om dit vermogen tot compensatie van het wortelsysteem, zo goed mogelijk te benutten door middel van gewas- en grondverzorging.

Een tweede mogelijkheid om de meer of minder pathogene organismen onder contrôle te krijgen, langs andere weg dan een serieuze rotatie, is de vergroting van de diversiteit in soorten van bodemorganismen. Verhoging van de diversiteit in soorten kan langs tenminste drie wegen het getalsniveau van de min of meer pathogene organismen drukken:

- a. door middel van concurrentie om de energie uit de niet-levende maar verterende organische stof in de grond
- b. door parasitisme op de min of meer pathogene organismen
- c. door belemmering van de groei in aantal van de schadelijke organismen als gevolg van uitscheiding van stofwisselingsprodukten, die remmend werken op levensfuncties van de pathogene organismen.

Er zijn sterke aanwijzingen dat toevoeging aan de grond van gemakkelijk afbreekbare organische stof; stalmest, groenbemesting, de schade als gevolg van sommige nauwe rotaties aanzienlijk kan reduceren. Het zal duidelijk zijn dat het niet eenvoudig is om langs experimentele weg, precies aan te geven hoe de onder a., b. en c. aangeduide procesgang verloopt.

Tenslotte: het ligt voor de hand dat het optreden van schade aan de productie als gevolg van rotatiekwalen sterker is, naar mate de plant meer belast wordt tengevolge van een ongunstige constellatie van andere groeifactoren zoals: hoge transpiratie, lage of relatief hoge temperatuur, te weinig licht enz.

Conclusie

In de tegenwoordige bedrijfssystemen zijn nauwe rotaties niet te vermijden. Wat wel vermeden kan worden, is dat de schade in produktiviteit buitensporige vormen aanneemt. Het saldo van het gehele teeltsysteem is de toetssteen, waaraan beslist zou moeten worden welke mogelijke maatregelen getroffen moeten worden. Onder maatregelen kan men rekenen: verruiming van de rotatie, chemische bestrijding of vergroting van andere inputs zoals bemesting, beregening enz.

Aanbevolen literatuur:

Baker/Cook

Biological control of plant pathogens

Freeman 1974

Emden, J.H. van

Soil mycoflora in relation to some crop plants

E.P.P.O. / O.E.P.P. bull. 7, 1972

Kupers, L.J.P.

Agronomical aspects of soil-borne pathogens. In:

Soil-borne plant pathogens. Schippers and Gams, ed.

Acad. Press 1979.

Scholte, K. and L.J.P. Kupers

The causes of the lack of self-tolerance of winterrye, grown on light sandy soils. 2. Influence of phytotoxins and soil microflora.

Neth. J. agric. Sci. 26 (1978) pp. 250-266.

NOTA 1118

april 1979

Instituut voor Cultuurtechniek en Waterhuishouding  
Wageningen

Tevens t.b.v.

31e Heterosiscursus 1980-1981

**GEWASPRODUKTIE EN WATERGEBRUIK**

dr. R.A. Feddes

Nota's van het Instituut zijn in principe interne communicatiemiddelen, dus geen officiële publikaties.

Hun inhoud varieert sterk en kan zowel betrekking hebben op een eenvoudige weergave van cijferreeksen, als op een concluderende discussie van onderzoeksresultaten. In de meeste gevallen zullen de conclusies echter van voorlopige aard zijn omdat het onderzoek nog niet is afgesloten.

Bepaalde nota's komen niet voor verspreiding buiten het Instituut in aanmerking

## I N H O U D

	Blz.
I. INLEIDING	1
II. POTENTIËLE PRODUKTIE	2
a. Algemeen	2
b. Theoretische potentiële produktie van een standaardgewas	4
c. Potentiële produktie van een werkelijk gewas	5
III. WERKELIJKE PRODUKTIE	10
IV. PRODUKTIE EN WATERGEBRUIK	14
a. Resultaten van veldproeven	14
b. Fysisch georiënteerde modellen	23
V. SAMENVATTING EN AANBEVELINGEN	33
LITERATUUR	36
LIJST VAN GEBRUIKTE SYMBOLEN	38

## I. INLEIDING

Het is algemeen bekend dat wanneer een gewas als gevolg van watertekorten niet potentiëel kan verdampen er een reductie in de opbrengst optreedt. Er moet dus een verband bestaan tussen de produktie van een gewas en de verdamping. Gesteld dat we dit verband kennen, dan moet het mogelijk zijn om bij een bekend verloop van de verdamping in de tijd het verloop van de produktie met de tijd te berekenen. Effekten van waterbeheersmaatregelen op de produktie zouden dan kunnen worden vastgesteld via de invloed die ze hebben op de verdamping.

Vroeger werden deze effekten vaak gemeten aan de hand van kostbare en veel tijd vergende proefvelden, zoals de grondwaterstands- en grondverbeteringsproefvelden. Met de komst van de computer is het echter mogelijk geworden om genoemde effekten te simuleren met behulp van numerieke modellen.

Een 'model' is een andere term voor een set van vergelijkingen die het fysische systeem beschrijven. Produktiemodellen kunnen erg eenvoudig of erg gecompliceerd zijn. Ze zijn een weergave van de huidige stand van kennis over het plant-produktie systeem. Aangezien hierbij vele aspecten een rol spelen, worden om tot een praktisch werkbaar model te komen dikwijls vereenvoudigde aannamen gedaan. Omdat voor bepaalde aspecten de kennis gering is wordt veel gebruik gemaakt van empirische relaties die ontleend zijn aan veldproeven.

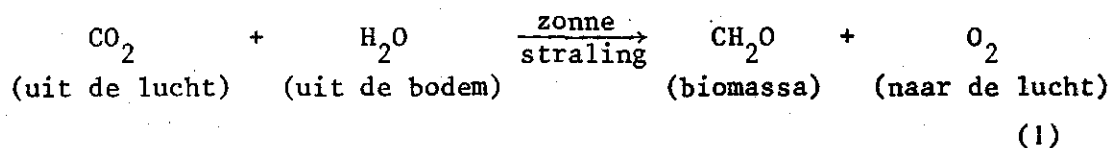
Het onderstaande beoogt een overzicht te geven van een aantal relatief eenvoudige modellen die de invloed van de waterhuishouding op de produktie kunnen voorspellen. Daarbij is de interesse voornamelijk gericht op de totale droge stofproduktie van een gewas.

## II. POTENTIËLE PRODUKTIE

Voor het optimaliseren van de waterhuishouding in een gebied is het in het algemeen van belang om de maximale produktie te kennen die onder de heersende weersomstandigheden met een optimale water- en voedingsstoffenvoorziening kan worden gehaald. In dit hoofdstuk wordt een methode aangegeven om deze maximale, ook wel potentiële produktie genoemd, te berekenen.

### a. A l g e m e e n

Fotosynthese is het proces waarbij stralingsenergie wordt omgezet in chemische energie door de reductie van  $\text{CO}_2$  in de aanwezigheid van  $\text{H}_2\text{O}$  tot carbohydraten,  $\text{CH}_2\text{O}$



Dit proces heeft plaats in de chloroplasten van groene planten. Omdat energie nodig is voor het onderhoud en de groei van de plant wordt een deel van de opgeslagen carbohydraten geoxydeerd om de vereiste energie voor het respiratieproces (omgekeerde proces van verg. 1) te krijgen. Het verschil tussen bruto fotosynthese en ademhaling wordt de netto fotosynthese genoemd.

In het algemeen kunnen drie processen worden aangemerkt die van belang zijn voor de netto fotosynthese, namelijk diffusie, fotochemische en biochemische processen.

Door d i f f u s i e wordt het  $\text{CO}_2$ -transport van de buitenlucht door de huidmondjes en vervolgens naar de chloroplasten in het bladmesofyl geregeld. Bij normale temperaturen hangt dit diffusieproces af van het verschil in  $\text{CO}_2$ -concentratie buiten, ( $C_z$ ), en binnen, ( $C_0$ ) het blad. Bij het  $\text{CO}_2$ -transport moeten dezelfde weerstanden worden overwonnen als bij de diffusie van waterdamp, die plaats vindt in omgekeerde richting. Dit zijn de aerodynamische weerstand tussen de lucht en het effectieve bladoppervlak,  $r_a$ , en de weerstand voor moleculaire diffusie door de huidmondjes,  $r'_s$ . Bij het  $\text{CO}_2$ -transport moet



nog de extra weerstand tengevolge van de diffusie door de mesofylcellen,  $r'_m$ , worden overwonnen. Van dit laatste transport wordt aangenomen dat ze in de vloeibare fase plaats vindt. De diffusieweerstanden voor het gasvormig  $\text{CO}_2$ -transport,  $r'_s$ , zijn te relateren aan de diffusie voor  $\text{H}_2\text{O}$ -transport,  $r_s$ , door middel van de verhouding van hun diffusiecoëfficiënten:  $r'_s/r_s \approx D_{\text{CO}_2}/D_{\text{H}_2\text{O}} = 1,8$ . Onder stationaire omstandigheden kan het diffusieproces van  $\text{CO}_2$ , dus analoog aan de diffusie van  $\text{H}_2\text{O}$  worden beschreven als

$$P = \frac{C_z - C_0}{r_a + 1,8r_s + r'_m} \quad (\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}) \quad (2)$$

waarin P de fotosynthese snelheid,  $C_z$  en  $C_0$  respectievelijk de  $\text{CO}_2$  concentraties ( $\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$ ) buiten en binnen het blad,  $r_a$  is aerodynamische weerstand ( $\text{s} \cdot \text{m}^{-1}$ ) voor waterdamptransport tussen lucht en blad,  $r_s$  is diffusieweerstand ( $\text{s} \cdot \text{m}^{-1}$ ) voor waterdamptransport door huidmondjes en  $r'_m$  is diffusieweerstand ( $\text{s} \cdot \text{m}^{-1}$ ) voor  $\text{CO}_2$ -transport door het mesofylweefsel.

Lage lichtintensiteiten en  $\text{CO}_2$ -concentraties kunnen het diffusieproces indirect beïnvloeden door de sluiting van de huidmondjes, waarbij  $r_s$  (en  $r'_m$ ) toenemen.

De f o t o c h e m i s c h e processen zijn verantwoordelijk voor de reductie van  $\text{CO}_2$  tot  $\text{CH}_2\text{O}$  onder invloed van licht (0,4-0,7  $\mu\text{m}$ ).

De b i o c h e m i s c h e processen zorgen voor de chemische reductie van  $\text{CO}_2$  en zijn sterk temperatuurafhankelijk.

Daar de fotosynthese of groeisnelheid van een gewas wordt beïnvloed door factoren als zonnestraling, temperatuur, water, voedingsstoffen, zuurstof en koolzuur, kan potentiële groei alleen worden bereikt wanneer al deze factoren in voldoende mate beschikbaar zijn. Potentiële groei hangt dan alleen nog af van de groeicapaciteit van de plant. Wanneer één van genoemde groeifactoren in beperkte mate aanwezig is wordt de groeisnelheid en uiteindelijk de produktie gelimiteerd. Een en ander kan worden geïllustreerd aan de hand van fig. 1, waarin de gemeten groeisnelheid van een apart komkommerblad wordt gegeven in relatie tot de lichtintensiteit bij een limiterende

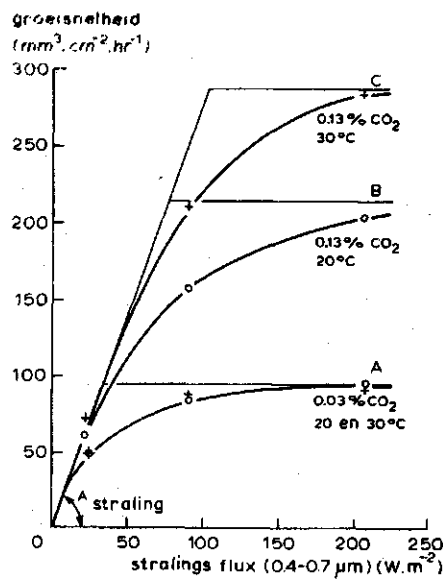


Fig. 1. Groeisnelheid van een komkommerblad in afhankelijkheid van de lichtintensiteit voor een limiterende (0,03%) en een verzadigings (0,13%) CO<sub>2</sub>-concentratie bij twee verschillende temperaturen. Voor curve A is de limiterende faktor CO<sub>2</sub>, voor curve B de temperatuur en voor curve C de lichtintensiteit (naar Gaastra, 1963)

(0,03%) en een niet-limiterende verzadigde CO<sub>2</sub>-concentratie (0,13%). Onder de omstandigheden van curve A limiteert de CO<sub>2</sub>-diffusie de fotosynthese. Een toename van de CO<sub>2</sub>-concentratie tot verzadiging levert curve B. Hier is de temperatuur de limiterende faktor, zodat een toename in de temperatuur van 10°C een sterke toename in de fotosynthese bewerkstelligt (curve C).

#### b. Theoretische potentiële produktie van een standaardgewas

De bruto fotosynthese van een gewas kan in theorie worden berekend met een model ontwikkeld door DE WIT (1965) waarin de stand van de zon, de bewolgingsgraad, de architectuur van het gewas en de fotosynthesefunctie van de afzonderlijke bladeren zijn verdisconteerd. Er van uitgaande dat het zichtbare licht (0,4-0,7 μm) de belangrijkste

ste produktiefactor is, berekent De Wit de produktie van een zogenaamd 'standaardgewas' op heldere en bewolkte dagen voor iedere afzonderlijke dag en plaats. Een standaardgewas wordt gedefinieerd als een gewas met een bladoppervlakte-index  $I = 5$  (5 ha bladeren op 1 ha grondoppervlak) dat volledig is voorzien van water, mineralen en stikstof met een aerodynamische weerstand  $r_a = 50 \text{ s.m}^{-1}$ . De resultaten van De Wit's berekeningen kunnen worden geïllustreerd aan de hand van fig. 2, die voor Nederland ( $52^\circ \text{N}$ ) de verdeling van de lichtenergie op heldere dagen ( $R_c$ ) over het jaar laat zien. De lichtenergie op bewolkte dagen wordt op  $0,2 R_c$  gesteld. Met behulp van deze aanname en bepaalde stralings- en bladfunctieverdelingen in het gewas, berekende De Wit (zie fig. 1 en tabel 1) produktiesnelheden voor heldere dagen,  $P_c$ , en bewolkte dagen,  $P_o$ . Uit fig. 1 blijkt dat  $P_o \approx 0,5 P_c$ . De bruto produktiesnelheid van een standaardgewas,  $P_{st}$ , op een willekeurige dag wordt gevonden als

$$P_{st} = \Lambda P_o + (1 - \Lambda) P_c \quad (\text{kg.ha}^{-1}.\text{dag}^{-1}) \quad (3)$$

waarin  $\Lambda$  de fraktie van de hemel is die op die dag door bewolking bedekt is. De waarde van  $\Lambda$  kan worden bepaald via schattingen van de bewolgingsgraad of via de uitdrukking

$$\Lambda = \frac{R_c - R}{0,8 R_c} \quad (-) \quad (4)$$

waarin  $R$  ( $\text{W.m}^{-2}$ ) de stralingsflux in het golflengtegebied van  $0,4\text{-}0,7 \mu\text{m}$  is. Bij goede benadering geldt dat  $R = 0,5 R_s$ , waarin  $R_s$  de kortgolvlige inkomende stralingsflux is.

#### c. P o t e n t i ë l e p r o d u k t i e v a n e e n w e r k e l i j k g e w a s

Onder werkelijke condities in het veld kunnen de produktiesnelheden van tabel 1 niet worden gehaald. Deze moeten worden gecorrigeerd vanwege de volgende oorzaken (RIJTEMA en ENDRÖDI, 1970; FEDDES, 1971; FEDDES e.a., 1978):

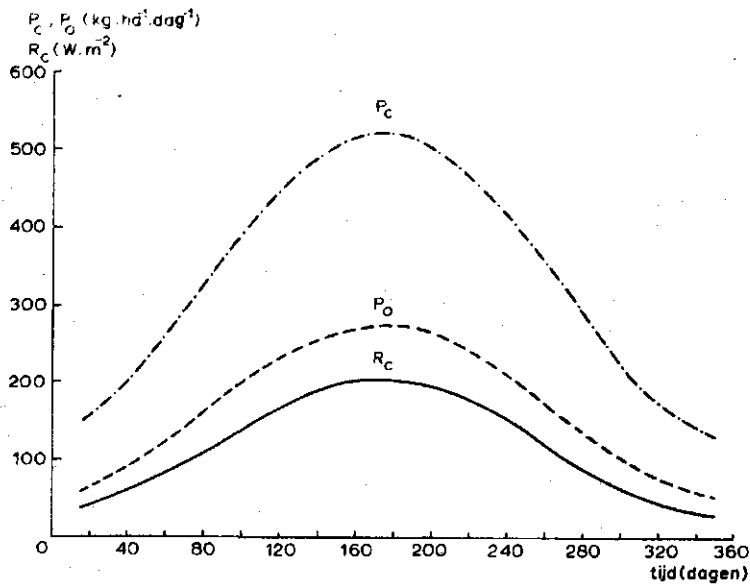


Fig. 2. Jaarlijkse variatie van de bruto fotosynthesesnelheid op  $52^{\circ}\text{N}$  breedte (Nederland) van een 'standaardgewas' op heldere dagen ( $P_c$ ) en op bewolkte dagen ( $P_o$ ), en van de lichtintensiteit op heldere dagen ( $R_c$ ) (afgeleid van De Wit, 1965)

Tabel 1. Dagelijkse totalen stralingsflux ( $0,4-0,7 \mu\text{m}$ ) op heldere dagen  $R_c$  ( $\text{W.m}^{-2}$ ), produktiesnelheden op heldere dagen  $P_c$  en op onbewolkte dagen  $P_o$  ( $\text{kg.ha}^{-1}.\text{dag}^{-1}$ ) voor een standaardgewas in Nederland ( $52^{\circ}\text{N}$ ) bij  $r_a = 50 \text{ s.m}^{-1}$ , afgeleid van De Wit (1965)

Tijdstip dag	15/1 15	15/2 46	15/3 75	15/4 106	15/5 136	15/6 167	15/7 197	15/8 228	15/9 259	15/10 289	15/11 320	15/12 350
$R_c$	30,2	57,4	94,4	142,8	181,6	201,2	194,4	163,6	117,8	73,2	39,6	25,4
$P_c$	130,8	208,6	298,8	403,8	484,6	526,4	511,8	445,6	349,6	247,0	157,2	113,8
$P_o$	51,8	92,0	142,8	203,0	249,8	273,6	265,0	227,2	172,0	113,2	64,6	43,0

A d e m h a l i n g. De verliezen tengevolge van ademhaling bedragen tussen 20 en 50% van de bruto potentiële produktie. SIBMA (1968) vond uit veldproeven dat een gewas vanaf het tijdstip dat de grond volledig bedekt is tot het rijpingsstadium, gemiddeld  $225 \text{ kg droge stof.ha}^{-1}.\text{dag}^{-1}$  produceert. Daar de bruto produktiesnelheid ongeveer

320 kg.ha<sup>-1</sup>.dag<sup>-1</sup> is, bedraagt het ademhalingsverlies ongeveer 30%. De laagste ademhalingsverliezen die in de literatuur te vinden zijn bedragen ongeveer 20%. Dus om rekening te houden met ademhalingsverliezen moet de bruto potentiële produktiesnelheid,  $P_{st}$ , vermenigvuldigd worden met een respiratiefactor  $\phi_r$ . Bedraagt het ademhalingsverlies bijvoorbeeld een faktor 0,3 dan is  $\phi_r = 1 - 0,3 = 0,7$ .

**T e m p e r a t u u r.** De fotosynthese hangt af van de temperatuur. Deze invloed kunnen we kwantificeren door de introductie van een faktor  $\alpha_T$  (fig. 3). Deze faktor geeft het limiterende effect van de temperatuur op de groei weer. Bij optimale greeitemperatuur is  $\alpha_T = 1$ . Dus vermenigvuldiging van  $P_{st}$  met  $\alpha_T$  geeft de correctie voor luchttemperaturen die afwijken van het optimum

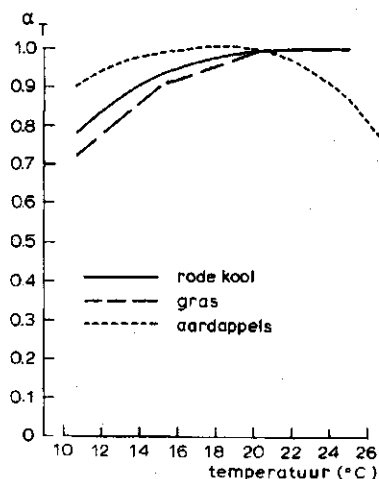


Fig. 3. Invloed van de temperatuur op de fotosynthese van rode kool, gras en aardappelen, gekarakteriseerd met de temperatuurfactor  $\alpha_T$  (naar Feddes e.a., 1978)

**B o d e m b e d e k k i n g.** Gedurende het eerste gedeelte van het groeiseizoen vindt fotosynthese alleen plaats via het gedeelte van de bodem dat door het gewas bedekt is,  $S_c$ . Vermenigvuldiging van  $P_{st}$  met  $S_c$  geeft de correctie voor de bodembedekking (fig. 4).

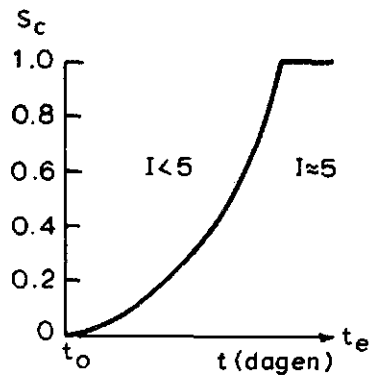


Fig. 4. Voorbeeld van de verandering in bodembedekking  $S_c$  van een gewas met de tijd  $t$ ;  $I$  = bladoppervlakte-index (naar Feddes e.a., 1978)

Geogst e produkt. Bruto potentiële produktiesnelheden worden berekend voor de totale plant, dus voor spruit plus wortels. Wanneer men alleen geïnteresseerd is in de droge stofproduktie van bijvoorbeeld de bovengrondse delen moet men corrigeren voor de hoeveelheid wortels. Dit kan door een top/(top + wortel) verhoudingsparameter,  $\beta_h$ , in te voeren (fig. 5). Deze verhouding kan ook worden geïnterpreteerd als de fraktie geogst produkt/totaal gewas. De nadruk wordt er op gelegd dat  $\beta_h$  gedurende het groeiseizoen aanzienlijk kan variëren. In het voorjaar vormen de wortels het grootste gedeelte van de plant, terwijl dit zich later wijzigt ten gunste van de spruit.

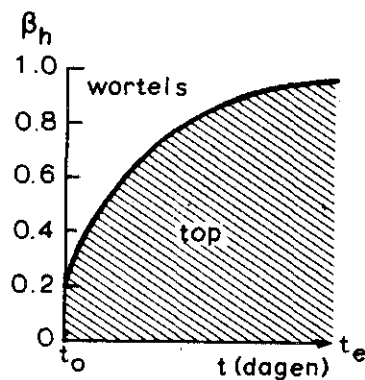


Fig. 5. Voorbeeld van de verandering in de scheut/(scheut + wortel) parameter  $\beta_h$  van een gewas met de tijd  $t$  (naar Feddes e.a., 1978)

Voor een uitvoerig kwantitatief overzicht van bovengenoemde factoren bij diverse gewassen wordt verwezen naar FEDDES e.a. (1978). Samenvattend kunnen we voor de potentiële produktiesnelheid van een werkelijk gewas  $\dot{q}_{pot}$  schrijven:

$$\dot{q}_{pot} = P_{st} \cdot \phi_r \cdot \alpha_T \cdot S_c \cdot \beta_h \quad (\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{dag}^{-1}) \quad (5)$$

Substitutie van verg. (3) in verg. (5) levert:

$$\dot{q}_{pot} = \left[ \Lambda P_o + (1 - \Lambda) P_c \right] \cdot \phi_r \cdot \alpha_T \cdot S_c \cdot \beta_h \quad (\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{dag}^{-1}) \quad (6)$$

Het is duidelijk dat verg. (6) een sterk vereenvoudigde schematisering van de werkelijkheid is. Onlangs is door DE WIT e.a. (1978) het model BACROS (basic crop simulator) ontwikkeld, dat de potentiële groeisnelheid van een gewas in detail simuleert. Voor een kwalitatieve beschrijving, zie DE WIT (1978). In dit model wordt de transpiratie en de fotosynthese van de afzonderlijke bladeren berekend over verschillende lagen binnen een gewas. De centrale toestandsvariabelen zijn de hoeveelheid reserves en het watergehalte van het gewas; de voornaamste sturende variabelen zijn de weersgegevens. In het programma worden als ijking onder andere gemeten waarden van het spruit- en het wortelgewicht gebruikt. De bodem wordt op veldcapaciteit gehouden. Transport van water in de grond wordt buiten beschouwing gelaten. De consequenties van het gebruik van een dergelijk relatief gedetailleerd model is dat nogal wat invoergegevens nodig zijn.

## III. WERKELIJKE PRODUKTIE

Voor de beschrijving van de werkelijke produktie van een gewas is een aantal modellen ontwikkeld. Het onderstaande geeft een kort overzicht van deze modellen.

W e e r s t a n d e n m o d e l. Door RIJTEMA en ENDRÖDI (1970) is met behulp van verg. (2) een formulering voor de produktiesnelheid van een gewas ontwikkeld voor omstandigheden afwijkend van  $r_a = 50 \text{ s.m}^{-1}$ . Indien voor het standaardgewas met  $r_a = 50 \text{ s.m}^{-1}$  en optimale aanvoer van water geldt dat  $r_s = 0$  en  $r' = 440$  dan is overeenkomstig verg. (2) de uitdrukking voor de produktiesnelheid van een standaardgewas:

$$P_{st1} = \frac{\Delta_1 \text{ CO}_2}{50 + 0 + 440} \quad (\text{kg.ha}^{-1}.\text{dag}^{-1}) \quad (7)$$

waarin  $\Delta_1 \text{ CO}_2$  het concentratieverschil ( $\text{kg.m}^{-3}$ ) in  $\text{CO}_2$  binnen en buiten het gespecificeerde gewas is.

Voor het standaardgewas onder werkelijke condities (= afwijkende  $r_a$ ) geldt:

$$P_{st2} = \frac{\Delta_2 \text{ CO}_2}{r_a + 1,8 r_s + r'_m} \quad (\text{kg.ha}^{-1}.\text{dag}^{-1}) \quad (8)$$

Aannemende dat  $\Delta_1 \text{ CO}_2 = \Delta_2 \text{ CO}_2$ , geeft deling van verg. (8) door verg. (7) en herschrijven:

$$P_{st2} = \frac{490}{r_a + 1,8 r_s + r'_m} P_{st1} \quad (9)$$

Om nu tot de werkelijke groeisnelheid van een willekeurig gewas te komen voeren RIJTEMA en ENDRÖDI (1970) naast de werkelijke bodembedekking,  $S_c$ , een reductiefactor,  $\alpha_{ph}$ , in, waarin het totale effect van ademhalingsverliezen, temperatuurverandering van bladeren, etc. in verdisconteerd is. Dit leidt dan voor de snelheid van de totale droge stofproduktie tot:

$$\dot{P} = \frac{490}{r_a + 1,8 r_s + r'_m} \cdot P_{st} \cdot \alpha_{ph} \cdot S_c \quad (\text{kg.ha}^{-1}.\text{dag}^{-1}) \quad (10)$$



waarin  $\dot{P}$  de produktiesnelheid van het totale gewas (boven- en ondergrondse delen te samen) is.

Model C R O P R. Dit model is ontwikkeld door FEDDES e.a.

(1978) en beschrijft de groeisnelheid  $\dot{q}_{act}$  als een niet-rechthoekige hyperbolische funktie van de groeifactor water,  $w$ , volgens de vergelijking:

$$\left(1 - \frac{\dot{q}_{act}}{Aw}\right) \left(1 - \frac{\dot{q}_{act}}{\dot{q}_{pot}}\right) = \xi \quad (11)$$

waarin  $A$  de maximale efficiëntie van een plant voor water is en  $\xi$  een mathematische flexibiliteitsconstante, waarbij  $\xi \ll 0$  bijvoorbeeld  $\xi \rightarrow 0,01$ . Bij de parameter  $w$  moet gedacht worden aan het watergebruik door de plant, dus bijvoorbeeld de verdampingssnelheid. Hierop wordt later nader ingegaan. Een grafische afbeelding van verg. (11) is weergegeven in fig. 6 (vergelijk ook fig. 1). De groeicurve wordt hier begrensd door twee asymptoten  $l$  en  $p$ . De lijn  $l$  laat een recht-evenredige toename van de groeisnelheid zien met een toename van de groeifactor water en is dus een indicatie van de produktiviteit van het gewas voor water. Dus voor  $\xi \rightarrow 0$ ,  $\dot{q}_{act} \rightarrow A.w$ . Lijn  $p$  in fig. 3 vertegenwoordigt het produktieniveau bij een voldoende aanvoer van de groeifactor water, maar bij een maximaal produktieniveau dat wordt gelimiteerd door de andere groeifactoren te samen. Voor  $\xi \rightarrow 0$ ,  $\dot{q}_{act} \rightarrow \dot{q}_{pot}$ . Zoals we hebben gezien in (verg. 6) zijn in dit potentiële produktieniveau de effecten van werkelijke zonneshijn, luchttemperatuur, ademhalingsverliezen en bodembedekking verdisconteerd. Uit fig. 3 is ook te zien dat de minimale hoeveelheid water die nodig is om potentiële groei te verkrijgen wordt weergegeven door het snijpunt van de lijnen  $l$  en  $p$ .

Na vermenigvuldiging en herschrijven kan verg. (11) worden geschreven als:

$$\dot{q}_{act}^2 - \dot{q}_{act}(\dot{q}_{pot} + Aw) + Aw \dot{q}_{pot}(1 - \xi) = 0 \quad (12)$$

met voor de twee asymptoten de vergelijkingen

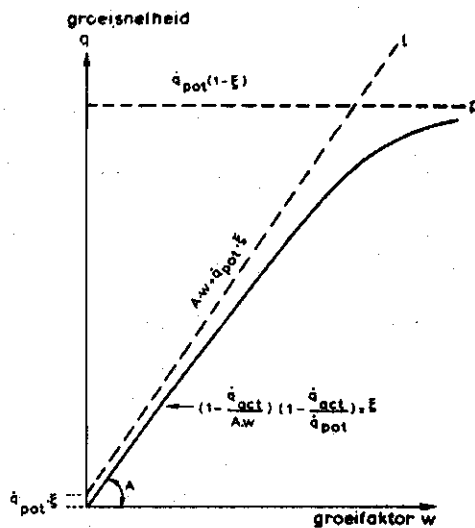


Fig. 6. Werkelijke groeisnelheid  $\dot{q}$  beschreven als een niet-rechthoekige hyperbolische functie van de groefactor water  $w$ , welke begrensd wordt door de asymptoten  $l$  en  $p$  (naar Feddes e.a., 1978)

$$\dot{q}_{act} = \dot{q}_{pot}(1 - \xi) \quad (13)$$

$$\dot{q}_{act} = Aw + \dot{q}_{pot} \xi \quad (14)$$

Verg. (12) is van het type

$$ax^2 + bx + c = 0$$

Omdat de voorwaarde geldt dat  $0 < \dot{q}_{act} \leq \dot{q}_{pot}$ , is slechts één van de oplossingen geldig, namelijk

$$x_1 = \frac{-b - \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a}$$

De oplossing van verg. (12) wordt dan

$$\dot{q}_{act} = \frac{A}{2} w + \frac{\dot{q}_{pot}}{2} - \frac{1}{2} \left[ (\dot{q}_{pot} + Aw)^2 - 4 \dot{q}_{pot} Aw(1 - \xi) \right]^{\frac{1}{2}} \quad (15)$$

In verḡ. (15) worden de grootheden A en  $\xi$  constant genomen gedurende het groeiseizoen. Volgens FEDDES e.a. (1978) is een redelijke waarde voor  $\xi \approx 0,01$ .

Wanneer we werken met opeenvolgende gescheiden intervallen van 1 dag moet verg. (15) geëvalueerd worden voor de dagen afzonderlijk. De uiteindelijke produktie  $Q_{act}$  kan dan worden berekend als de som van de dagelijkse groei over het groeiseizoen. Indien i een willekeurige dag van de groeiperiode is ( $i = 1, 2, 3, \dots, n$ ) dan geldt:

$$Q_{act} = \sum_{i=1}^n \dot{q}_{act}^i \cdot \Delta t \quad (16)$$

Op eenzelfde manier kan de potentiële produktie worden berekend als

$$Q_{pot} = \sum_{i=1}^n \dot{q}_{pot}^i \cdot \Delta t \quad (17)$$

waar in beide vergelijkingen  $\Delta t$  een periode van 1 dag voorstelt.

## IV. PRODUKTIE EN WATERGEBRUIK

De relatie tussen produktie en watergebruik is de laatste jaren aan intensief onderzoek onderworpen geweest. Voor een recent overzicht van waterbehoefte van gewassen en hun toepassing in irrigatieschema's, zie DOORENBOS en PRUITT (1977).

In het onderstaande worden de volgende termen voor het watergebruik aangehouden. De term 'evapotranspiratie',  $ET$ , wordt gereserveerd voor het totale waterverlies naar de atmosfeer per eenheid van grondoppervlak; 'evaporatie',  $E_g$ , voor het waterverlies van kale grond;  $E_o$ , voor een vrij wateroppervlak; en 'transpiratie',  $T$ , voor het waterverlies door een plantendek.

In de praktijk wordt de relatie produktie - watergebruik dikwijls op verschillende manieren geïnterpreteerd. Zo wordt totale droge stofproduktie vaak uitgezet tegen evapotranspiratie, transpiratie, hoeveelheid toegediend irrigatie- of beregeningswater, beschikbaar bodemvocht, of beschikbaar bodemvocht + neerslag + watergift, etc. Daarbij worden dan allerlei soorten verbanden gevonden die moeilijk generaliseerbaar zijn. Hetzelfde geldt in sterke mate wanneer een gedeelte van de droge stofproduktie, het uiteindelijk geoogste produkt (b.v. graan, aardappels), tegen genoemde variabelen wordt uitgezet. Een moeilijkheid daarbij is dat een nauwkeurige vaststelling van bijvoorbeeld evapotranspiratie (waterverlies door gewas + grond!) of effectieve watergift onder veldomstandigheden veel problemen geeft. Dit houdt in dat in de literatuur relatief weinig goede experimenten beschreven zijn waarbij òn de produktie òn het watergebruik met voldoende nauwkeurigheid zijn gemeten.

In het vervolg wordt allereerst ingegaan op resultaten van veldproeven waar produktiefuncties nauwkeurig bepaald zijn. Daarna wordt aandacht geschonken aan formules die op een min of meer fysische afleiding van de relatie produktie - watergebruik berusten.

## a. R e s u l t a t e n v a n v e l d p r o e v e n

Ten einde een methodologie te ontwikkelen om gewasopbrengsten te voorspellen onder verschillende bodemvocht- en zoutomstandigheden,

zijn onder andere in de USA op 4 plaatsen (Davis, Fort Collins, Logan en Yuma) gelijksoortige onderzoeken gedaan naar de effecten van irrigatieregimes en verzouting op de opbrengst van mais (STEWART e.a. 1977). In de fig. 4 tot 7, die betrekking hebben op de veldproeven in Davis zijn de belangrijkste resultaten en tendenties weergegeven.

In fig. 7 is de totale droge stofproduktie van mais uitgezet tegen de evapotranspiratie gedurende het groeiseizoen van velden die een verschillende irrigatieregime en waterkwaliteitsbehandeling hebben ondergaan. Op het nul-object (III - WQ<sub>0</sub>) werd een regressie-analyse toegepast, resulterend in de getrokken lijn van fig. 7.

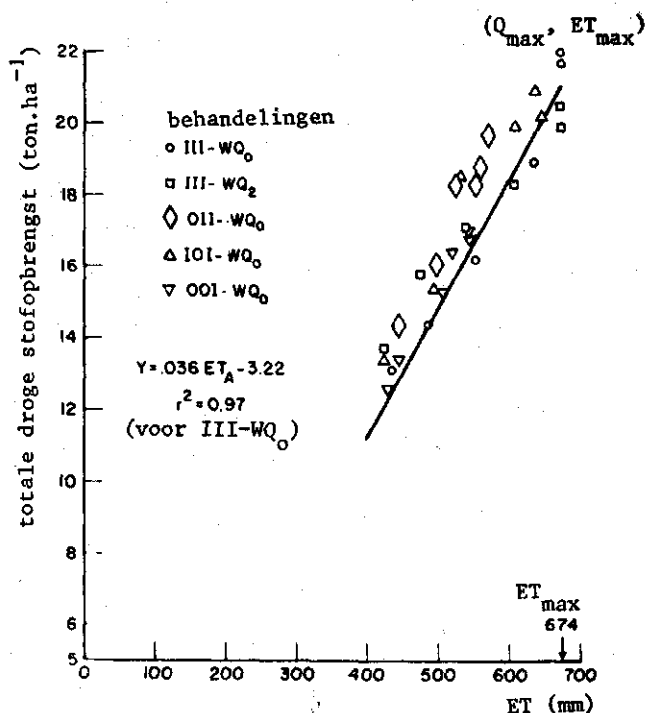


Fig. 7. Droge stofopbrengst van mais in Davis in 1974 als functie van de totale evapotranspiratie gedurende het groeiseizoen bij verschillende irrigatieregimes en waterkwaliteit. Irrigatieregime III geeft aan dat voldoende water werd gegeven gedurende alle groeistadia. De variant IOI betekent dat voldoende water werd gegeven gedurende groeistadium 1 (vegetatief) en groeistadium 3 (afrijping) maar niet tijdens groeistadium 2 (bloei). Zo betekent OOI dat alleen water werd gegeven gedurende groeistadium 3. Water van goede kwaliteit is aangeduid met WQ<sub>0</sub> (nul-object), water van slechte kwaliteit met WQ<sub>2</sub>, i.e. geleidbaarheid van 2 mmhos.cm<sup>-1</sup> (naar Stewart e.a., 1977)

Deze lijn heeft een variantie ( $r^2$ ) die inhoudt dat 97% van de variatie in totale droge stofproductie verklaard wordt door veranderingen in evapotranspiratie. De regressiecoëfficiënt (0,036) geeft een produktierespons van 36 kg droge stof per ha-mm evapotranspiratie. Uit fig. 7 blijkt verder dat bij ieder evapotranspiratieniveau alle irrigatieregimes dezelfde droge stofopbrengsten geven.

Dit geldt tevens voor de verschillende zoutbehandelingen. Een en ander leidt tot de conclusie dat noch het tijdstip van de irrigatie, noch de zoutfactoren de droge stofproductie beïnvloeden. Het is duidelijk dat het primaire effect van het zout is dat de wateropname door het gewas wordt gereduceerd en wel op dezelfde manier als een watertekort zou doen.

In fig. 8 is de korrelopbrengst uitgezet tegen de evapotranspiratie. Ook hier zien we, net als in fig. 7, een sterk lineair verband ( $r^2 = 0,98$ ). Het achterwege laten van een irrigatiegift in de bloeiperiode (101) resulteert in een relatief grotere reductie in graanopbrengst dan in droge stofproductie.

Uit de fig. 7 en 8 blijkt dat het verlengde van de lijnen niet

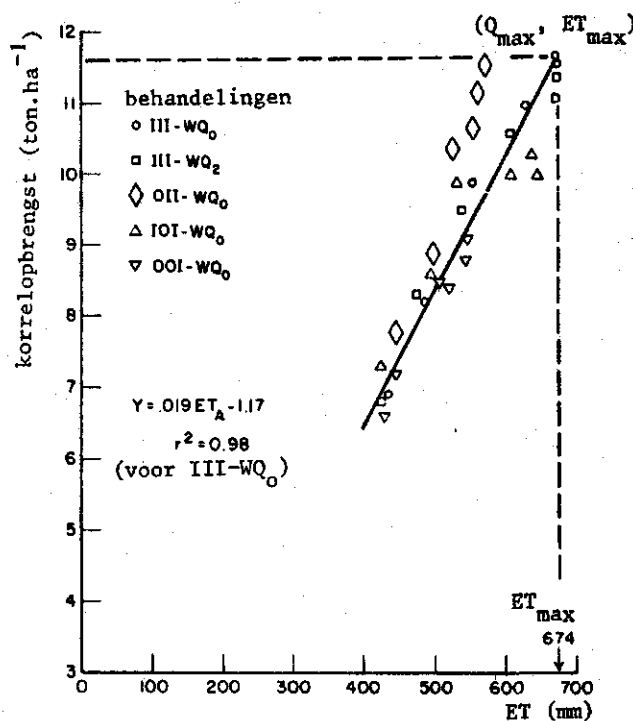


Fig. 8. Als fig. 7, maar dan voor de korrelopbrengst (naar Stewart e.a., 1977)

door de oorsprong gaat (let op dat verticale as niet bij 0 begint!). Het snijpunt van de lijn met de horizontale as geeft de evaporatie, welke voornamelijk optreedt in het begin van het groeiseizoen. Als oorsprong van genoemde regressielijnen zou kunnen gelden dat punt waar het evapotranspiratiedeficit nul is, dus het punt ( $Q_{\max}$ ,  $ET_{\max}$ ). Dit punt (zie fig. 8) zal daar liggen waar de laagste ET-waarde overeen komt met de maximum opbrengst. De helling van de lijn is dan alleen afhankelijk van de gewasvariëteit. Wanneer de functie relatief wordt gemaakt (d.w.z.  $Q_{\max}$  en  $ET_{\max}$  worden gelijk aan 100 gesteld) dan zal de relatieve helling  $\Delta Q_{\max} / \Delta ET_{\max}$  een constante zijn voor iedere variëteit.

Behalve de geciteerde 'lineaire' resultaten van Davis zijn ook duidelijk niet-lineaire verbanden in de literatuur aangetoond. Proeven van STEWART en HAGAN (1969) met bijvoorbeeld wintertarwe geven een duidelijk convex verband aan (initieel een grote helling die later afneemt). Dit geldt zowel voor de absolute als relatieve functies. Een voorbeeld van de laatste is weergegeven in fig. 9, waar de relatieve graanproduktie is uitgezet tegen de relatieve evapotranspiratie.

STEWART en HAGAN (1969) tonen een concaaf verband aan voor alfalfa, dat wil zeggen een toenemende efficiëntie van het waterverbruik totdat een maximum is bereikt (fig. 10). Dit is hierdoor te verklaren dat de Q-ET relaties verschillend zijn voor voorjaar, zomer en herfst. Als gevolg van de cyclische opslag van fotosynthese producten worden deze in de herfst in de wortels en in het voorjaar in de top opgeslagen. De effectiviteit van het watergebruik is dus hoog in het voorjaar, normaal in de zomer en laag in de herfst.

Bovenstaande voorbeelden tonen aan hoe voorzichtig men moet zijn met het generaliseren van produktiefuncties zonder specifieke veldstudies met verschillende gewastypen en variëteiten.

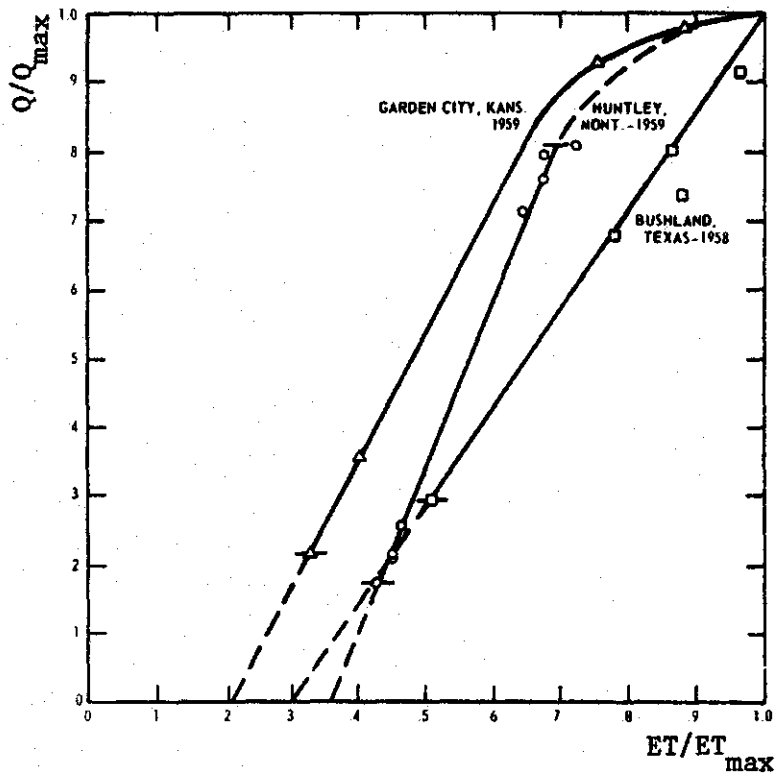


Fig. 9. Relatieve produktie als funktie van de relatieve evapotranspiratie voor wintertarwe voor een 3-tal plaatsen in de USA (naar Stewart en Hagan, 1969)

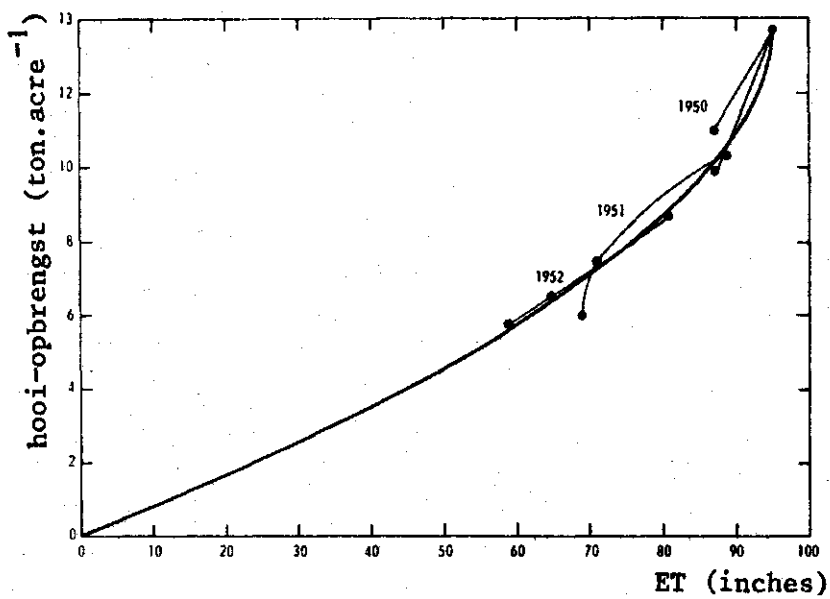


Fig. 10. Hooi-opbrengst van alfalfa in Yuma in 1950-1952 als funktie van de evapotranspiratie (naar Stewart en Hagan, 1969)



Keren we nu terug naar de Davis resultaten betreffende mais. In fig. 11 is de totale droge stofproduktie van fig. 7 uitgezet tegen de watergift (met inbegrip van natuurlijke neerslag). Het blijkt dat iedere behandeling resulteert in een gelijkwaardige produktierespons tot een zeker maximum voor de bewuste variant is bereikt. Hierna neemt de opbrengst niet meer toe of zelfs af wanneer te veel water is gegeven. Dit in sterk contrast met fig. 7 waar de produktie toeneemt zo lang de evapotranspiratie toeneemt. Dus de produktieplafonds in fig. 11 duiden de hoeveelheid irrigatiewater aan waarboven geen contributie meer aan de evapotranspiratie wordt geleverd. Extra water geven betekent slechts verspilling. Wat verder opvalt is dat hoewel verzouting de relatie droge stofproduktie - evapotranspiratie niet beïnvloedt (zie fig. 7), er op verzoute grond wel een reductie in vermogen is om hoge produkties te leveren.

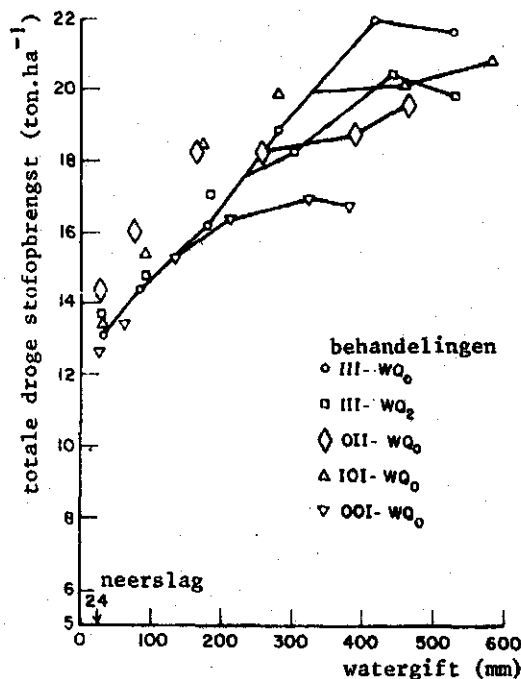


Fig. 11. Als fig. 7, maar dan voor de hoeveelheid toegediend water (naar Stewart e.a., 1977)

In fig. 12 is de korrelopbrengst uitgezet tegen de hoeveelheid toegediend water. We zien min of meer dezelfde effecten als in fig. 11.

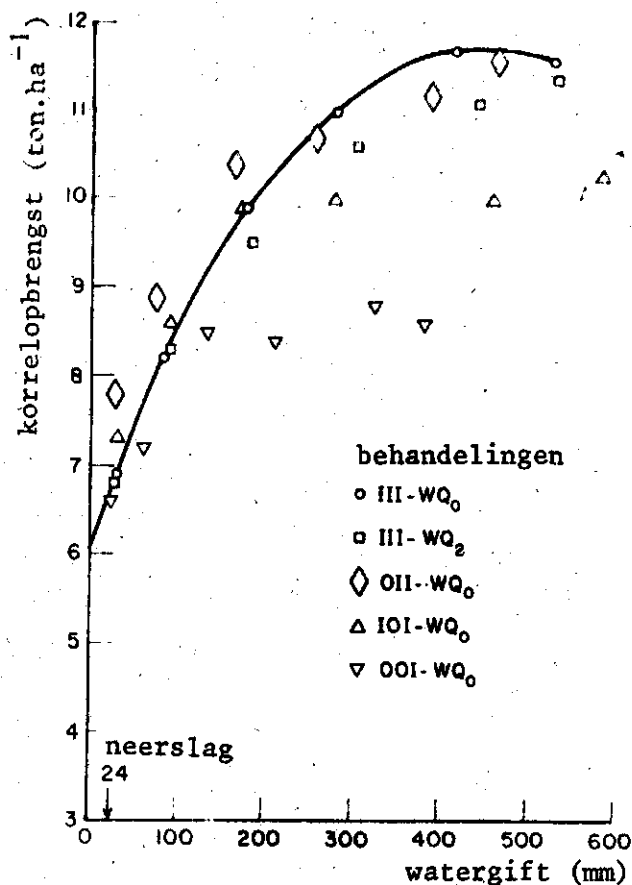


Fig. 12. Als fig. 11, maar dan voor de korrelopbrengst (naar Stewart e.a., 1977)

Voor de 00I-behandeling treedt het plateau voor de graanproductie al op bij 100 mm (fig. 12), voor de totale droge stofproductie pas bij 200 mm (fig. 11). Voor de IOI-behandeling zijn deze getallen respectievelijk 200 en 300 mm. De convexe vormen van de produktiefuncties van fig. 11 en 12 zijn typerend voor deze wijze van grafische voorstelling. Wanneer alle water voor verdamping wordt gebruikt, dat wil zeggen wanneer er 100% irrigatie-efficiëntie is, dan worden de lineaire relaties van respectievelijk fig. 7 en 8 benaderd. Wordt meer water gegeven dan voor verdamping nodig is, dan gaat een deel verloren door wegzijging naar de ondergrond of een hoeveelheid water zal achterblijven in de bodem wanneer het gewas geoogst wordt.

Dezelfde soort verbanden krijgen we als we de droge stofproductie bijvoorbeeld uitzetten tegen de totale hoeveelheid beschikbaar water. Deze hoeveelheid (THW) kan worden gedefinieerd als de som van de hoeveelheid bodemwater (BW) plus de neerslag (N) plus de irrigatiegift (I) plus de capillaire opstijging (C) uit het grondwater

$$\text{THW} = \text{BW} + \text{N} + \text{I} + \text{C} \quad (\text{mm}) \quad (17)$$

Een voorbeeld hiervan wordt gegeven door RIJTEMA (1969). Deze zet de droge stofproduktie van gras uit tegen de ('maximale') hoeveelheid water die beschikbaar is gedurende het groeiseizoen (THW) voor onder andere het jaar 1960 voor verschillende profielen en grondwaterstands-diepten (fig. 13). Hierbij definieert hij voor BW dat de wortelzone vanaf veldcapaciteit tot  $pF = 4.2$  mag uitdrogen en voor C dat de onderkant van de wortelzone gemiddeld op  $pF = 3$  wordt gehouden. FEDDES (1971) bepaalde de hoeveelheid bodemwater (B) die in een groeiperiode voor de verdamping beschikbaar is voor groentegewassen door uit te gaan van een voor maximale produktie toelaatbare uitdrogingswaarde in de wortelzone van  $pF = 2,6$ . Voor de berekening van C gaat hij uit van een gemiddelde  $pF = 2,35$  aan de onderkant van de wortelzone. In fig. 14 zijn de vergewichtopbrengsten van aardappels zoals gemeten op een 3-tal bodemprofielen gedurende 4 jaren uitgezet tegen THW. De minimale hoeveelheid water die voor een maximale produktie noodzakelijk is, blijkt 310 mm te bedragen, een waarde die goed overeenkomt met uit de literatuur afgeleide gegevens.

Uit de fig. 13 en 14 blijkt dat hoewel THW zeer verschillend gedefinieerd werd globaal genomen gelijkvormige reakties worden waargenomen: links van de optimale THW is er watertekort, rechts ervan wateroverlast, resulterend in zuurstofgebrek in de wortelzone.

Bovenstaande beschouwingen mogen duidelijk maken dat er essentiële verschillen bestaan tussen het uitzetten van opbrengst versus evapotranspiratie of opbrengst versus 'beschikbaar water' (in de ruimste zin van het woord). Alleen wanneer al het water echt gebruikt wordt voor verdamping, dan zullen beide relaties elkaar benaderen. In de praktijk wordt verdamping vaak uit de waterbalans geschat. Men dient er dan rekening mee te houden dat fouten van 10 à 20% geen uitzondering zijn.

Wat betreft het bepalen van de 'effektieve' beregeningsgift, dat wil zeggen de hoeveelheid water die het gewas ten goede komt, moet vaak een zeer ruwe schatting voor percolatieverliezen naar de

droge stofopbrengst  
(ton.ha<sup>-1</sup>)

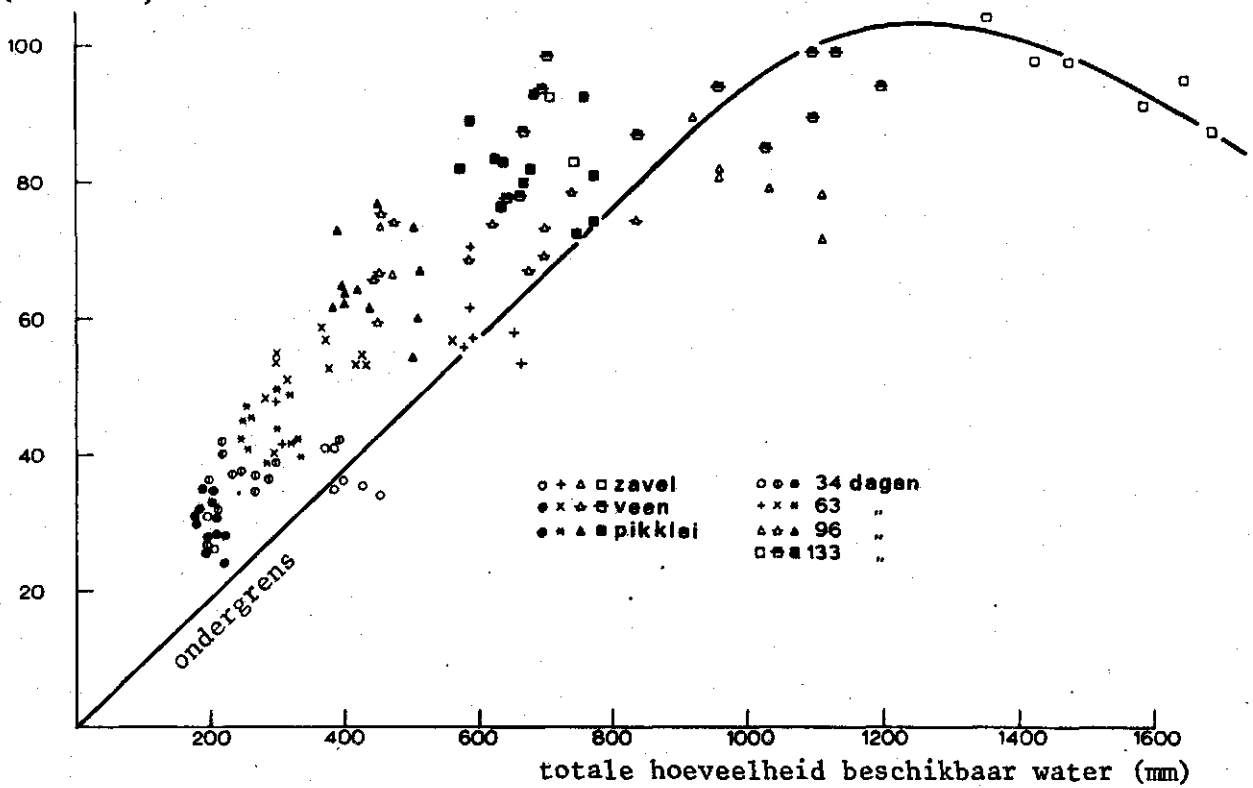


Fig. 13. Droge stofproduktie van gras in 1960 op een 3-tal bodemprofielen als functie van de 'maximale hoeveelheid beschikbaar water' (naar Rijtema, 1969)

vers gewicht opbrengst (t.ha<sup>-1</sup>)

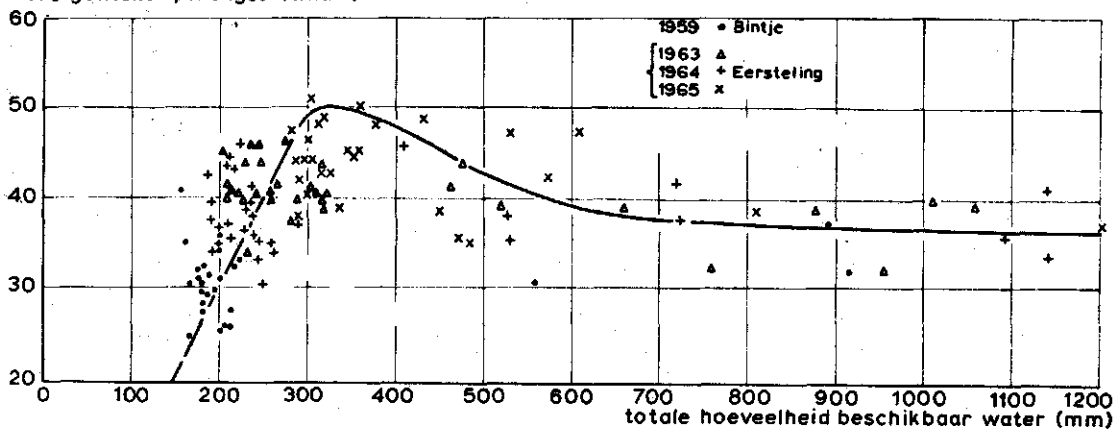


Fig. 14. Vers gewicht opbrengst van aardappelen gedurende de jaren 1959, 1963-1965 op het grondwaterstandenproefveld Geestmerambacht als functie van de 'beschikbare hoeveelheid water' (naar Feddes, 1971)

ondergrond worden gemaakt. Fouten hierin werken direkt door in de kilogrammen droge stof die per mm regengift kunnen worden gehaald, en zo in beschouwingen over het economisch rendement van berekening.

#### b. F y s i s c h g e o r i ë n t e e r d e m o d e l l e n

Uit de hier aangehaalde veldproeven blijkt dat niet altijd even eenduidige verbanden tussen opbrengst en watergebruik kunnen worden gehaald. Ten einde meer systematiek in een en ander te brengen kunnen we het beste uitgaan van modellen die een fysische achtergrond hebben. Dat zijn de volgende.

**P r o d u k t i e - t r a n s p i r a t i e m o d e l.** Uit fig. 1 is duidelijk gebleken dat groeiselheid en produktie evenredig zijn met de hoeveelheid groeifaktor die door de plant worden opgenomen. Dus wat betreft de faktor water kunnen we stellen dat opbrengst recht-evenredig is met de hoeveelheid water gebruikt door het gewas, i.e. de totale transpiratie (verg. met lijn & fig. 6)

$$Q = A_1 T_{\text{tot}} \quad (18)$$

waarin  $Q$  in  $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$  en de cumulatieve transpiratie  $T_{\text{tot}}$  in mm. Dit levert voor  $A_1$  eenheden van  $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{mm}^{-1}$ . STANHILL (1960) heeft laten zien dat voor gras de helling  $A_1$  afhangt van het klimaat en dat deze zich wijzigt met de breedtegraad. DE WIT (1958) vond dat verg. (18) geldt voor gematigde klimaten. Hij geeft, gebaseerd op proeven in Nederland, de volgende waarden voor  $A_1$ : haver 26, suikerbiet 61, erwten  $34 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{mm}^{-1}$ . De Wit duidt verder aan dat de waarde van  $A_1$  niet of in slechts geringe mate afhangt van de leeftijd van de plant. Door verg. (18) te differentiëren ontstaat

$$\frac{dQ}{dt} = A_1 \frac{dT_{\text{tot}}}{dt} \quad (19)$$

dat meer algemeen kan worden geschreven als

$$\dot{q} = A_1 T \quad (20)$$

waarin  $\dot{q}$  de groeisnelheid is ( $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{dag}^{-1}$ ) en T de transpiratiesnelheid van het gewas ( $\text{mm} \cdot \text{dag}^{-1}$ ). De conclusie is dus dat er meer of minder dezelfde relatie bestaat tussen  $\dot{q}$  en T als tussen Q en  $T_{\text{tot}}$ .

DE WIT (1958) stipuleerde dat voor aride gebieden produktie en transpiratie gerelateerd kunnen worden volgens

$$Q = A_2 \frac{T_{\text{tot}}}{E_o} \quad (21)$$

waarin  $E_o$  de verdampingssnelheid van een open wateroppervlak gemeten met een class A-pan is ( $\text{mm} \cdot \text{dag}^{-1}$ ), en een maat is voor de zonnestralingsintensiteit (i.e. de transpiratievraag van de atmosfeer). In verg. (21) heeft  $A_2$  de dimensie van  $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{dag}^{-1}$ . De Wit vond voor tarwe dat  $A_2 = 115$ , voor sorghum  $A_2 = 207$  en voor alfalfa  $A_2 = 55 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{dag}^{-1}$ . RIJTEMA (1969) heeft alfalfa data, verzameld door DE WIT (1958), uitgezet volgens verg. (21). In fig. 15 zijn de resultaten weergegeven. Bij een tekort aan de groeifactor water is er een recht-evenredige toename te zien van de produktie met  $T_{\text{tot}}/E_o$ . Komt een andere groeifactor in het minimum (in dit geval de bemestingstoestand van de grond) dan wordt een produktieplafond geschapen. Dit plafond ligt verschillend voor de diverse plaatsen (vergelijk dit met de fig. 1 en 2!).

Produktie - transpiratiesnelheid / dampdrukdeficit. Aangezien de tot dusver besproken produktie - transpiratie relaties verschillend lijken te zijn voor humide en aride gebieden op dezelfde breedtegraad, hebben BIERHUIZEN en SLATYER (1965) een andere relatie voorgesteld waarin het dampdrukdeficit van de lucht is opgenomen.

Deze relatie kan worden geschreven als:

$$\dot{q} = A \frac{T}{\Delta e} \quad (22)$$

waarin  $\dot{q}$  de dimensie heeft van  $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{dag}^{-1}$ , T van  $\text{mm} \cdot \text{dag}^{-1}$  en  $\Delta e$  van mbar en A dus van  $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{mm}^{-1} \cdot \text{mbar}$ . Klimaatgebieden die een verschillende  $\Delta e$  vertonen zullen verschillende waarden voor  $\dot{q}$  geven

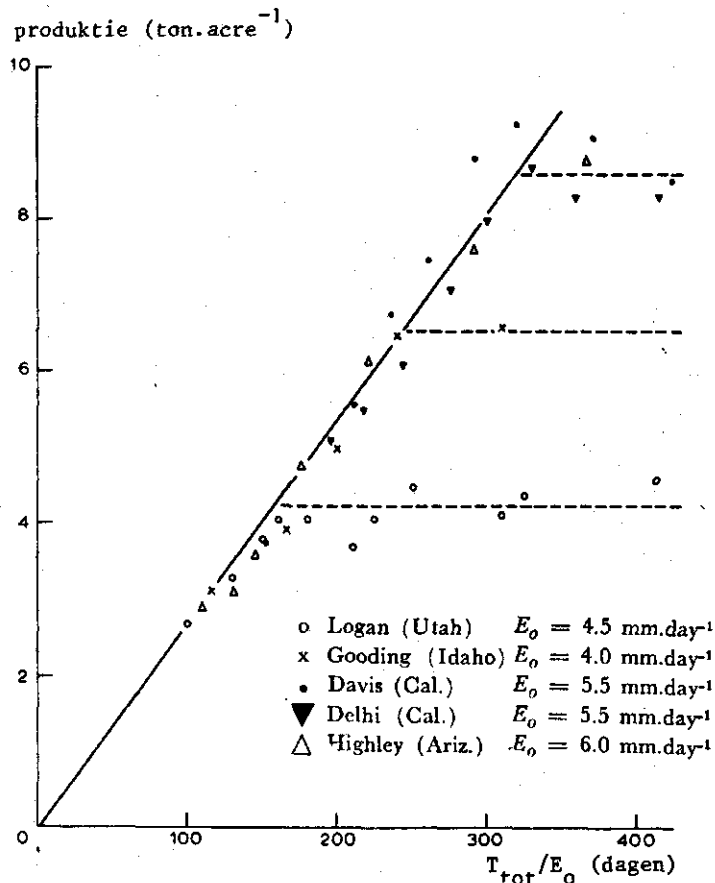


Fig. 15. Hooiproduktie van alfalfa als funktie van de verhouding totale transpiratie  $E_{pl}^{tot}$ /verdampingssnelheid open water,  $E_o$  volgens gegevens van De Wit (1968) en als bewerkt door Rijtema (1969). Verschillen in produktieplafonds worden veroorzaakt door verschillen in bemesting

bij dezelfde T.

Voor een aantal waarden van A voor diverse gewassen, zie tabel 5 van FEDDES e.a. (1978).

Door RIJTEMA (1969) is verg. (22) toegepast op gras. Hij vindt enigszins kromlijnige (concave) verbanden, die echter zonder bezwaar als lineair kunnen worden geïnterpreteerd. RIJTEMA en ENDRÖDI (1970) laten voor totale droge stofproducties van aardappelen over verschillende jaren zien dat toepassing van een vergelijking van het type (22) de voorkeur verdient boven verg. (18) omdat verschillen in opbrengst als gevolg van meteorologische verschillen gedurende de diverse jaren zo worden weggewerkt. Door FEDDES (1971) zijn op-

brengrsten van rode kool, stamslabonen en selderij volgens verg. (25) geanalyseerd. Door SLABBERS e.a. (1978) wordt gesuggereerd dat de helling A verschilt voor verschillende klimaatsomstandigheden. Dit zou inhouden dat A hoger is voor een droog jaar dan voor een nat jaar.

**M o d e l C R O P R.** Door FEDDES e.a. (1978) is de invloed van de groei-faktor water  $w$  op de produktiesnelheid beschouwd volgens verg. (22). In verg. (15) geldt dus per definitie dat

$$w = \frac{T}{\Delta e} \quad (23)$$

De werkelijke groeisnelheid voor een willekeurige dag  $i$  in de groeiperiode kan dan worden geschreven als:

$$\dot{q}_{act}^i = \frac{A}{2} \frac{T^i}{\Delta e^i} + \frac{\dot{q}_{pot}^i}{2} - \frac{1}{2} \left[ (\dot{q}_{pot}^i + A \frac{T^i}{\Delta e^i})^2 - 4 \dot{q}_{pot}^i A \frac{T^i}{\Delta e^i} (1 - \xi) \right]^{\frac{1}{2}} \quad (24)$$

Deze hyperbolische curve wordt begrensd door 2 asymptoten (fig. 6) voor  $\xi \rightarrow 0$ ,  $\dot{q}_{act} \rightarrow A \frac{T}{\Delta e}$  en  $\dot{q}_{act} \rightarrow \dot{q}_{pot}$ . In dit verband wordt nog eens gewezen naar de gelijkvormigheid van fig. 6 en verg. (24) met fig. 15, waarin (cumulatieve) produktie versus (cumulatieve) transpiratie gedeeld door open waterverdamping is weergegeven. In feite kunnen we zeggen dat  $E_o$  vergelijkbaar is met  $\Delta e$ : beide factoren geven de verdampingsvraag van de atmosfeer weer. Tevens is al opgemerkt dat ongeveer dezelfde relatie bestaat tussen  $Q$  en  $T_{tot}/\Delta e$  als tussen  $\dot{q}$  en  $T/\Delta e$ . In fig. 16 zijn de resultaten weergegeven van dag voor dag berekeningen met verg. (24) voor het aardappelgewas Bintje dat gedurende het droge jaar 1976 werd geteeld in Oost-Flevoland. Het blijkt dat met dit model aktuele opbrengsten redelijk goed kunnen worden voorspeld. De werkelijke transpiratie is bij dit experiment berekend met een apart model, SWATR (voor details zie FEDDES e.a., 1978).

Fig. 17 geeft de resultaten weer voor op twee bodemprofielen in Polen gedurende het natte jaar 1972, waarin geen vochttekorten op-



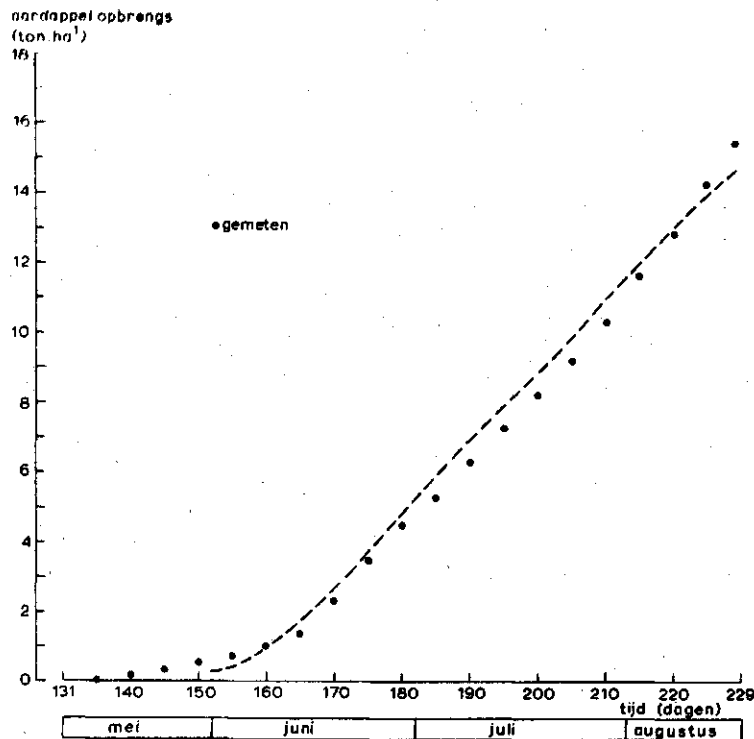


Fig. 16. Vergelijking van de gemeten droge stofopbrengst met de volgens verg. (24) gesimuleerde resultaten voor een aardappelgewas op zavel in Oost-Flevoland in het jaar 1976 (naar Feddes e.a., 1978)

traden. De berekende (in dit geval potentiële) opbrengst komt goed overeen met de op beide profielen gemeten waarden.

Productie - weerstanden model. Het weerstandenmodel volgens verg. (10) is door RIJTEMA en ABOUKHALED (1975) uitgebreid. Aannemende dat de totale evapotranspiratie gedurende een groeiseizoen van  $t$  dagen kan worden geschreven als

$$ET_{\text{tot}} = \left( \frac{\epsilon \rho_a}{p_a} \frac{\overline{\Delta e}}{\overline{r_a} + \overline{r_s}} \right) \cdot t \quad (25)$$

en de totale droge stofproductie analoog aan verg. (19) vereenvoudigd mag worden tot

$$P_{\text{tot}} = \left( \frac{490}{\overline{r_a} + 1,8\overline{r_s} + r'_m} \cdot \overline{P_{st}} \cdot \overline{\alpha_{ph}} \cdot \overline{S_c} \right) \cdot t \quad (26)$$

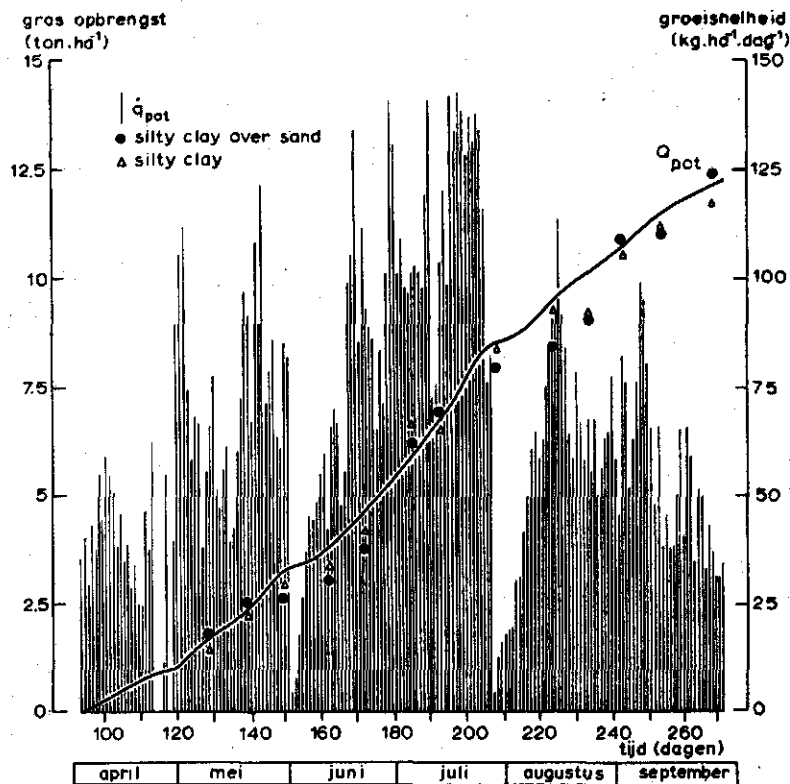


Fig. 17. Vergelijking van de gemeten (potentiële) droge stofopbrengst met de volgens verg. (24) gesimuleerde resultaten voor gras in Polen in 1972 op twee verschillende profielen. De verticale lijnen geven de potentiële groeisnelheid  $\dot{q}_{pot}$  weer (naar Feddes e.a., 1978)

waarin met gemiddelde waarden van de diverse grootheden over het seizoen wordt gewerkt, krijgen we door  $t$  uit verg. (25) op te lossen en in verg. (26) te substitueren:

$$P_{tot} = \frac{p_a}{\epsilon \rho_a} \frac{490(\bar{r}_a + \bar{r}_s)}{\bar{r}_a + 1,8\bar{r}_s + r'_m} \cdot \bar{P}_{st} \cdot \bar{\alpha}_{ph} \cdot \bar{S}_c \cdot \frac{ET_{tot}}{\Delta e} \quad (\text{kg.ha}^{-1}) \quad (28)$$

De moeilijkheid van toepassing van verg. (27) zit vooral in het bepalen van de grootte van de diverse weerstanden.

Lineair produktiemodel. Door ervan uit te gaan dat de verhouding van de weerstanden in verg. (27) een constante is voor een bepaald gewas, en door verder de onder par. II.c genoemde factoren voor temperatuur  $\alpha_T$  en de fraktie aan geoogst produkt  $\beta_h$  in te voeren komen SLABBERS e.a. (1978) tot de volgende formulering:

$$P_{\text{tot}} = K \cdot P_{\text{st}} \cdot \alpha_{\text{ph}} \cdot \alpha_T \cdot \beta_h \cdot \frac{ET_{\text{tot}}}{\Delta e} \quad (\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}) \quad (28)$$

Toetsing door SLABBERS e.a. (1978) van verg. (28), (27) en (24) aan gegevens betreffende de gewassen alfalfa, sorghum en mais laten zien dat de drie genoemde modellen (met enige door laatstgenoemde auteurs geïntroduceerde modificaties en aanpassingen) elkaar qua resultaat niet veel ontlopen.

Relatieve produktie - relatieve transpiratie. Analoog aan verg. (18) kan men voor condities van potentiële totale transpiratie schrijven

$$Q_{\text{pot}} = A_1^* T_{\text{tot}}^* \quad (29)$$

Deling van verg. (18) door verg. (29) geeft de relatieve produktie versus de relatieve transpiratie

$$\frac{Q}{Q_{\text{pot}}} = B \frac{T_{\text{tot}}}{T_{\text{tot}}^*} \quad (30)$$

waarin  $B = 1$  als  $A_1 = A_1^*$ . Op analoge wijze kan men ook afleiden uit bijvoorbeeld verg. (20) dat de relatieve produktiesnelheid versus de relatieve transpiratiesnelheid kan worden geschreven als

$$\frac{\dot{q}}{q_{\text{pot}}} = B \frac{T}{T^*} \quad (31)$$

Het voordeel van het gebruik van dergelijke dimensieloze vergelijkingen is dat verschillen tussen jaren met verschillende produktie- en verdampingsniveaus worden weggewerkt. De gegevens voor gras van RIJTEMA (1969; fig. 7g) zijn door RIJTEMA (1971) omgewerkt tot

een vergelijking van het type (30). Ook hier wordt door genoemde auteur een lichtelijk concaaf verband aangehouden, hetgeen echter zonder veel bezwaar weer als lineair kan worden geïnterpreteerd. STEWART e.a. (1973) noemen voor mais  $B = 1,26$  en voor sorghum  $B = 0,98$ .

Toepassing van verg. (30) houdt in dat geen specifieke droogtegevoelige stadia bij een gewas voorkomen.

Een variant van verg. (30) wordt verkregen door impliciet aan te nemen dat  $B = 1$ , zodat

$$Q = \frac{T_{\text{tot}}}{T_{\text{tot}}^*} \cdot Q_{\text{pot}} \quad (32)$$

welke in de USA bekend staat als het 'Hanks model'. HANKS (1974) rapporteert goede resultaten voor droge stofproducties van sorghum en droge stof- en graanproducties van mais. STEWART e.a. (1978) melden voor mais eveneens goede resultaten.

Voor gewassen die verschillende effecten van vochttekorten gedurende de verschillende fysiologische groeistadia vertonen, kan niet volstaan worden met een simpele relatie als verg. (32). HANKS (1973) stelde daarom voor om voor de korrelproductie van mais te gebruiken

$$\frac{Q_{\text{korrel}}}{Q_{\text{pot}}} = \left( \frac{T_{\text{tot}}}{T_{\text{tot}}^*} \right)_1^{\lambda_1} \left( \frac{T_{\text{tot}}}{T_{\text{tot}}^*} \right)_2^{\lambda_2} \dots \left( \frac{T_{\text{tot}}}{T_{\text{tot}}^*} \right)_5^{\lambda_5} \quad (33)$$

waarin de indices 1, ..., 5 betrekking hebben op verschillende groeistadia en  $\lambda_1 \dots \lambda_5$  wegingsfactoren zijn, variërend met die groeistadia. STEWART e.a. (1977) rapporteren echter dat voor mais met verg. (33) in het algemeen geen betere resultaten worden verkregen dan met verg. (32), zodat het gebruik van verg. (32) in zo'n geval de voorkeur verdient.

Relatieve produktie - relatieve evapotranspiratie. Dit model gaat uit van de grootst mogelijke produktie bij ieder evapotranspiratieniveau, variërend van  $Q = Q_{\text{pot}}$  bij  $ET = ET_{\text{pot}}$  (de oorsprong van de functie) en lineair afnemend

voor  $ET < ET_{pot}$ . Dit model is in de USA bekend als Stewart's model. Het lineaire verband met ET geldt zowel voor totale droge stofproductie als bijvoorbeeld graanopbrengst wanneer water tenminste de limiterende faktor is. De vergelijking luidt (STEWART e.a., 1977):

$$\left(1 - \frac{Q}{Q_{pot}}\right) = \beta_o \left(1 - \frac{ET}{ET_{pot}}\right) \quad (34)$$

waarin  $\beta_o$  de dimensieloze helling is. Anders geschreven luidt deze lineaire funktie

$$\frac{Q}{Q_{pot}} = 1 - \beta_o + \beta_o \frac{ET}{ET_{pot}} \quad (35)$$

STEWART e.a. (1977) vonden voor mais in Davis  $\beta$ -waarden variërend van 0,29 tot 1,29 voor totale droge stofproductie en van 1,03 tot 1,72 voor de graanproductie. Genoemde auteurs hebben ook een aanvullend model voor gewassen met droogetegevoelige stadia ontwikkeld, gebruik makend van verschillende gevoeligheidsfactoren voor de diverse groeistadia.

Het voordeel van het gebruik van een formulering als verg. (35) is dat men het begrip evapotranspiratie gebruikt en geen scheiding hoeft te maken tussen transpiratie en evaporatie.

De in de Commissie Waterhuishouding Gelderland gebruikte productie-verdampingsrelaties zijn samengevat in tabel 2.

Tabel 2. Produktie-verdampingsrelaties gebruikt bij het onderzoek in het kader van de Commissie Waterhuishouding Gelderland zoals afgeleid uit gegevens van RIJTEMA (1971). Producties zijn in t.ha<sup>-1</sup>.

Gewas	Relatie	Vochtspanningsgrens cm
Aardappels	$Q = 58,1 \left( \frac{ET}{ET_{pot}} \right) - 16,0$	
Granen		
korrel	$Q = 5,1 \left( \frac{ET}{ET_{pot}} \right) - 0,6$	$\Psi \leq 600$
	$Q = 3,7 \left( \frac{ET}{ET_{pot}} \right) - 0,4$	$\Psi \geq 1600$
stro	$Q = 8,1 \left( \frac{ET}{ET_{pot}} \right) - 1,8$	$\Psi \leq 600$
	$Q = 9,5 \left( \frac{ET}{ET_{pot}} \right) - 2,0$	$\Psi \geq 1600$
Gras	$Q = 13,5 \left( \frac{ET}{ET_{pot}} \right)^2$	

## V. SAMENVATTING EN AANBEVELINGEN

Ten einde effecten van de waterhuishouding via de verdamping op de gewasproductie te kunnen evalueren, is een aantal produktiefuncties ontwikkeld. Deze geven het verband weer tussen de droge stofproductie van een gewas en het watergebruik. Dit laatste kan op verschillende manieren worden gedefinieerd, zoals: evapotranspiratie, transpiratie, water (beregening)-gift, 'beschikbaar' water, etc.

In hoofdstuk II wordt ingegaan op de berekening van de potentiële produktie, dat wil zeggen de maximaal mogelijke produktie van een gewas onder de heersende klimaatsomstandigheden bij een optimale voorziening van water en voedingsstoffen.

In hoofdstuk III worden enige modellen besproken die de werkelijke produktie van een gewas berekenen.

Hoofdstuk IV is in twee gedeelten gesplitst: eerst worden de resultaten van veldproeven besproken in afhankelijkheid van evapotranspiratie, watergift en hoeveelheid 'beschikbaar' water. Vervolgens worden aan de hand van fysische formuleringen/afleidingen enige modellen toegelicht die op verschillende manieren het watergebruik in beschouwing nemen. Vergelijkingen van modelresultaten met werkelijk gemeten waarden worden gegeven.

Een en ander overziende kan worden gesteld dat in Nederland dringend behoefte bestaat aan kwantitatieve gegevens tussen produktie en watergebruik. Uit vroegere lysimeteronderzoekingen en andere waterbalansstudies zijn wel relaties voor een aantal gewassen bekend, maar het is zeer de vraag of bij de huidige hoge bemestingsgiftten, toepassing van andere rassen, variëteiten en dergelijke deze relaties nog wel gelden.

Toepassing van modellen die de effecten van verschillen in waterhuishouding op de produktie van een bepaald gewas evalueren vereist de bekendheid van het verband produktie - watergebruik. Deze produkties dienen in zorgvuldige veldproeven met de huidige hoge bemestingsgiftten te worden gemeten, waarbij het watergebruik met behulp van nauwkeurige waterbalansstudies dient te worden vastgesteld. Te denken valt bijvoorbeeld aan een proefopzet zoals toegepast door STEWART e.a. (1977) met een beregeningsbuis die een grote dichtheid

aan sproeiders bezit: in de direkte omgeving van de buis wordt de maximale verdamping en de maximale produktie bereikt, naarmate men verder van de buis verwijderd is nemen deze af totdat een basis-niveau is bereikt. De vochtgehalten worden op regelmatige afstand van de buis gemeten. Fig. 18 geeft een indruk van de werkwijze en de variatie die in het watergebruik en de produktie hiermede kan worden verkregen. Deze methode zou vooral toegepast kunnen worden in gebieden met een diepe grondwaterspiegel, waar de capillaire opstijging vanuit het grondwater te verwaarlozen is. In gebieden met een hoge grondwaterspiegel dient deze component met behulp van bijvoorbeeld lysimeters van het type zoals beschreven door FEDDES (1971) te worden bepaald. (Beregeningsproeven waarbij maar een slag wordt geslagen naar percolatieverliezen/capillaire opstijging dienen ernstig te worden ont-raden). In het algemeen dient, meer dan vroeger, aandacht te worden geschonken aan de effecten van watertekorten tijdens de droogtegevoelige perioden van een gewas.

Een andere methode om vochtverschillen te creëren is het werken met een persput. De grondwaterstand is het hoogst bij de put en wordt naarmate men verder van de put verwijderd is. Op verschillende afstanden van de put kunnen dan neutronen/gammabuizen worden geplaatst, de vochtbalansen gemeten en gewasopbrengsten worden bepaald.



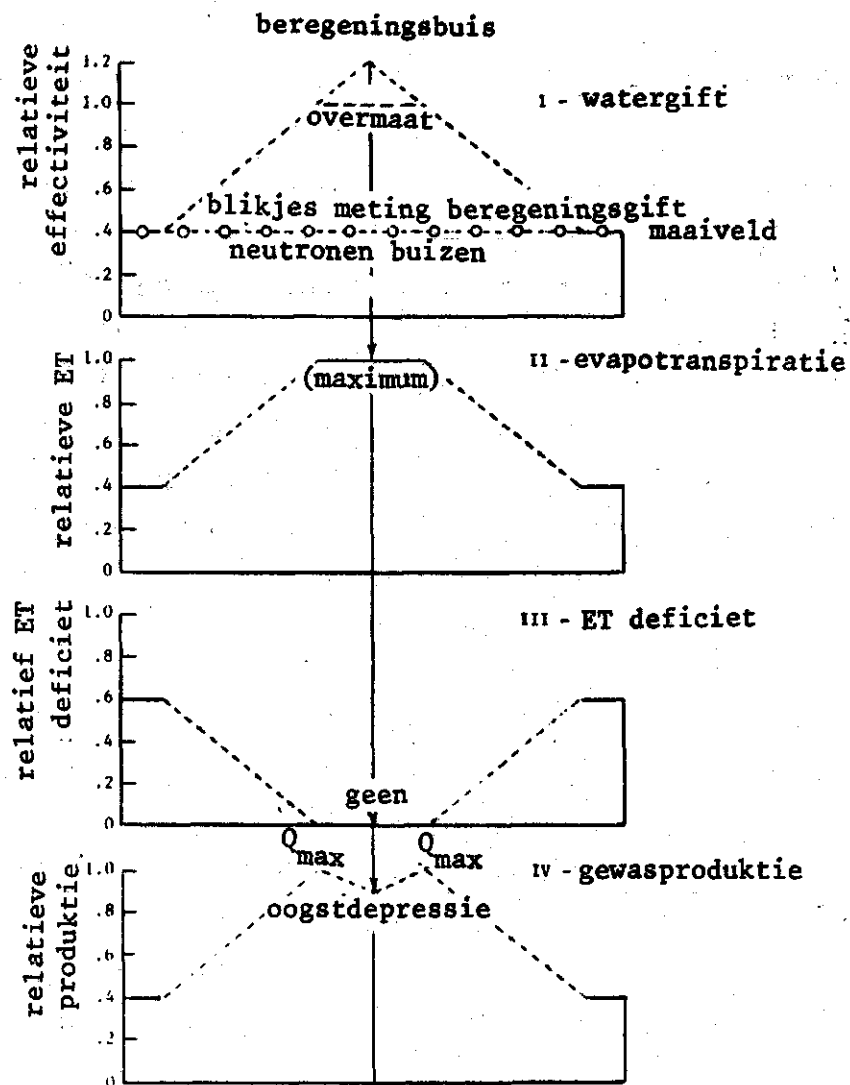


Fig. 18. Schematische weergave van de verdeling van toegediend water, evapotranspiratie, evapotranspiratiedeficiet en gewasproductie als functie van de afstand tot een met een dicht net van sproeidoppen bezette beregeningsbuis (naar Stewart e.a., 1977)

## LITERATUUR

- BIERHUIZEN, J.F. and R.O. SLATYER, 1965. Effect of atmospheric concentration of water vapor and CO<sub>2</sub> in determining transpiration-photosynthesis relationships of cotton leaves. *Agric. Meteor.* 2: 259-270.
- DOORENBOS, J. and W.O. PRUITT, 1977. Crop water requirements. *FAO Irrig. and Drainage Paper* 24. FAO, ROME: 144.
- FEDDES, R.A., 1971. Water, heat and crop growth. *Dissertatie, Landbouwhogeschool, Wageningen* 71-12: 184.
- , P.J. KOWALIK and H. ZARADNY, 1978. Simulation of field water use and crop yield. *Simulation Monograph*. ISBN 90-220-0676 - X PUDOC, Wageningen: 189.
- GAASTRA, P., 1963. Climatic control of photosynthesis and respiration. In: *Environm. contr. of plant growth* (Ed. E.T. Evans). Acad. Press, New York: 113-140.
- RIJTEMA, P.E., 1969. On the relation between transpiration, soil physical properties and crop production as a basis for water supply plans. *Versl. Med. Cie. Hydr. Onderz. TNO* 15: 28-58.
- , 1971. Een berekeningsmethode voor de benadering van de landbouwschade tengevolge van grondwateronttrekking. *Nota ICW* 587.
- and G. ENDRÖDI, 1970. Calculation of production of potatoes. *Neth. J. Agric. Sci.* 18.1: 26-36.
- and A. ABOUKHALED, 1975. Crop water use. In: *Research on crop water use, salt affected soils and drainage in the Arab Rep. of Egypt*. FAO, Rome: 5-57.
- RYHINER, A.H. and M. MATSUDA, 1978. Effect of plant density and water supply on wheat production. *Neth. J. Agric.* 26: 200-209.
- SIBMA, L., 1968. Growth of closed green crop surfaces in the Netherlands. *Neth. J. Agric. Sci.* 16.4: 211-216.
- SLABBERS, P.J., V. SORBELLO HERRENDORF and M. STAPPER, 1978. Water-crop-yield relationships. *Agric. Water Manag.* (in press).
- STANDHILL, G., 1960. The relationship between climate and the transpiration and growth of pastures. *Proc. 8th Intern. Grassland Congress*.

- STEWART, J.I. and R.M. HAGAN, 1969. Predicting effects of water shortage on crop yield. J. Irr. and Drain. Div., Vol. 95(1): 91-104.
- , R.M. HAGAN, W.O. PRUITT and W.A. HALL, 1973. Water production functions and irrigation programming for greater economy in project and irrigation system design and for increased efficiency in water use US Dept. of the Interior. Bur. of Recl., Engineering and Research Center, Denver. Report 14-06-D-7329: 164.
- et al., 1977. Optimizing crop production through control of water and salinity levels in the soil. Report PRWG 151-1 Utah Water Res. Lab., Utah State Univ., Logan: 191.
- WIT, C.T. DE, 1958. Transpiration and crop yields. Versl. Landbouwk. Onderz. 64.6 PUDOC, Wageningen: 88.
- 1978. Een elementair model van gewasgroei. Landbouwk. Tijdschr. 90-8a: 275-281.
- e.a., 1978. Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops. Simulation Monograph, PUDOC, Wageningen: 141.

## LIJST VAN GEBRUIKTE SYMBOLEN

Symbool	Verklaring	Dimensie
A	Efficiëntie watergebruik	$M^2 . L^{-4} . T^{-2}$
$C_0, C_z$	CO <sub>2</sub> -concentratie binnen respectievelijk buiten het blad	$M . L^{-3}$
E, E*	Werkelijke en potentiële bodemverdampingssnelheid	$L . t^{-1}$
$E_o$	Verdampingssnelheid open water	$L . t^{-1}$
ET, ET*	Werkelijke en potentiële evapotranspiratiesnelheid	$L . t^{-1}$
ET <sub>tot</sub>	Totale evapotranspiratie	L.
e	Waterdampdruk	$M . L^{-1} . t^{-2}$
$P_c, P_o, P_{st}$	Bruto fotosynthesesnelheid van een 'standaardgewas' op respectievelijk heldere, bewolkte en arbitraire dagen	$M . L^{-2} . t^{-1}$
$P_{tot}$	Totale droge stofproduktie (boven- + ondergronds)	$M . L^{-2}$
$\dot{P}$	Produktiesnelheid totale droge stof (boven- + ondergronds)	$M . L^{-2} . t^{-1}$
$P_a$	Atmosferische druk	$M . L^{-1}$
$Q_{act}, Q_{pot}$	Werkelijke en potentiële droge stofopbrengst (oogstbaar produkt)	$M . L^{-2}$
$\dot{q}_{act}, \dot{q}_{pot}$	Werkelijke en potentiële produktiesnelheid (oogstbaar produkt)	$M . L^{-2} . t^{-1}$
$R, R_c$	Kortgolvlige stralingsflux (0,4-0,7 $\mu m$ ) op respectievelijk werkelijke en heldere dagen	$M . t^{-3}$
$r_a$	Aerodynamische diffusieweerstand van de luchtlaag rondom de bladeren	$t . L^{-1}$
$r_s$	Diffusieweerstand van de stomata van bodem en gewas	$t . L^{-1}$
$r'_m$	Diffusieweerstand voor het CO <sub>2</sub> -transport van de mesofylcellen	$t . L^{-1}$

1 december 1980

31<sup>e</sup> Heterosiscursus 1980/'81

## CONCURRENTIE TUSSEN EENJARIGE SOORTEN

C.J.T. Spitters, Vakgroep Theoretische Teeltkunde, Landbouwhogeschool, Wageningen.

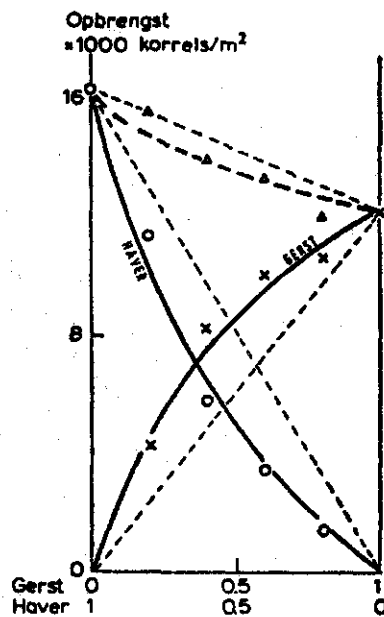
### Inleiding

Soorten die gemengd op een veld staan concurreren met elkaar om de in beperkte mate aanwezige groeifactoren als licht, water, N en mineralen. Door de concurrentie belemmeren ze elkaar in hun groei. Bij concurrentie om licht is het de onderlinge beschaduwing die de groei van planten in een populatie remt.

Concurrentie tussen verschillende soorten speelt in de akkerbouw bij de gemengde teelt van twee of meer gewassen en bij de invloed van onkruiden op gewassen. We zullen achtereenvolgens bekijken hoe je een mengteelt-experiment opzet, welk criterium weergeeft of van een mengsel een meer-opbrengst is te verwachten en in welke situaties mengteelt wordt toegepast. Vervolgens wordt een model gegeven dat inzicht geeft in de factoren die de concurrentiepositie van een soort in een mengsel bepalen. Dit model wordt geïllustreerd met een voorbeeld van concurrentie tussen een gewas en onkruiden.

### Mengteelt

*Vervangingsreeks* Gemengde teelt van twee soorten kan het best worden onderzocht in een experiment dat volgens het vervangingsprincipe is opgezet. We kiezen mengteelt van haver en gerst als voorbeeld. We leggen een aantal proefveldjes aan. In het eerste veldje zaaien we alleen haver zodat dit een monocultuur van haver levert. In het tweede veldje wordt een deel van de haverzaden vervangen door gerstzaden, hetgeen een mengsel oplevert. Deze vervanging zetten we in de volgende veldjes voort zodat in het laatste veldje alle haver door gerst is vervangen en een monocultuur van gerst is ontstaan (fig. 1). Het totaal aantal zaden per m<sup>2</sup> is op alle veldjes even groot.



Figuur 1. Vervangingsdiagram met de opbrengsten van haver en gerst uitgezet tegen hun frequentie in het zaaizaad.

De resultaten van een dergelijke 'vervangingsreeks' worden uitgezet in een 'vervangingsdiagram' waarvoor ieder soort de opbrengst per eenheid oppervlakte uitgezet wordt tegen zijn aandeel in het zaaizaad (fig. 1). De opbrengst van een soort neemt lineair toe met zijn frequentie in het zaaizaad indien de planten elkaar niet beïnvloeden of als de soorten even sterke concurrenten zijn. De curven in fig. 1 wijken echter van rechte lijnen af. Gerst vertoont een bolle curve, d.w.z. gerst levert in mengsel een hogere opbrengst dan verwacht zou worden als beide soorten even concurrentiekrachtig waren. Gerst is dus een sterke concurrent. Aan de andere kant vertoont haver een holle curve en is dus een zwakke concurrent.

*RYT-waarde* Waaruit leiden we af of mengteelt perspectieven biedt? Er is een beperkte hoeveelheid van de groeifactoren licht, water, N en mineralen beschikbaar voor de planten. In monocultuur heeft iedere soort een monopoliepositie. De soort die de beschikbare groeifactoren het meest efficiënt aanwendt voor de produktie van economisch waardevolle delen, die levert de hoogste opbrengst in monocultuur. In fig. 1 is dit haver. In mengsel wordt de beschikbare voorraad groeifactoren tussen de soorten verdeeld. De mengselopbrengst van een soort uitgedrukt relatief t.o.v. zijn monocultuuropbrengst geeft het deel van de voorraad weer dat die soort zich heeft toegeëigend.

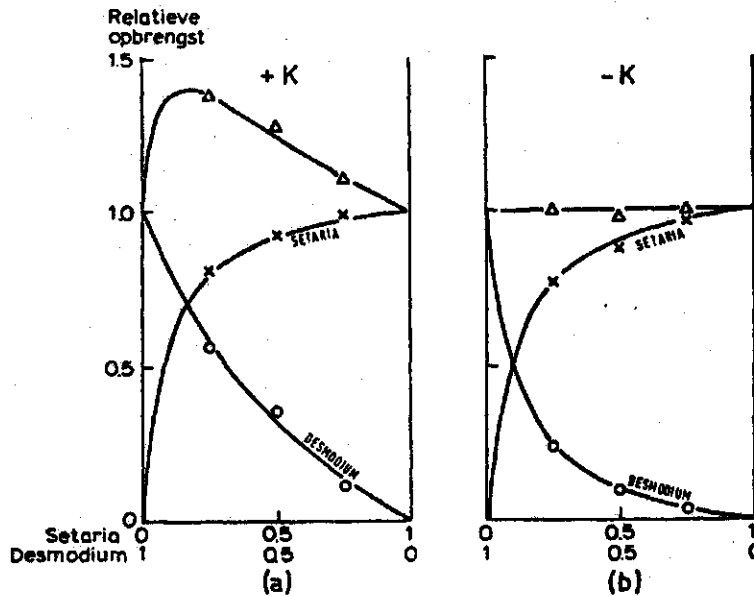
In fig. 1 is bij een  $\frac{1}{2} : \frac{1}{2}$  mengsel deze relatieve opbrengst voor gerst 0,70 en voor haver 0,30. Gerst heeft in het  $\frac{1}{2} : \frac{1}{2}$  mengsel dus 70% van de 'ruimte' in beslag genomen en haver 30%, hetgeen de sterkere concurrentiepositie van gerst t.o.v. haver weergeeft.

De som van de relatieve opbrengsten, het 'relative yield total',  $RYT = 0,70 + 0,30 = 1,00$ . Indien  $RYT = 1$  dan putten de beide soorten uit dezelfde 'pool' van groeifactoren. De hoogste opbrengst wordt dan geleverd door de soort die de beschikbare groeifactoren het meest efficiënt aanwend. De efficiëntie van een mengsel ligt dan altijd tussen die van beide monocultures in en daarmee ook de opbrengst. Mengteelt levert in dat geval geen meeropbrengst. Dit zien we ook in fig. 1 waar de hoogste opbrengst verkregen wordt met een monocultuur van haver.

Alleen als  $RYT > 1$  zijn er perspectieven voor mengteelt. Dan concurreren de soorten slechts ten dele om dezelfde pool van groeifactoren. Voorbeelden hiervan zijn mengsels van een leguminoos met een niet-leguminoos en mengsels van soorten die een ongelijke groeiperiode hebben.

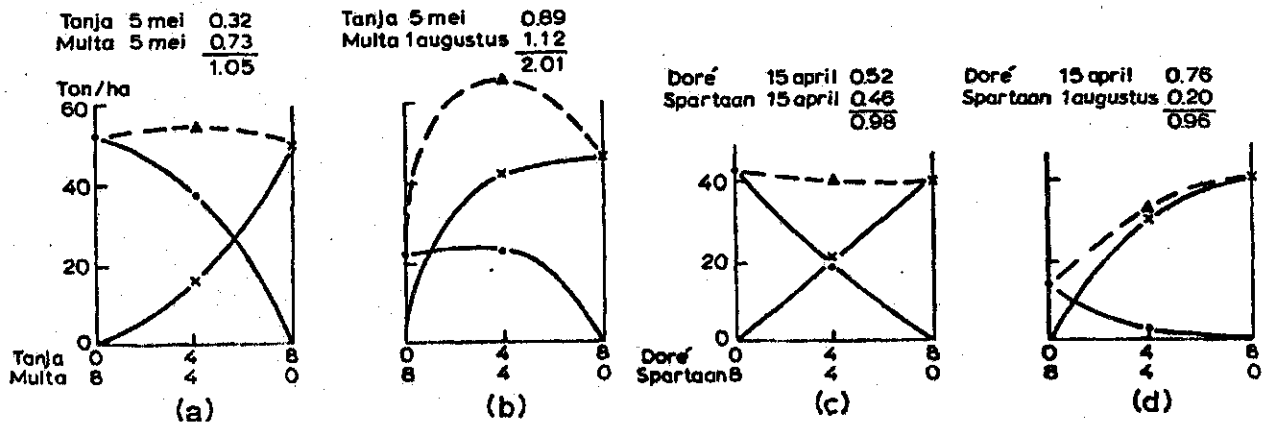
*Mengsels met leguminosen* Mengsels van leguminosen met niet-leguminosen vinden we in de tropen in de vorm van mengsels van peulvruchten als soja, aardnoot of een bonensoort met een graangewas als mais, sorghum of gierst. Ook in onze streken treffen we dit type mengsels aan en wel bij de weidengsels bestaande uit grassen en vlinderbloemigen.

De leguminosen, waartoe de vlinderbloemigen behoren, leven in symbiose met de bacterie *Rhizobium* die in staat is  $N_2$  uit de lucht te binden en in voor de plant bruikbare N-verbindingen om te zetten. Onder N-arme omstandigheden wordt de groei van het gras beperkt door de hoeveelheid N die dat gras uit de bodem opneemt. De vlinderbloemige is dankzij de *Rhizobium* verzekert van voldoende N zodat zijn opbrengst wordt beperkt door andere factoren. Door dit verschil in behoefte tussen de soorten wordt in mengsel het milieu efficiënter geëxploiteerd, hetgeen resulteert in  $RYT > 1$  (fig 2a). Een gras en een vlinderbloemige lopen in mengsel elkaar minder in de weg dan dat zij zichzelf in de monocultures in de weg lopen. In meerjarige mengsels en vooral na maaien komt daar nog bij dat de door *Rhizobium* gefixeerde  $N_2$ , na afbraak van afgestorven delen van de vlinderbloemige, deels ten goede komt aan het gras.



Figuur 2. Relatieve opbrengsten en hun totaal (RYT) voor de tropische vlinderbloemige *Desmodium intortum* en het gras *Setaria anceps* onder N-arme omstandigheden in een milieu rijk aan K (a) en arm aan K (b).

Echter indien het gras door een andere faktor dan N wordt beperkt gaat het mengselvoordeel niet op. In fig. 2b beperkt K de groei van de twee soorten zodat beide concurreren om dezelfde K-voorraad en RYT=1. Weinig perspectieven zijn er ook bij het hoge N-bemestingsnivo dat regel is in de Nederlandse landbouw. In meerjarige mengsels verdwijnt dan bovendien de vlinderbloemige tengevolge van beschaduwing door het gras.



Figuur 3. Invloed van planttijdstip op de concurrentieverhoudingen, tussen aardappelrassen bij een totale dichtheid van 8 planten/m<sup>2</sup>. In de hoofdjes wordt de rasnaam gevolgd door het planttijdstip en de relatieve opbrengst.



*Mengsels van soorten die verschillen in groeiperiode* Gemengd telen van soorten die verschillen in de tijd van hun maximale aanspraken op de groeifactoren verlengt de duur dat het milieu wordt geëxploiteerd. Dit is geïllustreerd in fig. 3 met twee aardappelrassen geteeld in monocultures en  $\frac{1}{2} : \frac{1}{2}$  mengsels. Het ras 'Tanja' werd gepoot op 5 mei en het ras 'Multa' op sommige veldjes op 5 mei en op andere veldjes op 1 augustus. Indien de rassen op hetzelfde tijdstip waren gepoot was de RYT  $\approx 1$ , hetgeen er op wijst dat de rassen om dezelfde groeifactoren concurreerden (fig. 3a). Indien 'Multa' op 1 augustus was gepoot toont het vervangingsdiagram twee bolle curven en RYT  $\approx 2$  (fig. 3b), hetgeen er op duidt dat in het mengsel de rassen elkaars aanwezigheid niet merkten. Dit is niet zo verwonderlijk omdat, op het tijdstip dat de laat-gepootte 'Multa' opkwam, 'Tanja' al volledig was afgestorven.

In een eerder jaar was een gelijksoortig experiment gedaan met de rassen 'Doré' en 'Spartaan'. Echter daar was RYT ongeveer gelijk aan één, ongeacht het poottijdstip van 'Spartaan' (fig. 3c en d). Dus de rassen concurreerden om dezelfde groeifactoren zelfs indien 'Spartaan' pas opkwam nadat 'Doré' was afgestorven. In dit experiment werd alleen voor de eerste pootdatum bemest. Blijkbaar had het vroege ras 'Doré' de voorraad van de beperkende voedingsstof vrijwel volledig uitgeput vóór het tijdstip dat het laat-gepootte ras op het veld verscheen. Wijs geworden door deze ervaring is in de later uitgevoerde proef van fig. 3a en b, een extra bemesting gegeven vlak voor de pootdatum van het late ras. Dit illustreert dat mengteelt van soorten die verschillen in groeiperiode, alleen een opbrengstvoordeel levert als de beperkende groeifactor wordt nageleverd.

*Praktische aspecten* In de traditionele landbouw is risikospreiding vaak een belangrijker motief om gewassen gemengd te telen dan een eventueel opbrengstvoordeel van een mengsel. Bijvoorbeeld, in droge streken combineert een traditionele boer een droogte-gevoelige met een weinig droogte-gevoelige soort. Indien door droogte de teelt van de droogte-gevoelige soort mislukt heeft hij nog altijd de opbrengst van de weinig droogte-gevoelige soort. Mengteelt in de tropen wordt ook toegepast om een vollediger bodembedekking te verkrijgen i.v.m. beheersing van erosie.

In de traditionele landbouw zijn mengsels goed te managen dankzij de inzet van goedkope arbeid. Naarmate de landbouw zich ontwikkelt wordt dit steeds moeilijker, met name wanneer mechanisatie zijn intrede doet. Zo eist éénmalige, machinale oogst een uniform afrijpend gewas. Monocultures lenen

zich ook beter voor rationalisatie: men kan beter inspelen op de wensen van het gewas.

#### Wat bepaalt de concurrentiepositie van een soort?

*Groei-curven in monocultuur* Om een beter inzicht te verkrijgen in de factoren die de concurrentiepositie van een soort in mengsel bepalen zullen we de groei van planten in de tijd volgen. Uit de groeicurve van vrijstaande planten wordt de groeicurve van een plant in een gewas afgeleid. Daaruit zullen we het verloop van de groei van een soort in mengsel afleiden.

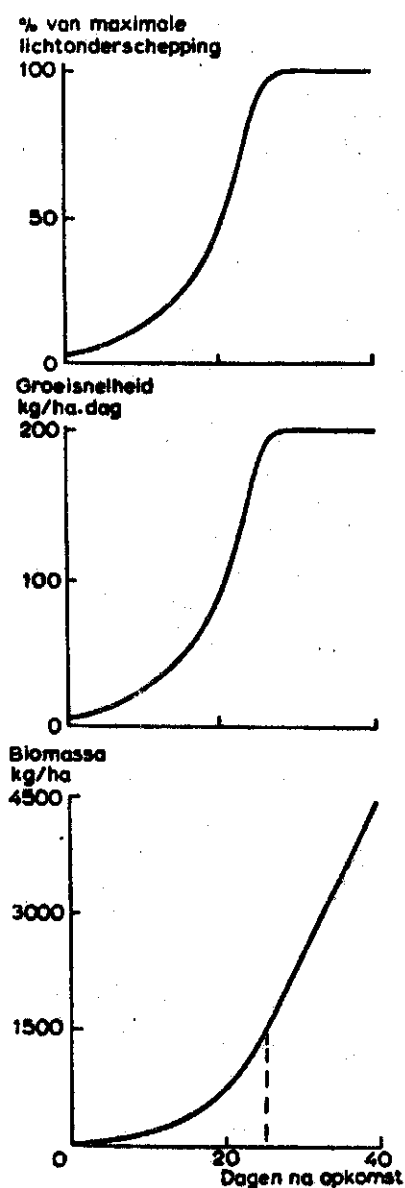
Een vrijstaande plant groeit aanvankelijk exponentieel omdat een konstant deel van de assimilaten wordt geïnvesteerd in nieuwe bladeren, d.w.z. in de uitbreiding van het assimilerend oppervlak. Exponentiële groei houdt in dat het plantgewicht met een konstant percentage per dag toeneemt. Op logaritmische schaal uitgezet ontstaat een lineaire groeicurve. Na verloop van tijd buigt deze curve af omdat in toenemende mate andere organen worden geproduceerd zoals stengels, bloeiwijzen en zaden (fig. 5).

De groeicurve van een plant in een gewas buigt al eerder van exponentieel af omdat in een gewas de planten elkaar gaan beconcurreren om de slechts in beperkte mate aanwezige groeifactoren. De concurrentie remt de planten in hun groei.

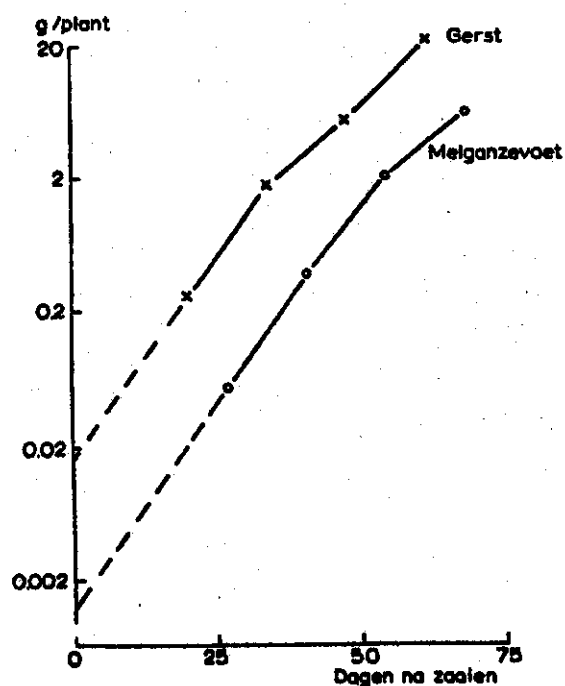
Laten we eerst uitgaan van de situatie waar een gewas goed voorzien wordt met water, N en mineralen. Dan is de groei van het gewas evenredig met de opgevangen hoeveelheid licht (zie hfd. B). De aanvankelijke exponentiële groei van de planten in het gewas houdt in dat de lichtonderschepping van het gewas exponentieel toeneemt totdat het gewas zich sluit. Vanaf dat tijdstip blijft de lichtonderschepping vrijwel maximaal (fig. 4 boven). Omdat de groei evenredig is met de opgevangen hoeveelheid licht, neemt de groeisnelheid aanvankelijk exponentieel toe en blijft vervolgens konstant (hfd. B) (fig. 4 midden). Het totaal gewicht neemt dan, na de exponentiële groei, lineair toe (fig. 4, onder).

*Verloop van de groei in mengsel* Voorgaande beschouwing kunnen we uitbreiden met een beschrijving van de concurrentie tussen twee soorten in mengsel. Als voorbeeld nemen we een potexperiment waar de invloed van het onkruid melganzevoet (*Chenopodium album*) op gerst is bestudeerd. De groei van vrijstaande planten is min of meer exponentieel (fig. 5). Tot het tijd-

stip dat het gewas zich sluit groeien planten in een dichte stand als vrijstaande planten. Daarna assimileert iedere soort overeenkomstig zijn aandeel in het bladerdek (fig. 6, boven). De groeisnelheid is dan konstant.

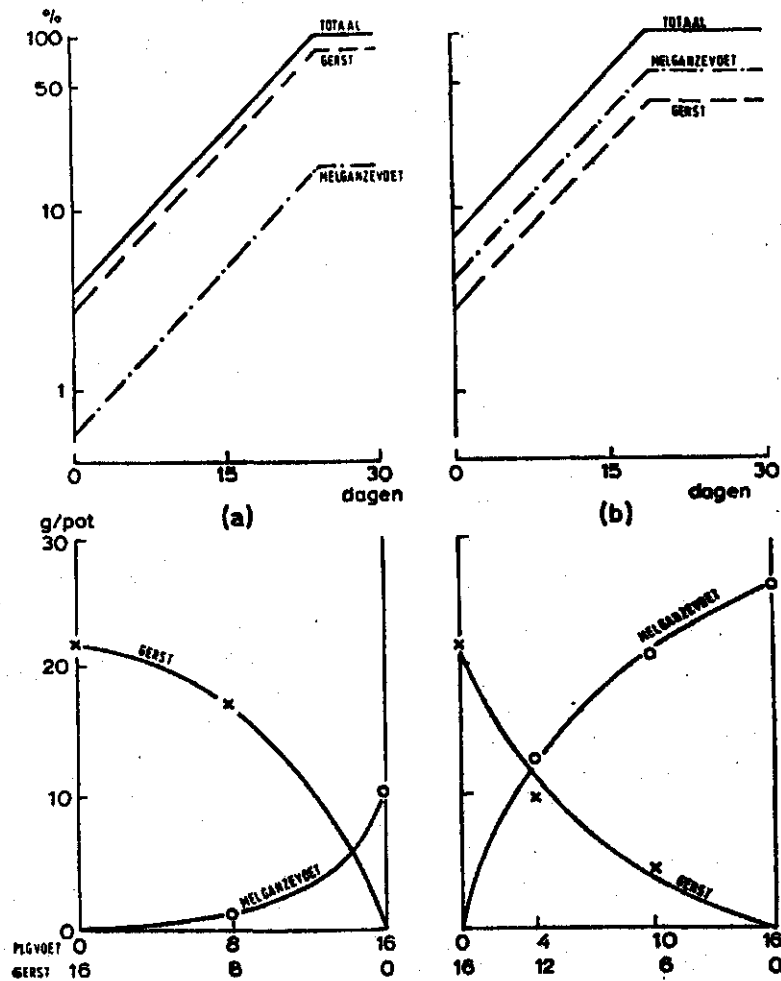


Figuur 4. Tijdsverloop voor de lichtonderschepping uitgedrukt in % van die van een gesloten gewas, voor de groeisnelheid en voor biomassa. Gegevens zijn representatief voor een laat gezaaid somergraan.



Figuur 5. Drooggewichtstoename van vrijstaande planten van gerst en melganzevoet (logaritmische schaal).

In de concurrentieproef van fig. 6a werd melganzevoet 7 dagen eerder gezaaid dan gerst om het verschil in opkomsttijdstip in het veld na te bootsen. Niettegenstaande zijn later zaaitijdstip verwerft gerst een aanmerkelijk groter aandeel in het bladerdek dan melganzevoet zodat ook zijn groeisnelheid in de lineaire fase groter is. Dit geeft hem het concurrentievoordeel dat uit het vervangingsdiagram blijkt. Melganzevoet kunnen we



Figuur 6. Concurrentie tussen gerst en melganzevoet indien melganzevoet 7 dagen eerder (a) en 21 dagen eerder (b) dan gerst is gezaaid.  
 Boven: groeisnelheid van de soorten in het [:] mengsel, uitgedrukt in % van de maximale gewasgroeisnelheid (logaritmische schaal).  
 Onder: vervangingsdiagrammen na resp. 48 en 46 dagen na zaaien van gerst.

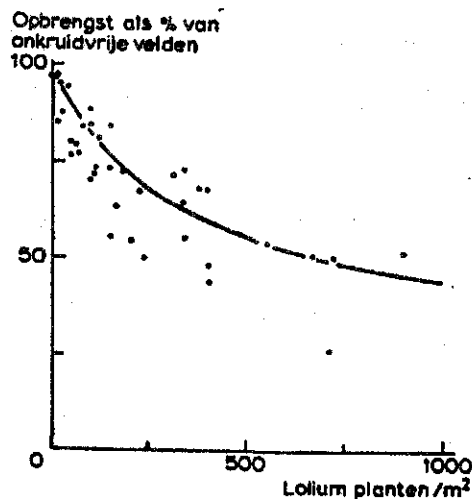
een groter aandeel in het bladerdek laten verwerven door hem nog vroeger te zaaien, d.w.z. door zijn groeicurve naar links te verschuiven. Indien 21 dagen eerder gezaaid dan gerst blijkt melganzevoet de sterkere concurrent (fig. 6b).

*Factoren die de concurrentiepositie bepalen* Uit fig. 6 leren we dat die soort de sterkste concurrent is die ten tijde dat de concurrentie aanvangt zich de beste positie heeft verworven. Bij concurrentie om licht betekent dit het grootste aandeel in het bladerdek ten tijde dat het gewas zich sluit. Door de groei op logaritmische schaal uit te zetten zien we dat bij eenzelfde groeisnelheid (gelijke helling van de curven) dit aandeel overeenkomt met de startpositie op tijdstip 0. Een goede startpositie wordt verkregen met een groot initieel gewicht per plant. Het gewicht van een

kiemplant van gerst is aanmerkelijk groter dan dat van een kiemplant van melganzevoet (fig. 5) dankzij een grotere zaadreserve. Het zaadgewicht van gerst is 40 mg en dat van melganzevoet is 0,8 mg.

De slechte startpositie van melganzevoet hebben we verbeterd door hem vroeger te zaaien zodat zijn gewicht ten tijde dat gerst opkomt groter is dankzij zijn vroegere start.

Het startgewicht van een soort per  $m^2$  is het produkt van het gewicht per kiemplant x het aantal kiemplanten per  $m^2$ . Hoe groter de onkruidichtheid des te sterker wordt de opbrengst van het gewas gereduceerd (fig. 7). Merk op dat in fig. 7 een 'additieve reeks' is weergegeven waar uitgegaan wordt van een bepaalde dichtheid van het gewas waaraan verschillende aantallen onkruidplanten worden toegevoegd. Additieve experimenten sluiten beter bij de praktijk van het onkruidprobleem aan terwijl vervangingsexperimenten meer zijn afgestemd op het mengteeltonderzoek.



Figuur 7. Invloed van het aantal planten van *Lolium rigidum* op de korrelopbrengst van tarwe op praktijkvelden in West-Australië bij een dichtheid van 150 tarweplanten/m<sup>2</sup>.

In de concurrentiestrijd met gerst zou melganzevoet iets van zijn slechte start hebben kunnen goed maken als hij in de aanvangsfase sneller zou groeien dan gerst. Dit is echter niet het geval gezien de voor beide soorten gelijke relatieve groeisnelheid van  $0,14 \text{ dag}^{-1}$  (fig. 5).

De groeisnelheid van een soort in de lineaire fase werd, bij licht als groeibeperkende faktor, evenredig gesteld met het aandeel van die soort in het bladerdek. Een lange soort zal echter meer licht onderscheppen dan op basis van zijn aandeel in het bladerdek verwacht wordt. De concurrentie-

de lange blijven dan niet konstant, zoals in fig. 6. De kortere soort verliest zijn positie ten koste van de kortere soort. Deze verandering in de 'ruimte' is vooral bij meerjarige belangrijk (p. 11).

Samenfassend kan gesteld worden dat de concurrentiepositie van een éénjarige soort sterk bepaald wordt door zijn start: zaai- of opkomsttijd, aantal planten waarmee die soort in het mengsel ongunstiger is. Ook van belang is zijn relatieve groeisnelheid vroeg in de winter, en, bij concurrentie om licht, zijn lengte.

#### Literatuur

##### Overzichtsartikelen:

- Arnold, C.M., 1963. Competition among crop and pasture plants. *Adv. Agron.* 16: 1-118.
- Arnold, B.R., 1978. Plant interactions in mixed crop-livestock systems. In: R.I. Papendick et al. (eds): *Multiple cropping systems*. *Adv. Agron.* Special Publ. 27: 129-169.

##### Analyse van vervangingsexperimenten:

- de Wit, C.T., 1960. On competition. *Versl. landb. Inst.* 66(8): 82 pp.

##### Mengingeleit:

- Papendick, R.I., P.A. Sanchez & G.B. Triplett, 1970. *Crop-livestock cropping*. *Am. Soc. Agron.*, Special publ. 27.
- Spitters, C.J.T., 1980. Competition effects within mixed stands. In: R.G. Hurd et al.: *Opportunities for increased crop yields*. Pitman Publ., Boston. pp. 219-231.

##### Concurrentie met onkruiden:

- Spitters, C.J.T. & J.P. van den Bergh, 1981. In: V. Holzer & M. Numata (eds): *Biology and ecology of weeds*. *Monographiae Biologicae*, Junk Publ., Den Haag.

WISSELWERKING TUSSEN PLANTEN DOOR CONCURRENTIE BIJ MEERJARIGE SOORTEN  
J.P. van den Bergh, CABO, Wageningen.

INLEIDING

Het grote verschil tussen éénjarige en meerjarige planten in verband met de onderlinge wisselwerking is dat het gedeelte van de plant waar de overblijvende of meerjarige plant het volgende groeiseizoen vrolijk mee verder gaat, juist bij de éénjarige plant verloren gaat (stoppel, ondergrondse delen). Dit betekent dat bij de overblijvende soorten elk jaar een herverdeling van reeds bezette ruimte plaats vindt, terwijl bij éénjarigen steeds opnieuw de lege ruimte moet worden bezet door kiemplanten.

Spitters heeft het uitvoerig gehad over dit laatste aspect en de herverdeling van reeds bezette ruimte binnen hetzelfde groeiseizoen nadat het gewasoppervlak zich heeft gesloten. Wij zullen het nu hebben over de concurrentieverhoudingen van snede op snede of jaar tot jaar in mengsels of vegetaties.

Vervangingsreeksen

De onderlinge beïnvloeding van plantesoorten wordt vaak bestudeerd aan de hand van vervangingsreeksen (15), waarbij de opbrengsten van de soorten in de mengsels worden vergeleken met hun resp. opbrengsten in monocultuur. Als voorwaarde geldt hierbij dat de totale zaai- of plantdichtheid van meng- en monoculturen gelijk is. Nu kunnen in vervangingsdiagrammen de opbrengsten per oppervlakte-eenheid van de afzonderlijke soorten worden uitgezet tegen hun plantfrequentie (Fig.1).

De mate waarin de curven bol dan wel hol staan vormt een graadmeter voor het winnen dan wel verliezen van de soorten.

Om de prestaties van de soorten wat de bezetting van de ruimte betreft beter met elkaar te kunnen vergelijken, kunnen de absolute opbrengsten in dimensieloze relatieve opbrengsten (4) worden omgerekend. De

'relatieve opbrengst' ( $r$ ) van een soort is het quotient van zijn opbrengst in het mengsel en zijn opbrengst in monocultuur.

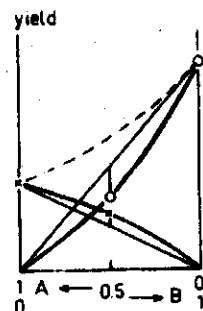


Fig. 1

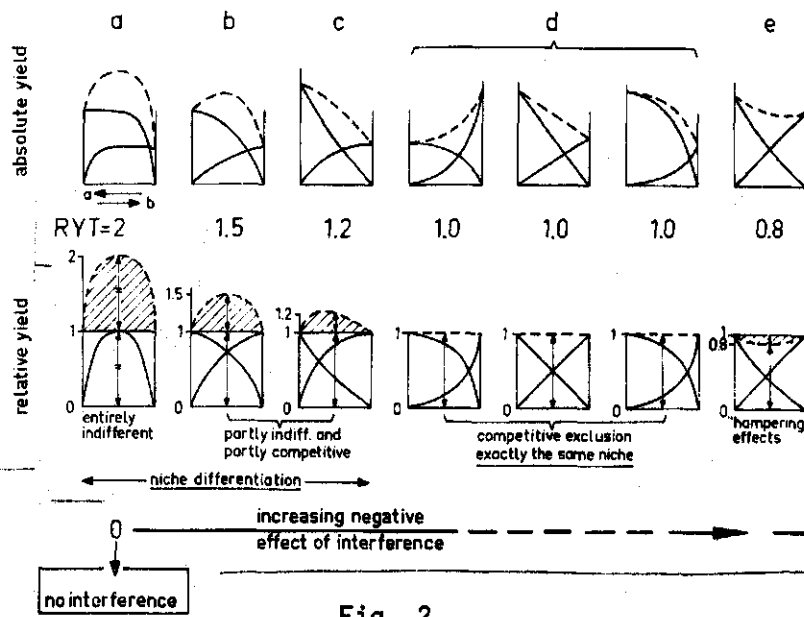


Fig. 2

In Fig. 2a zijn de curven in het vervangingsdiagram identiek aan standruimtecurven, d.w.z. dat de soorten elkaar geheel niet beïnvloeden (6). Dit betekent dat de relatieve opbrengsten van beide soorten in het 50/50-mengsel gelijk zijn aan 1 en de som van de relatieve opbrengsten (RYT = Relatieve Yield Total) gelijk aan 2. Van links naar rechts worden deze curven in de vervangingsdiagrammen van Fig. 2 echter steeds afhankelijker van elkaar: eerst zijn de beide curven nog bol (Fig. 2b), maar in mindere mate dan in het voorgaande geval (Fig. 2a). In het volgende diagram wordt de bolle curve gedeeltelijk gecompenseerd door een holle curve (Fig. 2c) en vervolgens is de ene curve precies in dezelfde mate bol als de andere hol (Fig. 2d). In deze volgorde bezetten de soorten in toenemende mate dezelfde ruimte, hetgeen tevens tot uitdrukking komt in de waarde van RYT die afneemt van 2 naar 1. Bij RYT = 1 bezetten de soorten precies dezelfde ruimte (Fig. 2d) en een mengsel zal niet meer opbrengen dan de meest opbrengende monocultuur (4, 7, 12). Het is duidelijk dat in dit geval de sterkste soort de zwakste soort geheel uit het mengsel zal verdrijven. In de gevallen dat RYT > 1 is kunnen daarentegen stabiele evenwichten optreden (9), aangezien de soorten gedeeltelijk verschillende ruimten bezetten, bijv. binding van luchtstikstof door leguminosen (17), verschillen in bewortelingsdiepte (2, 3) enz., maar ook verschillen in groeiperiode (18). Tenslotte wijst RYT < 1 (Fig. 2e) op een ander mechanisme dan alleen op



concurrentie om dezelfde ruimte. In dit geval zou er sprake kunnen zijn van giftige afscheidingsprodukten of van bijv. een ziekte waarvan de soort die hem bij zich draagt geen schade ondervindt, terwijl de buursoort er wel van te lijden heeft (11).

### EEN KASPROEF

Wanneer we het ingewikkelde proces willen bestuderen van de wisselwerking tussen plantesoorten in een vegetatie, lijkt het gewenst met eenvoudige proeven te beginnen, waarbij twee soorten in een homogeen milieu groeien.

In Fig. 3 is het verloop van de concurrentiestrijd weergegeven tussen Engels raaigras (L) en reukgras (A) in potten onder geconditioneerde omstandigheden (4). In deze vervangingsdiagrammen zijn voor de opeenvolgende 3-wekelijkse sneden de opbrengsten uitgezet tegen de relatieve plantfrequentie van reukgras ten tijde van de 2e snede. Vanaf de 2e snede gaan de curven die betrekking hebben op Engels raaigras steeds

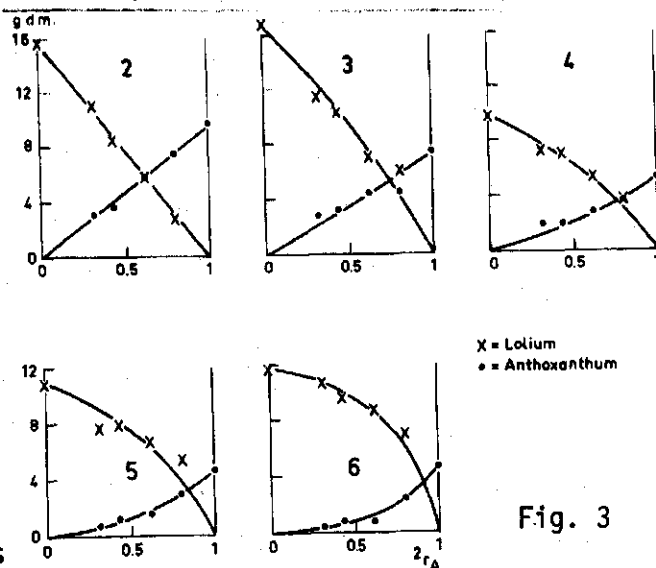


Fig. 3

meer bol staan, terwijl die van reukgras relatief in dezelfde mate steeds meer hol gaan staan. De RYT = 1, zodat wanneer de omstandigheden niet wijzigen, reukgras op den duur geheel door Engels raaigras zal worden verdrongen. De snelheid waarmee dit proces plaats vindt kan worden weergegeven met de relatieve vervangingsnelheid

$$(n+1)\rho_{LA} = \frac{(n+1)n_{rL} / n_{rL}}{(n+1)n_{rA} / n_{rA}}$$

Wanneer  $\rho$  op een log. schaal wordt uitgezet tegen de tijd (Fig. 4) ontstaan koerslijnen (16), waarvan de helling aangeeft hoe snel Engels raaigras reukgras verdringt. Het regelmatige verloop van deze koerslijn is het gevolg van de geconditioneerde omstandigheden waaronder deze proef is genomen.

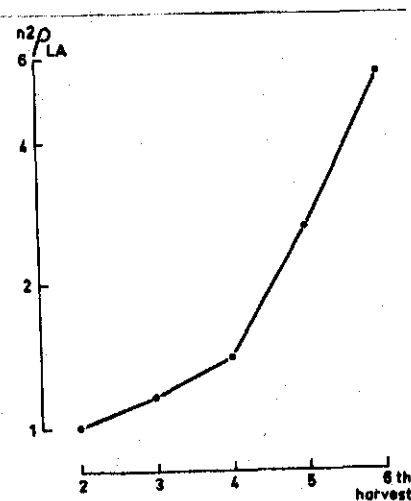


Fig. 4

EEN VELDPROEF

Het verloop van de concurrentiestrijd tussen Engels raai gras (x) en kropaar (•) in een veldproef (7) vertoont een veel onregelmatiger beeld dan dat in de voorgaande proef. Hier spelen zowel seizoens- als jaarin-vloeden een belangrijke rol. Wanneer we de opbrengsten van de monoculturen van de twee eerste sneden van elk jaar vergelijken, dan is het duidelijk dat Engels raai gras in het voorjaar het meest opbrengt, terwijl kropaar pas in de zomer goed op gang komt (vooral 1966, Fig. 5). Te beginnen met de zomer van 1966 gaat Engels raai gras duidelijk van kropaar verliezen, hetgeen aan het eind van 1968 praktisch in een monocultuur van kropaar resulteert.

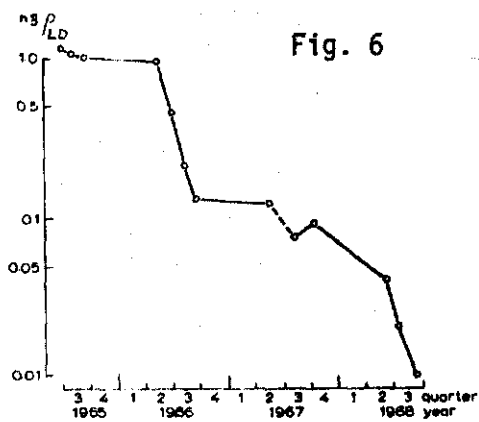
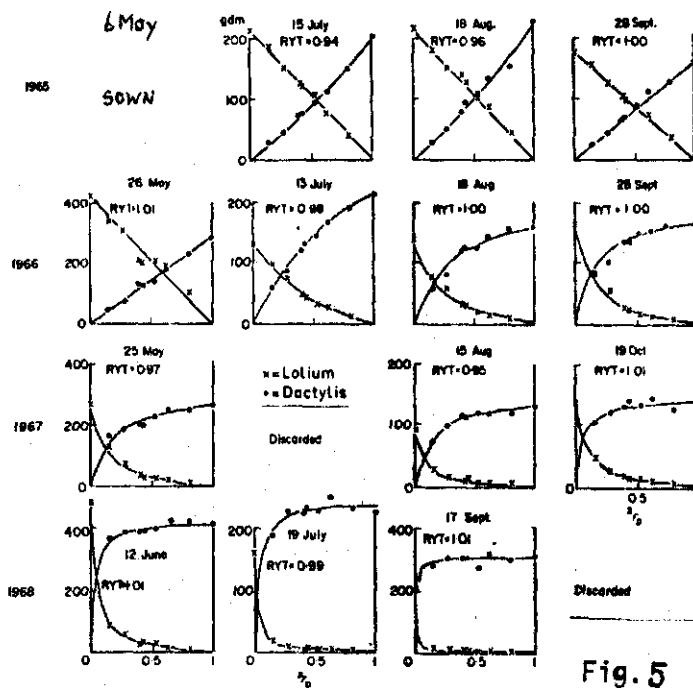


Fig. 6

Fig. 5

Aan de koerslijn (Fig. 6) is te zien dat in het droge jaar 1967 de opmars van kropaar duidelijk vertraagd is (horizontaal verloop), maar dat in het jaar daarvoor en daarna kropaar met een zelfde snelheid Engels raai gras verdringt (evenwijdige lijnstukken). Ondanks de grote wisselingen in het weer en het duidelijk verschillend reageren van de soorten daarop, zijn de RYT-waarden

(Fig. 5) ongeveer gelijk aan 1. De soorten bezetten dus dezelfde ruimte en een mengsel heeft wat opbrengst betreft geen voordeel boven de meest opbrengende monocultuur.

VERGELIJKING VAN EEN KASPROEF MET EEN VELDPROEF

In de volgende potproef (4) is de invloed van de pH nagegaan op de concurrentie tussen kropaar (D) en gewoon struisgras (A). De koerslijnen in Fig.7 tonen aan dat het grote effect van de pH op de concurrentiestrijd tussen deze twee soorten vóór de eerste oogst plaats vindt, hetgeen veroorzaakt werd door een slechte uitstoeling van de kiemplanten van kropaar bij de laagste pH. Na de eerste snede beïnvloedt de pH het verloop van de concurrentie niet meer, gezien het evenwijdige verloop van de koerslijnen. Op de lange duur verdringt kropaar gewoon struisgras bij al de pH's (omhoog lopende koerslijnen).

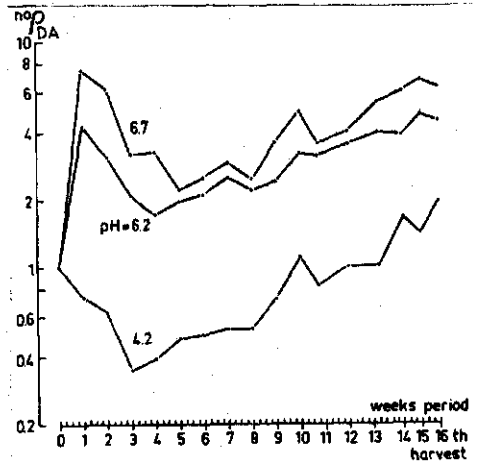


Fig. 7

Dit schijnt in tegenspraak met het resultaat van veldje 18 op het 120 jaar oude proefveld in Rothamsted (14). Vijftig jaar nadat in 1920 met bekalking werd gestart, is op het onbekalkte gedeelte (pH = 4) kropaar (D) bijna verdwenen en gewoon struisgras (A) met 83 gewichtsprocenten aanwezig (Fig. 8). Daarentegen is op het matig (pH = 7) en zwaar bekalkte gedeelte (pH = 8) gewoon struisgras bijna verdwenen en kropaar de dominante soort.

De verklaring voor dit tegen- gestelde resultaat van pot- en veldproef moet waarschijnlijk gezocht worden in het feit dat de planten in de potproef zich alleen generatief (3-wekelijkse sneden) konden uitbreiden, terwijl de soorten zich in het veld ook vegetatief konden vermenigvuldigen (hooisnede). Immers kropaar werd alleen in de vestigingsfase, dus bij de kieming uit zaad, door een lage pH geremd.

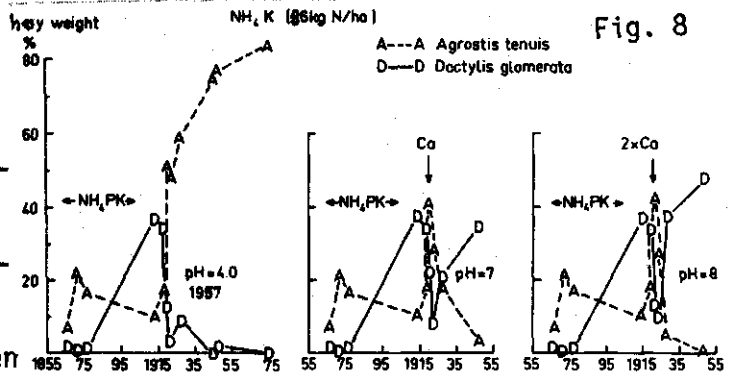


Fig. 8

## SOORTENRIJKDOM EN DROGE STOF PRODUCTIE

Onderzoek in Engeland (1) heeft aangetoond dat in grasland bij een opbrengst tussen 4 en 7 ton droge stof/ha het soorten-aantal maximaal is. Boven de 7 ton onderdrukken enkele hoog opgroeiende soorten de overige soorten (lichtconcurrentie) en beneden de 4 ton zijn de milieuomstandigheden z6 extreem, dat alleen enkele gespecialiseerde soorten dit kunnen overleven. In dit laatste geval verdwijnen de andere soorten dus niet vanwege concurrentie, maar omdat het milieu ongunstig voor hen is.

In Fig. 9 is het aantal graslandsoorten dat in het botanische monster gevonden werd op drie hooilandobjecten van een 20 jaar oud proefveld (zie volgende hoofdstuk) uitgezet tegen de tijd. Het aantal soorten van het onbemeste object en het PK-object blijft hoog. Op deze objecten is de gemiddelde droge-stofopbrengst gedurende de laatste zes jaar

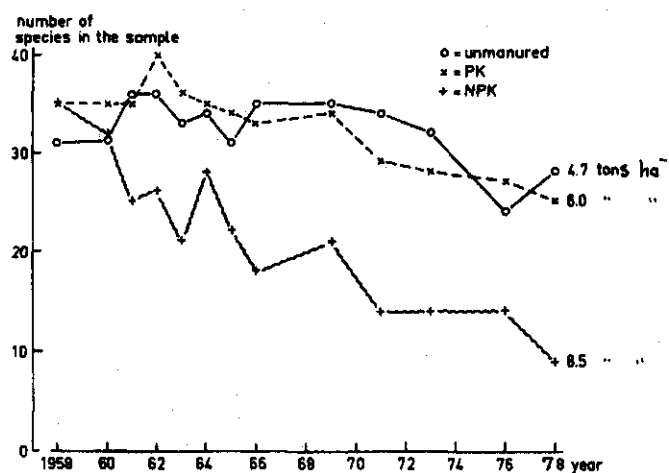


Fig. 9

resp. 4.7 en 6.0 ton/ha. Dit zijn produkties waarbij volgens het Engelse onderzoek de grootste soortenrijkdom verwacht kan worden. Het aantal soorten op het NPK-object met een gemiddelde opbrengst van 8.5 ton/ha daarentegen neemt regelmatig af en daalde na 20 jaar tot beneden de 10. In dit geval was de concurrentie om licht, veroorzaakt door de hoog opgroeiende grassen, de dominerende faktor.

## DYNAMIEK VAN SOORTEN OP BLIJVEND GRASLAND

Op oud blijvend grasland gaat zelden één soort domineren; hier groeien vele soorten in een (schijnbaar) evenwicht naast elkaar. Nauwkeuriger observatie echter laat zien dat er grote fluctuaties optreden in hun frequentie van voorkomen.

Gedurende 20 jaar is een voormalig wisselend gebruikt oud grasland gedeeltelijk beweid en gedeeltelijk gehooid aan het eind van juni met een 2 snede in oktober (5, 10). De behandelingen zijn o.a. 0, PK, NPK met op de beweide en gehooide veldjes resp. 40 kg  $P_2O_5$ , 60 kg  $K_2O$ ,

60 kg N/ha en 120 kg  $P_2O_5$ , 400 kg  $K_2O$ , 100 kg N in het voorjaar en 60 kg N/ha na hooien. De gebruikte meststoffen zijn superfosfaat, kaliumsulfaat en ammonium nitraat. De belangrijkste soorten waren (in afnemende volgorde van F%): rood zwenkgras (F, zie Fig. 10), gewoon struisgras (A) reukgras, witbol (H), veldzuring, goudhaver, beemdlangbloem (B) en Engels raaigras (L). De botanische samenstelling is bepaald volgens de  $1/4 \text{ dm}^2$ -frequentie methode van De Vries (13).

Onbemeste veldjes. Op de beweidde veldjes zijn de F% "min of meer" constant (Fig. 10a). Op de gehooide veldjes zijn de fluctuaties echter veel groter. In de eerste plaats veroorzaakte de overgang van wisselweide naar echt hooiland een soort schok, hetgeen gedurende de eerste 6 jaar duidelijk aan de F%'s van sommige soorten te zien is (Fig. 10b). In de tweede plaats vindt op de gehooide objecten naast vegetatieve reproductie ook veel generatieve reproductie plaats: kieming en vestiging worden sterk beïnvloed door verschillen in weersomstandigheden.

PK-veldjes. De grotere vruchtbaarheid stimuleert de produktieve grassen, met als gevolg dat de minder produktieve grassen zoals gewoon struisgras (A) en reukgras achteruit gaan (Fig. 10c en d). Het meest opvallende verschil tussen de beweidde en gehooide veldjes is de toename van Engels raaigras (L) op de eerste en de toename van kropbaar (D) op de laatste.

NPK-veldjes. Op deze veldjes treedt de meeste dynamiek op als gevolg van de toegenomen vruchtbaarheid (Fig. 10g en h), vooral op het gehooide object. Fig. 10h laat zien hoe de produktieve grassen achtereenvolgens duidelijke opkomst- en ondergang curven vertonen.

Eerst stijgt het F% van beemdlangbloem (B) binnen 5 jaar tot het maximum van 100 en blijft op dat niveau gedurende de volgende 10 jaar. Intussen vertoont veldbeemdgras (V) een opkomst- en ondergang curve, gevolgd door kropbaar (D). Daarna gedraagt de duplo zich totaal verschillend. Op de ene "explodeert" Frans raaigras (O) binnen 2 jaar, terwijl op de andere fluitekruid (*Anthriscus silvestris*) enorm toeneemt. De meest recente ontwikkeling is de vorming van een monocultuur van kweek (E) op de ene duplo en een sterke toename van Frans raaigras op de andere.

Legenda

- A = *Agrostis tenuis*
- B = *Alopecurus pratensis*
- D = *Dactylis glomerata*
- E = *Elytrigia repens*
- F = *Festuca rubra*
- H = *Holcus lanatus*
- L = *Lolium perenne*
- O = *Arrhenatherum elatius*
- P = *Poa trivialis*
- V = *Poa pratensis*

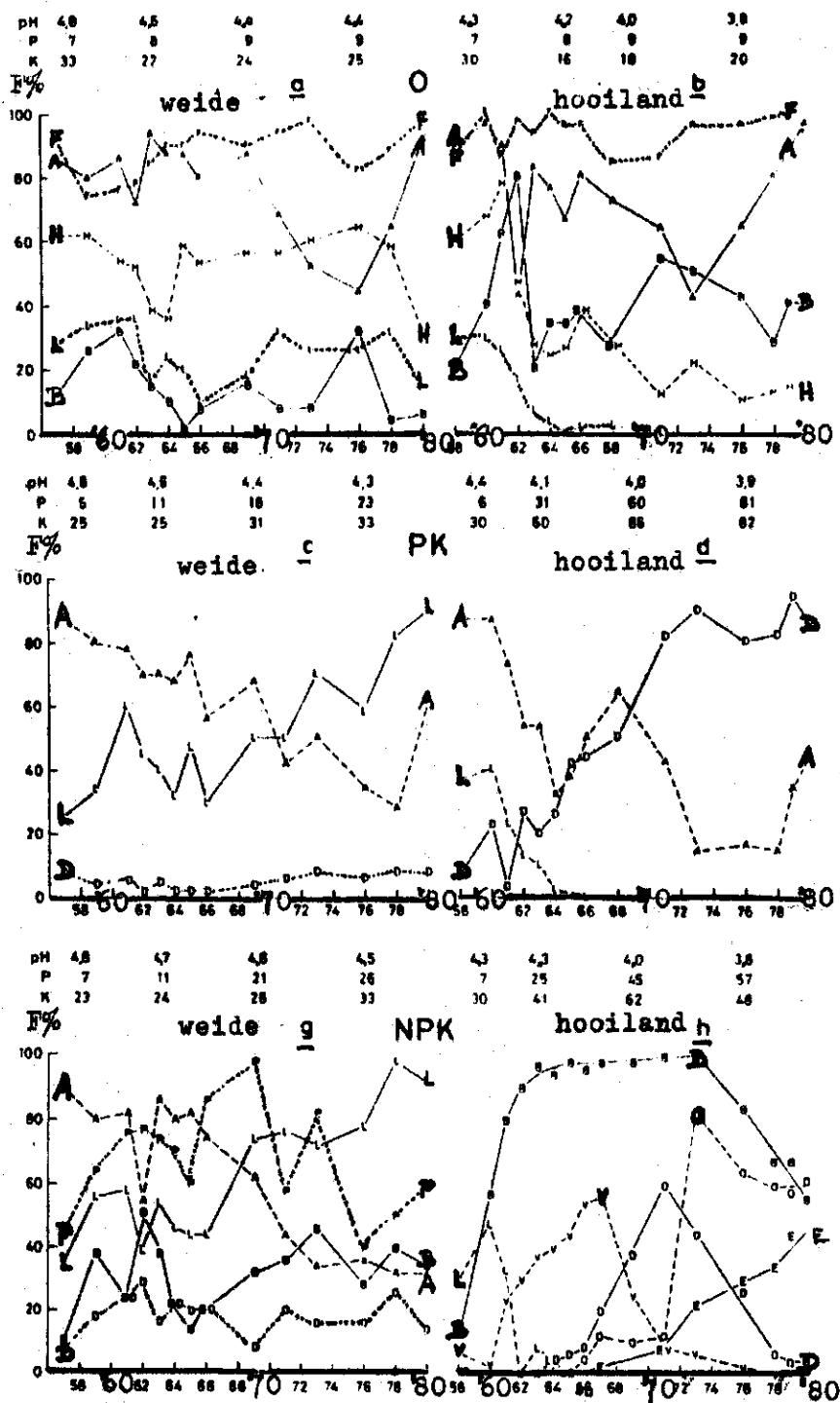


Fig. 10. Frequentie percentages van enkele grassoorten op verschillende veldjes van het 20 jaar oude proefveld (zie tekst) uitgezet tegen de tijd. Bovenaan de grafieken zijn enkele bodemeigenschappen vermeld, die bepaald zijn in de op de horizontale as aangegeven jaren.  
 pH = pH-KCl, P = mg P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>/100 g grond, K = mg K<sub>2</sub>O/100 g grond.

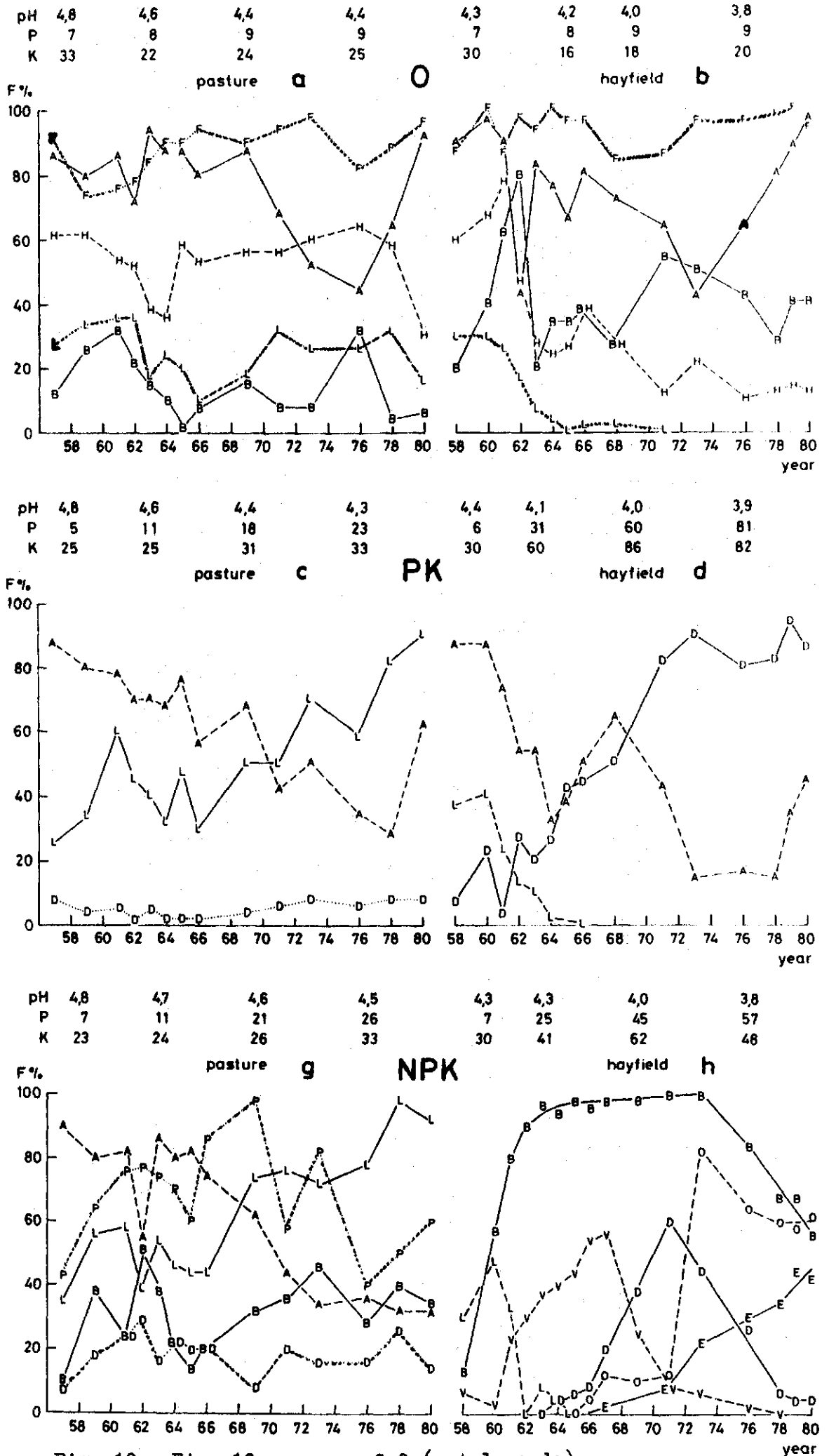


Fig. 10 - Fig. 10 van pag. G 8 (met legenda)  
 Frequentiepercentages van enkele grassoorten.

## SLOTOPMERKING

Het is duidelijk dat de bovengenoemde dynamiek niet op een eenvoudige manier verklaard kan worden. Er kunnen korte fluctuaties optreden (van jaar tot jaar), lang durende fluctuaties ( $\pm 10$  jaar) en langzaam voortschrijdende tendenzen (meer dan 20 jaar). Voor het beheer van graslanden is het van belang te weten of deze veranderingen te wijten zijn aan cyclische processen of blijvend van aard zijn (successie). Om hier meer inzicht in te krijgen zullen waarnemingen moeten worden gedaan aan bijv. de periodiciteit van de bloem- en zaadproductie, kieming en vestiging, sterfte, ziekten en plagen enz. Pas als het relatieve belang van deze processen bekend is, is het mogelijk bij eventuele ongewenste veranderingen in de vegetatie maatregelen te nemen.

## LITERATUUR

1. Al-Mufti, M.M., C.L. Sydes, S.B. Furness, J.P. Grime & S.R. Band. 1977. A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *J. Ecol.* 65: 759-791.
2. Berendse, F., 1979. Competition between plant populations with different rooting depths. I. Theoretical considerations. *Oecologia* 43: 19-26.
3. Berendse, F., 1980. Competition between plant populations with different rooting depths. II. Evidence from pot experiments. *Oecologia* (in press).
4. Bergh, J.P. van den. 1968. An analysis of yields of grasses in mixed and pure stands. *Agric. Res. Rep.* 714: 1-71.
5. Bergh, J.P. van den, 1979. Changes in the composition of mixed populations of grassland species. In: M.J.A. Werger (Ed.), *The study of vegetation*. Junk, The Hague. p. 59-80
6. Bergh, J.P. van den & W.G. Braakhekke. 1978. Coexistence of plant species by niche differentiation. In: A.H.J. Freysen & J.W. Woldendorp (ed.), *Structure and functioning of plant populations*. Verh. Kon. Ned. Akad. Wet., Afd. Natuurk. 2e reeks, 70: 125-138. North-Holland Publ. Co., Amsterdam.
7. Bergh, J.P. van den & W.Th. Elberse. 1970. Yields of monocultures and mixtures of two grass species differing in growth habit. *J. appl. Ecol.* 7: 311-320.
8. Bergh, J.P. van den & C.T. de Wit, 1960. Concurrentie tussen thimothee (*Phleum pratense* L.) en reukgras (*Anthoxanthum odoratum* L.). *Jaarboek Inst. Biol. Scheik. ond. landbouwgewassen, Wageningen*, p. 155-166.
9. Braakhekke, W.G. 1980. "On coexistence": a causal approach to diversity and stability in grassland vegetation. *Agric. Res. Rep.* 902.
10. Elberse, W.Th. 1966. Invloed van gebruik en bemesting op botanische samenstelling en productie van verwaarloosd grasland. I.B.S. (Wageningen), Versl. No. 40: 1-12.
11. Sandfaer, J. 1970. An analysis of competition between some Barley varieties. *Danish Atomic Energy Comm., Risø Rep.* 230: 1-114.
12. Trenbath, B.R. 1974. Biomass productivity of mixtures. *Adv. Agron.* 26: 177-210.
13. Vries, D.M. de. 1937. Methods of determining the botanical composition of hayfields and pastures. *Rep. 4th Intern. Grassl. Congr., Aberystwyth*. pp. 474-480.
14. Williams, E.D. 1978. Botanical composition of the Park Grass Plots at Rothamsted, 1856-1976. *Rothamsted Exp. Sta., Harpenden*. pp. 1-61.
15. Wit, C.T. de. 1960. On competition. *Versl. landbouwk. Onderz.* 66(8): 1-82.
16. Wit, C.T. de & J.P. van den Bergh. 1965. Competition between herbage plants. *Neth. J. agric. Sci.* 13: 212-221.
17. Wit, C.T. de, P.G. Tow & G.C. Emmik. 1966. Competition between legumes and grasses. *Agric. Res. Rep.* 687: 1-30.



EVOLUTIE IN DE BENADERING VAN ONKRUID IN DE  
LANDBOUWPLANTENTEELT

door

W. van der Zweep

Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek

Afd. Onkruidkunde

Wageningen.

1. Inleiding

In deze Heterosiscursus wordt relatief veel aandacht aan onkruid besteed. Dit zou een ondersteuning kunnen zijn van de angelsaksische uitspraken, dat "agriculture is a controversy with weeds" en dat "weeds are consequences of agriculture". Nu is de landbouwplantenteelt een dispuut, dus een confrontatie, met niet alleen onkruiden, maar tevens met tal van andere organismen. Men vraagt in de plantenteelt a.h.w. om ziekten, plagen en onkruiden. In een op een natuurlijke groeiplaats bestaand ingewikkeld opererend systeem gaat men ingrijpen. Het systeem wordt veranderd in een ander, waarin aan één of een beperkt aantal door de mens gewenste organismen de centrale plaats wordt toegewezen. Onlangs heeft Kuenen hier ook nog eens op gewezen: de landbouw is een ingreep in een op een groeiplaats bestaande enorme concurrentiestrijd tussen populaties van plant-aardige en dierlijke organismen (van een biologisch evenwicht is nooit sprake). De konsekwentie van de ingreep is het optreden van populatie uitbarstingen: ziekten, plagen en onkruiden treden op. Gewasbescherming tegen biotische factoren is in feite populatiebeheer, het binnen aanvaardbare proporties houden van ongewenste "share croppers" van groeiplaatspotenties en primaire producties. De vraag of deze problematiek bij onze huidige teelttechnieken en bij de huidige vorm en omvang van de teeltarealen anders ligt dan vroeger is een interessant terrein van studie. Men leeft momenteel sterk in de veronderstelling, dat als er in onze streken nu per teler of regionaal gezien iets mis gaat wat betreft ziekten en plagen de klappen zwaarder aankomen dan vroeger, toen er een meer in tijd en ruimte gevarieerde landbouw was. Over de relatie tussen gewasvariatie in tijd en het optreden van onkruiden is wel het een en ander bekend (vruchtwisselingskonsekwenties). Als analyse voor onkruiden van de relatie tussen vorm en grootte van teeltarealen en aard en intensiteit van het onkruidprobleem staan minder gegevens ter beschikking. Het komt mij voor dat bij gelijkblijvende teelttechnieken de aard van de onkruidproblemen bij areaalvergroting niet ingrijpend verandert, al heeft hun toegenomen omvang voor de teler wel konsekwenties.

Terugkomend op de uitspraak dat "agriculture is a controversy with weeds", is het uiteraard van belang vast te stellen óf en hoe in dit dis-

punt de argumenten, beter gezegd de wapens, die in de strijd geworpen worden (aan beide kanten), veranderingen hebben ondergaan. Ook is er de vraag of de opponenten elkaar met andere ogen zijn gaan volgen. Vandaar even commentaar op de titel van deze voordracht.

## 2. Titel van deze voordracht

De voordracht gaat over de benadering van onkruid in de landbouwplantenteelt. In de titel is met opzet, misschien gevoelsmatig als conclusie, voor het woord evolutie gekozen. Dit is een persoonlijke keuze, er staat niet revolutie. Dit laatste zou op een radicale verandering in ons denken over onkruiden hebben geduid. Toch moeten we ons antwoord op de vraag: evolutie of revolutie? eigenlijk nog even open laten. In de landbouwplantenteelt is het arsenaal van beschikbare bestrijdingstechnieken, speciaal door de opkomst van de chemische onkruidbestrijding, de laatste kwart eeuw wel zeer ingrijpend gewijzigd. Ondergingen de benaderingen van onkruidproblemen en de felheid van bestrijding echter ook zulke sterke wijzigingen? Nagegaan dient te worden hoe het benaderingsproces zich in de landbouwplantenteelt ontwikkelt, hoe het zich afgespeeld heeft en wat we in de toekomst op dit gebied kunnen verwachten. Of er dus indicaties van veranderingen zijn.

Een belangrijk punt is al bij wie we deze benadering gaan volgen. Enerzijds is er de plantenteler, de hoofdpersoon laten we maar zeggen. Op zijn terrein wordt de bestrijding uitgevoerd, van onkruid en andere organismen aan wie veelal geen of op zeer kritische wijze ter plekke gebruiksrechten gegeven worden. In zijn doen en laten wordt de teler gemotiveerd door de omstandigheden waarin hij verkeert. Hij wordt in zijn problematiek geconfronteerd met de wetgever en met opvattingen in zijn directe omgeving, bij voorlichtings-, commerciële- en onderzoekinstanties. Al deze betrokkenen kijken op hun manier tegen onkruid en onkruidbestrijding aan en kunnen het gedrag van de individuele boer beïnvloeden.

## 3. Enkele historische punten

Mijn inzicht in de historie van de onkruidbestrijding is nog té summier om een volledige schets te kunnen geven van de benadering van onkruid in verleden tijden. Over het onderwerp zijn geen samenvattende gegevens te vinden en een bronnenstudie vereist veel tijd. Het lijkt er echter op dat (hoewel in mindere mate dan bij ziekten en plagen) ook onkruiden als door het lot vastgestelde ongemakken werden beschouwd, waarmee nu eenmaal geleefd diende te worden. Van ziekten en plagen was de oorzaak veelal onbekend en mysterieus en er viel weinig tegen te doen. Tegen onkruiden kon door handwieden of met eenvoudige mechanische apparatuur nog opgetreden worden.

Van de oudheid af tot circa twee eeuwen geleden is in onze streken deze situatie vrij stabiel gebleven. Er vond een evolutie plaats van lijdelijk geduld worden van het onkruid en een normaal of in tijden van voedselnoed zelfs benut worden van bepaalde onkruiden, tot een in feite meer en meer niet geduld worden. Er zijn in het verleden natuurlijk gebeurtenissen geweest die de intensiteit van het voorkomen van onkruiden en van de houding van de plantenteler tegenover onkruiden beïnvloed hebben. Enkele van deze gebeurtenissen zijn:

het gebruik van de zicht bij het oogsten. Deze introductie vond lang geleden plaats. Door het veel lagere afmaaien dan met een sikkel werden veel meer onkruidzaaien dan voorheen met gewas meege oogst. De verontreiniging van zaaigran en de ruimtelijke verspreiding van onkruid nam sterk toe. Dit ging niet gepaard met een verbetering van de bestrijdingstechniek, het probleem werd groter.

de ontwikkeling van het ploegen. Deze ging van een relatief oppervlakkig en onvolledig keren van grondvoren tot een dieper wordende algehele groundbewerking. Grotere verspreiding van de onkruidzaden in de diepte van het profiel, opbouw van een grotere onkruidzaadbank.

de introductie van de landbouw in onze streken is via het zaaigran gepaard gegaan met de introductie van een aantal onkruiden. Daarna hebben echter ook bij ons in het verleden "Groene revoluties" plaats gevonden (ik leg hier het accent op de introductie van nieuwe rassen en gewassen). Zo heeft de import van Romeinse zaaigranen ook het binnenhalen van een aantal onkruiden betekend. Naast de historie van de landbouwrassen is de historie van hun begeleiders een interessante zaak.

ontwikkeling van de bemesting en de braak. In vele streken heeft de braak (zoals in het drieslag stelsel) eeuwenlang een de veronkruiding en bodemvruchtbaarheid corrigerende functie gehad, dus een schonende rol. Het wegvallen van de braak zonder verbetering van de bestrijdingstechnieken en de opvoering van de organische bemesting hebben vermoedelijk een vervuilende rol voor het land gespeeld.

ontwikkeling van de rijenteelt. Deze vond pas twee eeuwen geleden plaats en is dus in de ontwikkeling van de landbouw vrij recent. Pas door de rijenteelt werd het mogelijk met paardentractie te gaan schoffelen, de "horse age" volgde de "hoe age" op. In het algemeen wordt aangenomen dat de Horse Hoeing Husbandry in Engeland ontstaan is, o.a door de invloed van Jethro Tull. Maar in 1860 beweert van Iterson dat in onze Veenkoloniën de rijenteelt zelfs al vóór de ontwikkeling in Engeland bekend was. In 1862 schrijft Staring dat de Groningers bij ons het voorbeeld hebben gegeven en dat de schrede elders spoedig gedaan zal worden "zoodra men het goedkope van de rijenteelt boven schrepelen en wieden beseft". De rijenzaai heeft de benadering van onkruid in de graanteelt vooral sterk veranderd. Er viel

veel sneller te werken, in afhankelijkheid van de weersomstandigheden kon men binnen de beschikbare tijd veel meer areaal ook meer frekwent behandelen.

zaadschoning. De introductie van de trieur heeft de zaadschoning sterk bevorderd. Door de levering van schoner zaaizaad werd het probleem met bepaalde onkruiden verminderd. De ontwikkeling van de zaadschoning is de oorzaak geweest van het verdwijnen van enkele typisch door middel van zaaizaad verspreide onkruiden, zoals de bolderik, de dolik, de dresp.

Tot zover onze historische schets. Na de opkomst van het landbouwkundig onderzoek is er zeer veel gebeurd van belang voor het onkruidprobleem. Ik kan hier thans geen overzicht van geven.

#### 4. Enkele terminologische punten

Om vast te stellen wat men bij de onkruidbestrijding nastreeft, is het gewenst eerst even op onze terminologie in te gaan. Een goed begrip van wat we onder bepaalde termen verstaan is ook hier noodzakelijk om langs elkaar heen praten te voorkomen.

Bij de term onkruidbestrijding hebben we in feite met twee begrippen te maken, over de inhoud waarvan we het eens moeten zijn, n.l. het begrip onkruid en het begrip bestrijding. Met de omschrijving in van Dale dat onkruid nutteloos of schadelijk kruid is dat vanzelf opschiet tussen de cultuurgewassen wordt wel de interpretatie gegeven die de gemiddelde Nederlander hanteert. Of ze nu schadelijk zijn of niet, alle planten naast de gewasplanten op een groeiplaats worden hiermee tot onkruid verklaard. In de Terminologie Commissie van de Coördinatiecommissie Onkruidonderzoek-NRLO wordt deze omschrijving niet meer gevolgd. Voor het onderzoek en onderwijs wordt voorgesteld, dat voor de terreinbeheerder (wat betreft het bereiken van zijn doelstellingen) de buiten het gewas aangetroffen planten duidelijk schadelijk of storend moeten zijn. Is dat niet het geval, dan hebben we niet met onkruid of onkruiden maar met wilde en-of verwilderde planten te maken. Deze begripsomschrijving geldt ook buiten het terrein van de landbouwplantenteelt. Een gevolg van deze omschrijving is uiteraard, dat men tot een dubieuze daad overgaat <sup>als men planten gaat bestrijden</sup> die eigenlijk geen schade berokkenen. Vaststelling van het probleem wordt essentieel.

Ook bij het begrip bestrijding zitten we met een interpretatie moeilijkheid. Volgens van Dale mogen we er onder verstaan: strijden tegen, tegen werken, trachten afbreuk te doen aan, tegengaan, trachten een einde te maken aan. De laatste omschrijving komt sterk overeen met wat de meeste onkruidbestrijders voor ogen staat, namelijk uitroeiing. In slechts weinig gevallen wordt deze uitroeiing absoluut bereikt; het is ook zelden een zinnig doel, gezien het kwantitatieve karakter van schade.

Om in alle gevallen, dus ook buiten de landbouwplantenteelt, voor onkruidsituaties tot een goede begripsomschrijving te kunnen komen en tevens

recht te doen aan diverse tendensen die er momenteel bij de benadering van onkruidproblemen bestaan, overweegt de genoemde terminologiecommissie de volgende begripsomschrijvingen voor te stellen:

onkruidbestrijding: 1) Het uitvoeren van maatregelen tegen onkruid, 2) Het resultaat van deze maatregelen.

onkruiduitroeiing: Onkruidbestrijding met als doel volkomen verwijdering van het onkruid.

onkruidbeheersing: 1) Onkruidbestrijding waarbij het onkruid tot een voor de beheerder aanvaardbaar niveau wordt teruggebracht of daaronder wordt gehouden, 2) "het resultaat van maatregelen in deze richting.

Hieruit ziet U dat de term onkruidbestrijding dus neutraal gehouden wordt wat betreft het resultaat van de handeling. Onkruidbeheersing is een nieuw begrip, dat we echter nodig hebben voor die gevallen, waarin de bezetting met wilde planten amper of niet een schadelijk karakter heeft. Verder is de term buiten de plantenteelt gewenst, bijv. bij de benadering van waterplanten vegetaties.

Internationaal leeft deze terminologische zaak ook. Op het zojuist plaats gevonden Engelse onkruidcongres was een sectie met als titel: "Weed control, eradication or containment?", hetgeen we kunnen vertalen met: Onkruidbestrijding, onkruiduitroeiing of onkruidbeheersing? Er komt trouwens in de Engelse taal nóg een begrip voor, waarvoor we ook menen een Nederlandse term in te kunnen voeren, n.l. weed management. Onkruidbeheer kan een aanvaardbaar Nederlands woord zijn, als we er onder verstaan het geheel van maatregelen (overweging, voorbereiding, uitvoering en controle) gericht op onkruid. Onkruidbeheer kan gevoerd worden voor een akker, doch liever voor een geheel bedrijf of een aantal bedrijven. Onkruidbestrijding in bedrijfsverband, waar tegenwoordig nogal eens over gesproken wordt, is een vorm van onkruidbeheer. Het omvat het geheel van op totale bedrijfshygiëne gerichte overwegingen en handelingen tegen onkruid.

Al de genoemde en andere termen zullen in de nabije toekomst met hun omschrijvingen voor het ontvangen van commentaar gecirculeerd worden door de genoemde terminologiecommissie.

Op één term wil ik graag nog even ingaan, n.l. op de term geïntegreerde bestrijding. Voorgesteld zal worden hieronder in de onkruidkunde te verstaan een voor de oplossing van een probleem optimale combinatie uit alle ter beschikking staande bestrijdingstechnieken. Een ad-hoc karakter wordt dus aan de individuele handelingen ontnomen, een handeling heeft een plaats binnen een doelgericht systeem. De terminologiecommissie voegt aan de omschrijving niet toe: met een minimaal gebruik of minimale milieubelasting van, resp. met chemische middelen. Dit kan men in een bepaalde beheersdoelstelling natuurlijk wel vooropstellen, maar de toevoeging hoort in de algemene begripsomschrijving o.i. niet thuis.

### 5. Onkruidbeheersing

Op deze term dient nog even ingegaan te worden. Er komt duidelijk in tot uiting dat er eigenlijk twee begrippen onkruid zijn, n.l. een verzamelbegrip en een soortsbegrip: het onkruid (verzamelbegrip) op een akker kan bestaan uit exemplaren van één onkruid (soortsbegrip) of meerdere onkruiden (soortsbegrip). Het gaat dus nu om de beheersing van de totale massa en/of van het aantal en de massa van bepaalde soorten. Het streven naar onkruidbeheersing in plaats van naar onkruiduitroeiing wordt meer reëel naarmate de onkruidbezetting geringer wordt en/of de kosten van de onkruidbestrijdingsmaatregelen toenemen. Ook als men aan een lichte bezetting van wilde planten in een gewas een bepaalde waarde toekent. Rentabiliteitsstudies van bestrijdingsmaatregelen dienen bij een afnemende onkruidbezetting een belangrijke plaats bij het onderzoek te hebben, omdat de kans dan groter wordt dat men te maken kosten niet terug verdient. Zelfs, dat men wilde planten aan het bestrijden is en geen onkruiden. Er worden dan bijv. wel herbiciden toegepast, maar er wordt geen onkruid bestreden.

U begrijpt, dat deze beschouwing haast automatisch leidt tot de verschillende schadedrempels. Ze zijn in de onkruidkunde wel te omschrijven, maar in de dagelijkse praktijk praktisch niet te hanteren. Inzicht in de door onkruiden (qua massa en wat betreft soorten) aan opbrengst, oogsthandelingen, produktkwaliteit etc toegebrachte schade staat echter aan de basis van de gehele onkruidbestrijdingsmotivatie. Naarmate onkruidbezettingen gaan afnemen leven we wat betreft hun concurrentiekracht helaas nog sterk in het regime van de onwetendheid, ons schadeinzicht is nog beperkt. De praktijk kan meestal niet in onzekerheid verkeren, geen risico's nemen en gaat toch tot bestrijdingshandelingen over, maakt dus kosten. Het is m.i. een allereerste taak van het onderzoek bij afnemende onkruidbezettingen en toenemende kosten het inzicht te vergroten in de concurrentiekracht van onkruid qua totale massa en effecten van individuele soorten. Gegevens dienen op tafel te komen over de rentabiliteit van de handelingen. Filosofieën over onkruidbeheersing mogen geïnterpreteerd worden als het naar voren komen van meer good-will t.o.v. de onkruiden en als een tijdsverschijnsel worden aangezien, het gaat hier toch wel om een zeer duidelijke praktische zaak. Het leidt ook tot de wens voor bepaalde onkruiden specifiek werkende middelen ter beschikking te hebben, om de andere vegetatie die niet of minder schadelijk is een onderdrukkende kracht op de ongewenste soorten te doen uitoefenen. Ik weet dat de praktijk nog ver van dit soort gedachten verwijderd is, maar als onderzoekbenadering van onkruid dienen deze visies hier vermeld te worden. Het onderzoek dient trouwens op probleemsituaties en mogelijke (wenselijke) benaderingen in de toekomst in te spelen, heeft daarbij o.a. een bepaalde visie nodig over verwachte ontwikkelingen en wenselijke toestanden.

Onder het schade-onderzoek valt ook het vaststellen van de voor on-

kruidgroei gevoelige perioden in de gewasontwikkeling, omdat aan de hand van de gegevens van dit onderzoek de tijdsbepaling en gewenste effectiviteit van bestrijdingshandelingen beter gemotiveerd kan worden.

#### 6. Standpunt van de plantenteler

In het voorgaande zijn vooral enige gedachten en benaderingswijzen uit de wereld van het onderzoek aan de orde gekomen. Ze zijn ontstaan uit beoordeling van praktijkontwikkelingen en kunnen daardoor in de toekomst meer en meer gemeen goed worden. Wat is echter het huidige standpunt van de praktische plantenteler?

Het is duidelijk, dat in veel praktische situaties en ook regionaal bepaald filosofieën over marginale onkruidbezettingen nog niet of weinig aan de orde zijn. Door de aard van de onkruidbezettingen blijft de reactie van veel plantentelers nog traditioneel, d.w.z. bij de onkruidbestrijding wordt dan iets nagestreefd dat dicht bij onkruiduitroeiing komt. Dit doel wordt zelden bereikt, niet wat betreft de actueel bestreden vegetatie, laat staan wat betreft het totale vegetatiepotentieel van de groeiplaats. Het begrip van onkruidbeheersing is in de praktijk van de plantenteelt nog amper bekend en de gedachte nog slechts incidenteel geaccepteerd, in tegenstelling tot in kringen buiten de plantenteelt. Het hangt er daarbij nog van af of een marginale onkruidsituatie optreedt nadat bestrijdingshandelingen zijn uitgevoerd, óf dat ze voorkomt in het begin van het teeltseizoen, vóór het uitvoeren van ingrijpen<sup>de</sup> bestrijdingsmaatregelen. Vroeg in de teelt meent de plantenteler zich veelal niet de luxe te kunnen veroorloven de ontwikkelingen aan te gaan zitten kijken. Hij gaat over tot het maken van bestrijdingskosten, die als verzekeringspremies beschouwd worden. De bestrijding dient het risico te voorkomen dat men later in een niet meer te corrigeren onkruidsituatie terecht komt. Wat betreft de concurrentieschade die het onkruid toebrengt moge de plantenteler soms in onwetendheid verkeren, hij handelt in het overgaan tot het nemen van maatregelen traditioneel.

Ik zou het hierbij kunnen laten, als de situatie niet gecompliceerder was dan geschetst. Het gaat eigenlijk om twee standpunten, n.l. a) over de vraag of het onkruid al of niet weg moet, en b), zo ja, over de wijze waarop dat zal gebeuren. Er is al geconstateerd, dat het onderzoek meer en meer gegevens zal moeten leveren over de concurrentie en andere schadeberokkening door onkruidbezettingen en over de rentabiliteit van onkruidbestrijdingsmaatregelen. Zolang die gegevens en telerservaringen niet duidelijk maken dat onkruidbezettingen marginaal en onkruidbestrijding dubieus motiveerbaar wordt, zal de plantenteler zijn maatregelen blijven nemen. Gebaseerd echter waarop? Zoals gezegd op de traditie. Echter maar ten dele. Ook sterk op de adviezen van voorlichtingsdiensten, van studieclubs, van loonwerkers en van bestrijdingsmiddelenhandelaren. Hoe-

wel er wat dit betreft in Nederland sterke regionale verschillen bestaan en tal van boeren het hele gebeuren in eigen hand houden, komt het ook veel voor dat de teler zijn "kopzorgen" op het gebied van de onkruidbestrijding "afkoopt". De beslissing over het al of niet en zo ja hoe uitvoeren van de onkruidbestrijding wordt dan gedelegeerd aan de loonwerker en/of de bestrijdingsmiddelenhandelaar. Het is duidelijk dat in de sfeer welke om het bestrijdingsprobleem heerst alleen de voorlichtingsdienst van de overheid een onpartijdige rol kan spelen wat betreft advisering over de noodzaak van de bestrijding, keuze van bestrijdingstechniek en kostenaspecten. Overheidsvoorlichting is de enige voorlichting die onpartijdig kan zijn wat betreft het spreken over aan commercie gebonden technieken. Deze rol van de voorlichtingsdienst moet m.i. ten allen tijde gesteund worden en bevorderd, doch dit kan alleen op de basis van overtuigend onderzoek, met feiten dus. Een goed gericht ambtelijk probleemanalyse- en oplossingsonderzoek dient daarom de basis van het geheel te zijn. Een optimaal opereren van de keten onderzoek-voorlichting-boer en tuinder moet in de toekomst nagestreefd blijven.

#### 7. Traditioneel handelen, slechts ten dele

In de vorige paragraaf is de houding van de huidige plantenteler nog sterk traditioneel genoemd. Hiermee wordt bedoeld, dat zijn belangstelling voor onkruid nog even groot is als die van vorige generaties en dat bij de bestrijding nog in het algemeen uitroeiing nagestreefd wordt. Toch is de situatie in andere opzichten anders dan vroeger. Door het ter beschikking komen van chemische technieken en door het opnemen van deze technieken in bestrijdingssystemen is de onderworpenheid aan het onkruid minder en de bedrijfszekerheid om de onkruidbestrijding groter geworden. De invloed van de onkruidbestrijding op de arbeidsspiegel van de bedrijven is veel minder geworden, er heerst een grotere rust om het gebeuren. Vandaar nog enige opmerkingen.

Het handwieden en het met de hand of mechanisch schoffelen maakte de onkruidbestrijding vroeger tot een vaak als geestdodend en/of zwaar onderhouden, in ieder geval arbeidsintensief en curatief proces. Min of meer gevestigde onkruiden werden met inzet van veel menselijke en dierlijke energie bestreden. In de huidige plantenteelt is de onkruidbestrijding door de aard van de beschikbare technieken (minder door een andere kijk op de problemen) sterk preventief geworden, er wordt vroeger in de teelten gehandeld. Aan de problemen is veel van hun individualiteit ontnomen, al heeft men eigenlijk altijd al wel voornamelijk de onkruiden gekend die na bestrijdingshandelingen overbleven, minder het totale soortenpakket. Indien de chemische middelen voldoende selectief zijn worden zij ook curatief toegepast. Men zou dit laatste, dus het nemen van maatregelen op basis van de zichtbare onkruidontwikkeling, wel méér willen doen, maar



helaas staan voor veel probleemsituaties voldoende selectieve technieken niet ter beschikking. Naar selectieve curatieve technieken, van welke aard dan ook, speurt het onkruidbestrijdingsonderzoek momenteel meer dan voor enige tijd. Deze technieken betekenen een meer bezonnen onkruidbestrijding.

Uiteraard is door de gang van de algemene economie het kostenbewustzijn van de plantenteler toegenomen. Zoals gezegd hebben het onderzoek en de voorlichting een belangrijke taak hem hierin te begeleiden. Ook de mechanische onkruidbestrijding en de stoppelbewerking, veel minder toegepast dan vroeger bij de toen geldende vruchtwisselingen, zullen als bestrijdingsmaatregel en als kostenfactor in dit geheel opgenomen dienen te zijn.

Een belangrijk facet van de huidige toestand is, dat de herbiciden (wat de Engelsen noemen) "tools of management" geworden zijn. Zij hebben de dwingende invloed van de onkruiden op vruchtwisselings- en andere teelttechnieken weggenomen en teelttechnische veranderingen mogelijk gemaakt. Vroegere "vervuilende" vruchten, zoals de granen, zijn "schonende" vruchten geworden en hakvruchten (vroeger "schonende" vruchten) worden thans rooivruchten genoemd. Door de ontwikkeling van de chemische onkruidbestrijding is de rassenveredeling, die al nooit sterk op de onkruidonderdrukking gericht was, thans nog hoogstens indirect bij de onkruidbestrijding betrokken. Een accent leggen op productieve jeugdgroei wordt uiteraard doorkruist door selectie op ziekteresistentie etc, die daar weer tegen in kan gaan. Bij granen werkt halmverkorting juist onkruidgroei-bevorderend. Bij de rassenveredeling <sup>wordt</sup> incidenteel wel aandacht besteed aan gevoeligheid voor bepaalde herbiciden. Over de waarde van deze benadering verschilt men kennelijk van mening.

Mede het beter kunnen bestrijden van de onkruidgroei heeft areaalvergroting, het overgaan van planten tot zaaien, verandering van rijafstanden en van oogsttechnieken bij een aantal gewassen in de hand gewerkt. Aan het streven om iedere gewasplant potentieel evenveel ruimte ter beschikking te geven kan in principe meer tegemoet gekomen worden. In de toekomst zal het zo zijn, dat nieuwe bestrijdingstechnieken of systemen, die met deze teelttechnische verworvenheden in conflict komen, tot aanvaardbare teelttechnische konsekwenties zullen moeten leiden of anderszins maar moeilijk geïntroduceerd zullen worden.

Zoals gezegd heeft in het verleden de introductie van de rijenteelt de techniek van de onkruidbestrijding veranderd. In het hierboven gestelde is essentieel, dat op omgekeerde wijze de chemische onkruidbestrijding ingrijpend tot een wijziging in de teelttechnieken aanleiding heeft gegeven. De ban van het onkruidprobleem is nogal eens weggevallen.

De kosten van de onkruidbestrijding renderen uiteraard het meest bij hogere opbrengstniveaus. Ziekten-, plaag- en onkruidbestrijding leidt namelijk niet zozeer tot verhoging van de actuele opbrengst, dan wel tot

voorkoming van opbrengstverliezen. En dit komt vooral tot uiting bij hogere opbrengstniveaus. Het op een groeiplaats potentieel haalbare opbrengstniveau blijft meer gehandhaafd.

Bij het handelen van de plantenteler is ook van belang de vraag, in hoeverre hij een accent legt op het voorkomen van problemen. Men krijgt wel eens de indruk dat de aandacht voor probleemvoorkomende handelingen terugloopt; sommigen lijken meer van situatie naar situatie te leven en dan van ad-hoc bestrijdingstechnieken alle heil te verwachten. Voor de zaadbank van onkruidzaden en vooral voor de aanvulling daarvan lijkt men echter nog wel beducht. In bedrijfsverband blijft daarvoor het algemeen bedrijfshygiënisch karakter van diverse ~~onkruid~~bestrijdingshandelingen gelden.

Er zijn een aantal teelten, waarbij de intensiteit van de onkruidbestrijding bepaald wordt door de eisen die de afnemers van de produkten aan het te oogsten produkt stellen. In de graszaadteelt bijv. zijn door kortingen op de produktprijs de konsekwenties van onvoldoende bestrijding van grasonkruiden zeer ingrijpend. In dit geval ligt de economische schadedrempel van het onkruid vermoedelijk bij een lagere bezetting dan de (biologische) schadedrempel, waarbij dus opbrengstdalingen meetbaar worden. De teler kan zich weinig lankmoedigheid ten aanzien van de betreffende onkruiden permitteren. Ook bij een aantal mechanisch geogste conserven teelten leidt onkruidverontreiniging tot voor de verwerkende industrie, dus voor de teler onaanvaardbare produktbeoordelingen. Bij dit alles moet wel gesteld worden, dat de telers en andere betrokkenen irreëele eisen op kwaliteitsgebied dienen te becritiseren, al is het tot stand komen van kwaliteitseisen veelal een gecompliceerde zaak.

### 8. Veranderingen in de onkruidvegetatie

Er is al aangeduid, dat in de controverse met het onkruid aan twee kanten van wapens gebruik gemaakt wordt. Ook de onkruidflora reageert en evolueert, ze bestaat uit individualisten en opportunisten. De op een terrein voorkomende onkruidflora is een weerspiegeling van het verleden, een resultante van de reactie van vroegere flora's op ter plaatse toegepaste plantenteelttechnieken, waaronder bestrijdingshandelingen. Voor het actueel optreden van een onkruidbegroeiing spelen verder de ecologische omstandigheden in het betreffende seizoen een grote rol. Wij worden steeds met de konsekwenties van deze processen geconfronteerd, zowel wat betreft de soortensamenstelling van de vegetatie als wat betreft de individuele intensiteit in het voorkomen van de soorten. Bij alle, ook huidige, teelten bestrijdingstechnieken komen interspecifieke reactieverschillen voor en treden dus soortverschiuvingen op. Deze maken een geïntegreerde benadering gewenst, het toepassen van bestrijdingssystemen bóven het nemen van ad-hoc maatregelen. Bij deze soortspecifieke reactie komt nog, dat een

welanzrijk wapen van de onkruiden in de strijd de zaadbank is, dus de voorraad aan zaden en andere diasporen in de grond. Er is wel gesteld, dat er thans, na ruim 25 jaar intensieve chemische onkruidbestrijding, van een aantal soorten nog steeds kiemplanten ontstaan uit zaden waarvan de moederplanten nooit met een chemisch middel in contact zijn geweest. Dit is een voor langere perioden geldend selectief blootstellingsproces. Mogelijk treedt een selectieve druk op een populatie van onkruiden over kortere tijd op bij de in het seizoen gespreide kieming van zaadonkruiden en de door het moment en gekozen middel bepaalde uitroeiing van een deel van de populatie. Er zijn dus binnen soorten ontsnappingsmechanismen.

Een bijzondere vorm van intraspecifieke resistentie opbouw is de selectie uit een populatie van voor een bepaald herbicide resistente exemplaren en de snelle vermeerdering hiervan tot een reactiespecifieke begroeiing. Van buiten Nederland komen gegevens, in Nederland bestaan vermoedens, dat bij annuële onkruiden dit verschijnsel plaats kan vinden. Bij o.a. melganzevoet, klein kruiskruid en panicoïde grassen is deze resistentie waargenomen, doch bij een geïntegreerde onkruidbestrijding behoeft m.i. het verschijnsel niet verontrustend te zijn.

Aangezien de oplossingen die wij vandaag voor onkruidproblemen hebben in de toekomst door veranderingen in teelt- en bestrijdingstechnieken niet toepasbaar behoeven te zijn, zijn de toekomstige onkruidproblemen en hun specifieke benaderingen maar ten dele te voorspellen. Ook is de inter- en intraspecifieke selectiviteit van eventueel te ontwikkelen nieuwe bestrijdingstechnieken onbekend. Het naar voren komen van gewassen als onkruid, zoals de aardappel en de granen, zal voorlopig de teelten nog wel blijven begeleiden, maar van welke rassen weten we niet. Zoals gezegd zal de door de zaadbank bepaalde floraontwikkeling de basis van het probleem blijven.

## 9. Slotopmerkingen

De voornaamste conclusie van deze voordracht luidt wel, dat in de titel het woord evolutie niet onterecht geplaatst is: er heeft in de houding van de plantenteler ten opzichte van het onkruid niet zozeer een revolutionaire dan wel een evolutionaire ontwikkeling plaats gevonden. Wat er verder gebeuren gaat zal afhangen van wat het onderzoek over het concurrentie karakter van onkruidbezettingen alsmede over de rentabiliteit van bestrijdingsmaatregelen, alsmede aan nieuwe methoden en technieken zal weten op te leveren. Een ambtelijk en in de maatschappij zeer terecht wel als wenselijk en als ideaal nagestreefd beperkthouden van de milieudruk door bestrijdingsmiddelen zal alleen bevorderd kunnen worden als andere methoden en technieken bij in de toekomst geldende niveaus van efficiency en doeltreffendheid inzetbaar zullen blijken. Een onaanvaardbaar te blijken milieubelasting of volksgezondheidskonsekwentie van chemische technieken zal tot techniekverbod moeten blijven leiden.

Bij de plantenteler zal alert zijn voor het onkruidprobleem vereist blijven. Het meerjarenplan van de Coördinatiecommissie Onkruidonderzoek stelt, dat in de meerderheid van de praktijksituaties "ondanks de intensieve onkruidbestrijding van de laatste decennia niet duidelijk minder onkruid, hoogstens vermindering van bepaalde soorten en/of verschuivingen naar andere soorten is opgetreden". Deze conclusie is vermoedelijk (ook uit Duits onderzoek blijkt dit) wat te generaliserend: in bepaalde regio's zijn de onkruidintensiteit en de problemen wel iets verminderd. Hierin moeten we een invloed zien van de chemische onkruidbestrijding, of beter gezegd van de over een periode van 25 jaar gespreide introductie van een serie van chemische onkruidbestrijdingstechnieken. Deze periode is, gezien de eigenschappen van de onkruiden en het geleidelijke van dit introductie proces, relatief kort. De introductie is bovendien vaak met forse schoksgewijze verschuivingen in mate van voorkomen van onkruidsoorten samen gegaan, gevolgd door daarop aansluitende corrigerende introducties van nieuwe technieken. Dit proces zet zich met een min of meer geïntegreerde techniek-aanpak door.

De onkruidbestrijding zal daarom voorlopig nog een belangrijk onderdeel van de werkzaamheden van de plantenteler blijven vormen. De confrontatie met de onkruiden gaat verder, waarbij tevens niet alleen de aandacht voor hun bestrijding, maar ook meer en meer een duidelijke probleemanalyse en een voortgaand consequente onderzoek van de gebruikte technieken zal gevraagd worden.

Wageningen

November 1980

31<sup>e</sup> Heterosis cursus 1980-1981

DE "VIGOUR" VAN ZADEN

J. Vos; Rijksproefstation voor Zaandonderzoek, Wageningen

1. De begrippen kiemkracht en vigour.

Goed zaaizaad en pootgoed is een eerste vereiste om tot een goede oogst te komen. De voortbrenging van en de kwaliteitscontrole op het zaaigoed zijn met veel zorg omgeven. Een zorg, die zich ondermeer uit in het hanteren van kiemkrachtnormen voor zaaiaden, die in de handel worden gebracht.

Om voor de hand liggende biologische en handelstechnische redenen worden kiemkrachtbepalingen onder gestandaardiseerde omstandigheden uitgevoerd. De daarbij gebruikte methoden zijn zodanig gekozen, dat de meest regelmatige en volledige kieming verkregen wordt binnen een bepaalde beperkte periode. Het kiemkrachtpercentage geeft het percentage zaden aan, dat in de gestelde tijd onder de gunstigst geachte omstandigheden een normaal kiemplantje heeft voortgebracht. De omlijning van de begrippen normale en abnormale kiemplant gebeurt in het overkoepelend orgaan van laboratoria voor zaandonderzoek, de ISTA (International Seed Testing Association).

De te volgen procedures en de in acht te nemen beoordelingsregels bij o.a. kiemkrachtbepalingen zijn neergelegd in de "International Rules for Seed Testing".

Een hoog kiemkrachtcijfer wekt bij uitzaai goede verwachtingen ten aanzien van de veldopkomst. Het is echter gebleken, dat onder identieke omstandigheden er aanzienlijke verschillen in veldopkomst kunnen bestaan tussen partijen zaaizaad met ongeveer gelijke kiemkracht. Dit verschijnsel heeft aanleiding gegeven tot het spreken over verschil in "vigour" tussen partijen.

Het begrip "vigour" (of in het Amerikaans: vigor; Duits: Triebkraft) is op verschillende manieren gedefinieerd. Door de "Vigour Committee" van de reeds genoemde ISTA wordt de volgende omschrijving gehanteerd: "Seed vigour is the sum total of those properties of the seed which determine the potential level of activity and performance of the seed or seed lot during germination and seedling emergence".

Een scherpere definitie, die enige voorkeur verdient is die van Perry (1972): "Seed vigour is a physiological property, determined by the genotype and modified by the environment which governs the ability of a seed to

produce a seedling rapidly in soil and the extent to which that seed tolerates a range of environmental factors. The influence of seed vigour may persist through the life of the plant and affect yield".

Uit de definitie van Perry blijkt, dat de negatieve gevolgen voor de opkomst van de aantasting door pathogenen niet als een component van "vigour" dienen te worden beschouwd. Nader gepreciseerd kan men zeggen, dat "vigour" de intrinsieke zaadkwaliteit omvat, zoals die verkregen wordt nadat de zaden op een in de praktijk gebruikelijke wijze zijn ontsmet. Vanuit de praktijk bezien lijkt dit een goede benadering. In de definitie ligt tevens de ervaring besloten, dat het traject van waarden waarover milieufactoren mogen variëren om toch nog een redelijke mate van opkomst te krijgen, verschillend kan zijn tussen partijen zaaizaden.

Naast een lagere veldopkomst is de tragere en meer gespreide kieming eveneens een belangrijke manifestatie van lage "vigour". Het probleem met "vigour" is eigenlijk, dat een lage "vigour" zich kan manifesteren, maar het hoeft beslist niet; immers de zaden zijn in staat om onder gunstige veld- of laboratoriumomstandigheden een hoog percentage normale kiemplanten voort te brengen. Voorts is het zo, dat "vigour"-verschillen niet of onvolgende duidelijk naar voren komen in een kiemkrachtbepaling.

De factoren, die variatie in "vigour" kunnen bewerkstellingen zijn de volgende:

- genetische constitutie
- het groeimilieu en de voeding van de moederplant
- het rijpeidsstadium waarin geoogst wordt
- zaadgrootte en/of soortelijk gewicht
- (mechanische) beschadigingen
- veroudering
- pathogenen (bijv. reeds aan de moederplant)

## 2. Het belang om de "vigour" van partijen zaaizaad te kunnen meten.

In de land- en tuinbouw is "vigour" van belang omdat het een factor is, die de veldopkomst kan beïnvloeden. Met name is een vigourmeting in principe van waarde voor al die gewassen waarbij er een vrij duidelijke relatie bestaat tussen veldopkomst enerzijds en opbrengst en/of kwaliteit van het eindproduct anderzijds.

Voorbeelden van zulke gewassen zijn wortelen en krotten. Hier wordt de grootte en de uniformiteit van het consumeerbare deel van de plant rechtstreeks bepaald door de standdichtheid. Bij suikerbieten is het zo, dat een iets onregelmatige stand niet direkt merkbaar zal zijn in de

totale droge-stof opbrengst, maar wel in de rooibaarheid en in de verwerkingskwaliteit van de biet. In het algemeen kan men stellen dat het nog een open vraag is of men met een grotere kans op de gewenste plantdichtheden kan uitkomen door bij de bepaling van de te verzaaien hoeveelheid zaad rekening te houden met de uitslagen van vigourtesten. Ook in teeltsystemen in de tuinbouw, waarbij een snelle en uniforme kieming gewenst wordt, speelt "vigour" een rol. Sla is daarvan een voorbeeld. Bij uitzaai in perspotjes wenst de plantenkweker een heel blok plantjes tegelijk te verkopen aan de tuinder. De tuinder op zijn beurt wenst niet in een bed sla te moeten selecteren op geschiktheid van de kroppen voor de verkoop. Er worden dus erg hoge eisen aan het zaad gesteld. In zo'n geval kan mede door een vigourmeting beslist worden of een bepaalde partij zaad al dan niet voor zo'n specifieke toepassing geschikt is. Een uitzaai op kleine schaal onder praktijkomstandigheden wordt dan wel als "vigourtest" gebruikt.

In de zaadindustrie kunnen vigourtesten bijvoorbeeld worden gebruikt ten behoeve van de distributie van partijen over bestemmingen en zaaitijden. Partijen met lagere "vigour" zal men bijvoorbeeld naar produktiegebieden sturen waar deze eigenschap zich nooit zal openbaren. Een vigourbepaling kan een aanwijzing geven of de partij eventueel een jaar in opslag zou kunnen blijven. Ook kan men door het mengen van partijen van hoge en lage vigourklasse het risico van een incidenteel onaanvaardbaar slechte opkomst beperken. Tenslotte kan men vigourtoetsen aanwenden om eventuele systematische verschillen in kwaliteit op te sporen tussen partijen, die uit verschillende produktiegebieden afkomstig zijn.

### 3. Het gedrag van verschillende partijen onder diverse uitzaaiomstandigheden.

Vóór men aan het ontwikkelen van een vigourtest voor een bepaald gewas begint, dient vast te staan, dat er sprake is van verschil in "vigour" tussen partijen en/of rassen. Met andere woorden: ten aanzien van veldopkomstpercentages dient er een interactie te bestaan tussen zaaiplaats (en zaaitijdstip) enerzijds en partijen anderzijds. Als zo'n interactie niet kan worden aangetoond betekent dit, dat de veldopkomst van alle partijen in evenredigheid zal variëren naarmate de omstandigheden voor kieming slechter of beter zijn.

Om zich ervan te vergewissen, dat partijen verschillend reageren op kiemomstandigheden is dus nodig dat men een aantal partijen op verschillende plaatsen en tijdstippen uitzaait en opkomstellingen verricht. Vervolgens zet men voor iedere afzonderlijke partij de opkomstpercentages uit tegen de gemiddelde opkomstcijfers over alle partijen van elke uitzaai. Een en ander is schematisch weergegeven in Fig. 1a en 1b.

In Fig. 1a lopen de lijnen voor de drie ingetekende partijen parallel. Onder slechte omstandigheden doen alle partijen het slecht en onder betere omstandigheden is de veldopkomst van alle partijen evenredig beter. In dergelijke gevallen is er in principe een correlatie tussen kiemkracht en veldopkomst. Naast de kiemkrachtbepaling kan de meting van de kiemreactie onder geschikte, verzwaarde omstandigheden wél aanwijzingen geven over de kwaliteitsverschillen tussen de partijen, immers partij A zal altijd beter zijn dan partij C (Fig. 1a). Dergelijke informatie is waardevoller naarmate de mogelijke verschillen tussen de lijnen voor de partijen A en C in verticale richting groter zijn, of met andere woorden: naarmate per zaaiplaats de verschillen tussen de beste en de slechtste partij groter zijn. Toch kan men stellen, dat voor gewassen, die reageren volgens Fig. 1a onderzoek naar factoren, die de opkomst bepalen, een meer voor de hand liggende weg is om opkomst- en standdichtheidsproblemen op te lossen dan de ontwikkeling van een vigourtest.

Bij een situatie, zoals getekend in Fig. 1b, is er een duidelijke interactie tussen partijen en zaaiplaats. Partij A geeft over een breed traject van omstandigheden een goede opkomst, terwijl partij C het onder vrij slechte omstandigheden vrijwel geheel kan laten afweten.

De ontwikkeling van een vigourtoets, waarmee partijen als C kunnen worden opgespoord is zeker waardevol.

Gewassen als bieten, wortelen en vlas lijken zich meer te gedragen volgens het patroon van Fig. 1a. Voor gewassen als mais, gerst en erwten wordt aangenomen dat ze reageren volgens Fig. 1b.

#### 4. Benaderingen om verschil in "vigour" te meten.

##### 4.1 Kieming in grond.

Bij afwezigheid van kiemrust kan een zaad kiemen als er aan drie voorwaarden is voldaan:

- de temperatuur moet binnen een zeker traject van waarden vallen
- er moet zuurstof kunnen toetreden tot het zaad
- het zaad moet voldoende water kunnen opnemen



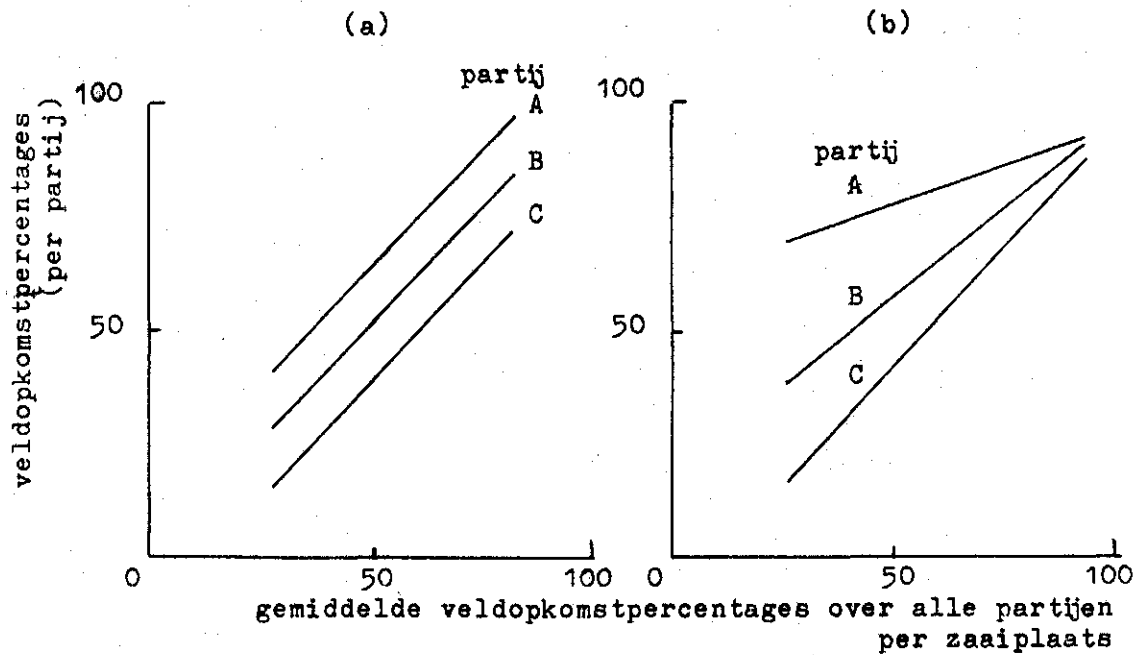


Fig. 1. Schematische weergave van de mogelijke verbanden tussen de opkomstpercentages van drie partijen zaai zaad op verscheidene plaatsen. (a). Betrekkelijk weinig verschil in opkomst tussen partijen; de opkomst wordt overheersd door de omstandigheden. (b). Systematische interactie ten aanzien van veldopkomst tussen partijen en zaaiplaatsen; succes met vigourtoetsen in principe mogelijk. (naar PERRY, 1980).

Bij vigourtesten met grond als substraat kan men één of een combinatie van factoren suboptimaal instellen. Belemmeringen in zuurstofaanvoer worden als regel bereikt door een overmaat aan water.

Bij de keuze van de kiemvoorwaarden kan men zich laten leiden door de kiemomstandigheden, zoals die in de regel bij uitzaai in een bepaald gebied zullen worden aangetroffen. Van mais is bijvoorbeeld bekend, dat (in Nederland) de temperatuur een belangrijke rol speelt bij de beginontwikkeling van het gewas. In dit gewas wordt dan ook de zogenaamde "cold-test" toegepast. Deze toets bestaat uit kieming in grond; de eerste twee weken bij een temperatuur van 10°C, gevolgd door drie dagen bij 28°C, waarna de proef afgesloten en het aantal (normale) kiemplantjes geteld wordt.

Een nadeel van het werken met grond is, dat het substraat verschillend zal zijn tussen proefstations. Voor gebruik binnen één proefstation of één bedrijf kan een kiemproef in grond onder standaardcondities zeker waardevolle informatie opleveren. In het algemeen doet men er verstandig aan om bij iedere serie referentiemonsters te laten meelopen. Bij de instelling van een standaard vochtgehalte kan men eventueel gebruik maken van pF-bakken.

#### 4.2 Versnelde veroudering.

De afbrokkeling van de groeikracht van een zaad of van zaden in een partij geschiedt geleidelijk. De belangrijkste factoren, die de afname in kwaliteit beïnvloeden zijn vocht en temperatuur. Men kan zich het proces als volgt voorstellen: ieder zaad bezit een aantal "sleutelementen", die de kieming op gang brengen. Daarbij kan men bijvoorbeeld denken aan enzymen. In afhankelijkheid van vocht en temperatuur neemt het aantal intakte "sleutelementen" met een zekere snelheid af. Het verlies van de eerste elementen zal nog niet merkbaar zijn in het kiemgedrag van het zaad, doch naarmate het aantal intakte elementen afneemt zal de kieming eerst trager, daarna onvollediger (abnormale kiemplanten) en tenslotte helemaal niet meer op gang komen. Het kwaliteitsverlies, ofwel de veroudering, verloopt sneller naarmate het vochtgehalte van het zaad en de temperatuur hoger zijn. Wanneer men nu monsters van verschillende partijen incubeert bij vrij hoge temperatuur (bijv. 45°C) en vrij hoog vochtgehalte (bijv. 22-24%) dan zal van partijen met een geringer aantal "sleutelementen" per zaad de kiemkracht eerder een daling te zien geven dan van partijen met meer elementen. Verschil in aantal "sleutelementen" per zaad, ofwel

verschil in "vigour", kan worden veroorzaakt door de bovengenoemde de "vigour" beïnvloedende factoren als genetische constitutie, de mate van reeds opgetreden veroudering en de omstandigheden tijdens de vorming van het zaad.

Versnelde veroudering als techniek om verschil in "vigour" te meten staat nogal in de belangstelling (zie b.v. Matthews, 1980). Een voordeel van deze methode is, dat hij goed te standaardiseren is en betrekkelijk eenvoudig en goedkoop uit te voeren is. Een althans theoretische mogelijkheid is dat niet alle componenten, die tezamen "vigour" omvatten, in de versnelde verouderingstest naar voren komen.

Terzijde wordt opgemerkt dat deze techniek eveneens wordt toegepast om relatieve houdbaarheden van partijen zaai­zaden te meten alsmede om de effecten van zaadbehandelingen op de kwaliteit op te sporen.

#### 4.3 Geleidend vermogen van weekwater.

Het is gebleken, dat er verschil in elektrisch geleidings vermogen bestaat van water waarin zaden te weken zijn gelegd. Een hoog geleidend vermogen (Engels: conductivity) betekent, dat er veel electrolyten door de membranen van de zaadcellen heen naar buiten zijn getreden. Een hoog geleidend vermogen betekent een lage vigour. In Engeland wordt bij erwten de "conductivity" test in de praktijk toegepast. Op het RpvZ wordt de toepassing bij mais en lijnzaad onderzocht. Een voordeel van de methode is, dat hij goed te standaardiseren en uitvoedig, goedkoop en zeer snel uit te voeren is.

#### 4.4 Overige benaderingen.

Andere benaderingen, die wel als vigourtoets gebruikt zijn of worden zijn bijvoorbeeld:

- de mate van roodkleuring in tetrazolium
- de groeisnelheid van de zaailingen
- de kiemsnelheid van de zaden
- het ATP-niveau van de zaden of bepalingen van enzymactiviteiten

#### 5. Interpretatie van de uitkomsten bij diverse toetsen.

Wanneer men bij een zaadsoort de "vigour" van een aantal partijen bij een gekozen methode heeft vastgelegd, dan rijst vervolgens de vraag hoe men de gevonden getallen dient te interpreteren.

Een antwoord op die vraag kan alleen verkregen worden door van een groot aantal partijen op de gekozen manier de "vigour" vast te stellen en vervolgens opkomsttellingen te verrichten bij uitzaai op een groot aantal plaatsen en tijdstippen. Met dergelijke cijfers leert men hoe men om moet gaan met de uitkomsten van een vigourmeting.

Literatuur.

Matthews, S., 1980. Controlled deterioration: a new vigour test for crop seeds. In: P.D. Hebblethwaite (Ed). Seed Production. Butterworths. London, Boston. ISBN 0-408-10621-2. pp: 647-660

Perry, D.A., 1972. Seed vigour and field establishment. Hort. Abstr. 42 (2): 334-342.

Perry, D.A., 1980. The concept of seed vigour and its relevance to seed production techniques. In: P.D. Hebblethwaite (Ed). Seed Production. Butterworths, London, Boston. ISBN 0-408-10621-2. pp: 585-592.

verdere aanbevolen literatuur:

- Journal of Seed Technology, 1976 Vol. 1 no. 2. Thema nummer: Seed vigor and deterioration
- Acta Horticulturae, no. 83, april 1978. Proceedings van 'Symposium on seed problems in horticulture. The search for practical solutions'; W.M. Dullforce (Ed).
- Seed Production. P.D. Hebblethwaite (Ed), 1978. Butterworths. London, Boston. ISBN 0-408-10621-2.

Hormonale en chemische regulatie van groei en ontwikkeling

dr. H. Veen

Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek, Wageningen

+ KI -

Bij de teelt van gewassen staat het fenomeen van de groei en ontwikkeling van de plant centraal. Inzicht in de processen en factoren die deze groei en ontwikkeling bepalen kan een belangrijke bijdrage betekenen ter verhoging van de kwantiteit en kwaliteit van het te oogsten produkt.

Groei kan gedefinieerd worden als een irreversibele toename in gewicht of volume van een plant welke tot stand komt door celdeling en/of celstrekking. Groei kan alleen plaatsvinden indien aan een aantal voorwaarden wordt voldaan. Er dient voldoende aanbod van water te zijn, terwijl ook voldoende anorganische stoffen aanwezig dienen te zijn. De temperatuur, de hoeveelheid straling (waaronder zichtbaar licht), de luchtvochtigheid en de samenstelling van het wortelmedium zijn mede belangrijke externe factoren. Interne factoren, welke een rol spelen bij groeiprocessen, zijn plantehormonen en energierijke verbindingen. Beide groepen van stoffen staan, uiteraard, weer onder invloed van uitwendige factoren zoals licht en temperatuur.

De groei van een plant is gelijk aan de som van de groei van de verschillende delen van de plant, die veroorzaakt wordt doordat in dat bepaalde deel op een bepaalde plaats een meristeem voorkomt, waarin celdelingen plaatsvinden. De nieuw gevormde cellen dragen daarna bij tot de groei van het betreffende orgaan doordat ze celvergroting en celstrekking ondergaan. De groei van de verschillende organen van een plant verloopt duidelijk gecoördineerd zodat er vaak bepaalde vaste verhoudingen (correlaties) tussen de groei van de delen wordt waargenomen (bijv. een bepaalde spruit/wortel - verhouding). Ook kan de groei van het ene orgaan de groei van een ander orgaan afremmen, zoals het geval is bij de apicale dominantie, waarbij de groei van de apicale top van de stengel het uitlopen van de okselknoppen remt. De groei van een orgaan en ook van de totale plant verloopt meestal volgens een zgn. S-curve.

Onder ontwikkeling verstaan we het geheel van formatieve veranderingen die plaatsvinden in het leven van een plant, d.w.z. in een hele cyclus van zaad tot een sterk verouderd afstervend gewas. Al deze vormveranderingen vinden weer duidelijk gecoördineerd plaats volgens een bepaald differentiatiepatroon

en zijn te herleiden tot de fundamentele processen van celdeling, celvergroting en celstrekking. Om de ontwikkeling van een plant te bestuderen, wordt deze meestal opgesplitst in de ontwikkeling van een aantal afzonderlijke organen. Maar hoewel iedere orgaanontwikkeling verloopt volgens een bepaald differentiatiepatroon, vindt toch het grote geheel van de plantontwikkeling gecoördineerd plaats. Hoe deze differentiatie en coördinatie precies tot stand komt, is nog onbekend, maar het is duidelijk dat de plantehormonen hierbij een belangrijke rol spelen. Tevens zouden ook specifieke orgaanvormende stoffen kunnen bestaan, bijv. een speciaal bloeihormoon, maar pogingen tot isolatie van dergelijke stoffen zijn tot nu toe vruchteloos geweest. Ook uitwendige factoren hebben invloed op de plantontwikkeling. Milieufactoren zoals licht, temperatuur, zwaartekracht en chemische stoffen beïnvloeden specifiek de ontwikkeling van verschillende organen van een plant. Als voorbeelden kunnen hier genoemd worden: de lichtinvloed op de zaadkiemers (licht- en donkerkiemers), de invloed van de daglengte op de bloei-inductie (korte-dag- en lange-dag planten) en de invloed van de temperatuur van het zaad op de later optredende bloei.

Zoals eerder vermeld bestaan er bepaalde specifieke chemische stoffen die de eigenschap hebben dat ze de groei en ontwikkeling van planten kunnen reguleren, d.w.z. doen verlopen in een ander tempo en/of richting dan zonder deze stoffen het geval zou zijn. Indien deze stoffen door de plant zelf aangemaakt worden, spreken we van plantehormonen. Groeiregulatoren is een meer algemene term en geldt ook voor stoffen die niet van plantaardige oorsprong zijn.

Plantehormonen zijn organisch-chemische verbindingen die in een zeer lage concentratie in staat zijn om de groei en ontwikkeling van planten te beïnvloeden. Ze zijn te vergelijken met dierlijke hormonen die op een bepaalde plaats in het lichaam gemaakt en door het bloed verplaatst worden en dan op een andere plaats hun werking uitoefenen.

Plantehormonen zijn in hun werking niet zeer specifiek en werken in zeer lage concentraties (0.001 - 10 mg/l). De effecten zijn sterk afhankelijk van deze concentraties, die bepaald worden door verschillende exogene en endogene factoren.

Het werkingsmechanisme van plantehormonen is niet bekend, hoewel hierover al meer dan 50 jaar onderzoek over wordt gedaan. Wel is bekend dat

verschillende delen van een plant totaal verschillend kunnen reageren op een gelijke concentratie van hetzelfde hormoon. De reacties van stengel en wortelweefsel kunnen in dit verband sterk verschillen.

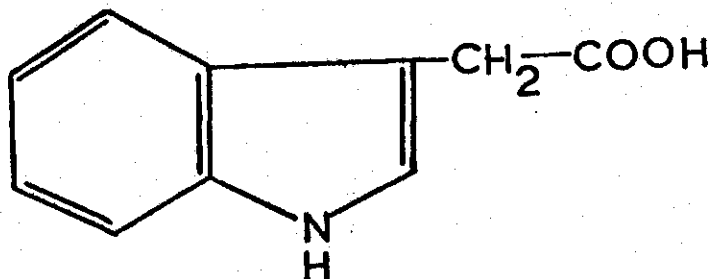
Een dergelijk verschil in gevoeligheid kan er ook bestaan tussen dezelfde organen van verschillende plantesoorten of zelfs tussen rassen of variëteiten van één soort. Een ander belangrijk facet van de werking van plantehormonen is dat zij vaak werken volgens een zgn. optimumkromme: d.w.z. het positief effect ervan neemt toe met toenemende concentratie tot een bepaald optimum wordt bereikt, waarna een vermindering van het effect optreedt totdat het hormoon zelfs remmend kan gaan werken.

In het nu volgende overzicht zullen de thans bekende plantehormonen kort worden behandeld. Het zijn vijf groepen: de auxinen, cytokininen, gibberellinen, abscisinen en het ethyleen.

#### Auxinen

Auxinen werden in 1926 ontdekt, en wel te Utrecht, waar Went het auxine-idee ontwikkelde door zijn proeven met havercoleoptielen. Hij bewees het bestaan van een oplosbare stof in de coleoptieltopjes die de strekkingsgroei bevorderde. Dit was het begin van een uitgebreid onderzoek, dat heeft geleid tot de conclusie dat indolazijnzuur, afgekort IAZ dan wel IAA (Fig. 1),

Fig. 1



IAA

het natuurlijk voorkomend auxine is. Recent is ook het voorkomen van fenylazijnzuur als natuurlijk voorkomende regulator in planten beschreven. Naast deze indol- en fenylauxinen zijn in de laatste jaren vele andere chemische stoffen gesynthetiseerd, welke auxine werking vertonen. We noemen hier: 2,4-dichloorfenoxiazijnzuur (2,4-D), naftylazijnzuur (NAA), 2,4,5-trichloorfenoxiazijnzuur (2,4,5-T) en anderen. De praktische betekenis van deze regulatoren zal later worden besproken. De auxinen zijn nodig in de plant voor zowel celdelingsprocessen, als voor de celvergroting door strekkingsprocessen. Auxinen hebben een duidelijke invloed op de plasticiteit van de celwand.

Auxinen worden gevormd in de groeitoppen van stengels, in bladeren, bloemen en zaden van vruchten en wordt van daaruit vervoerd. Dit transport gaat van cel tot cel, exclusief in een neerwaartse richting ('basipetaal polair transport'). Echter kan het hormoon ook door de zeefvaten worden getransporteerd. Dan volgt het de 'Sink - Source' relaties zoals die in de intacte plant bestaan. Auxine regelt de groei van stengels, bladeren, bloemen en vruchten, hun vatvoorziening en voeding. De auxineproductie van bepaalde organen zoals de bladeren is een teken van hun fysiologische activiteit. Zo lang een gradient van auxine door de stelen van bladeren bestaat, wordt het afvallen van deze bladeren verhinderd. Maar ze hebben nog veel meer effecten zoals op de wortelvorming bij bladstekken.

#### Cytokinin

Deze groep van stoffen, die de celdelingsactiviteit bevorderen, werd in 1941 ontdekt door van Overbeek, die deze stoffen aantoonde in cocosnootmelk. Het bleek dat bij de kweek van planteweefsels in vitro (een zgn. steriele cultuur waarbij gebruik gemaakt wordt van kunstmatige voedingsbodems) dat naast auxine het weefsel nog andere stoffen benodigde om tot callusgroei en verdere differentiatie te komen. Deze celdelingsfactor werd cytokinine genoemd. Na zuivering en isolatie werd aangetoond dat deze stoffen derivaten zijn van adenine, een bouwsteen van nucleïnezuren en het energierijke coënzym adenosinetrifosfaat. Evenals van adenine komen ook van de cytokininen ribosiden en ribotiden voor, verbindingen met ribose en ribosefosfaat. De tot nu toe natuurlijke voorkomende cytokininen ('hormonen') zijn: het zeatine (Fig. 2) met zijn metaboliëten: zeatine-



riboside en zeatineribotide; het isopentenyladenine (met daarbij het isopentenyladenineriboside en het isopentenyladenineribotide).

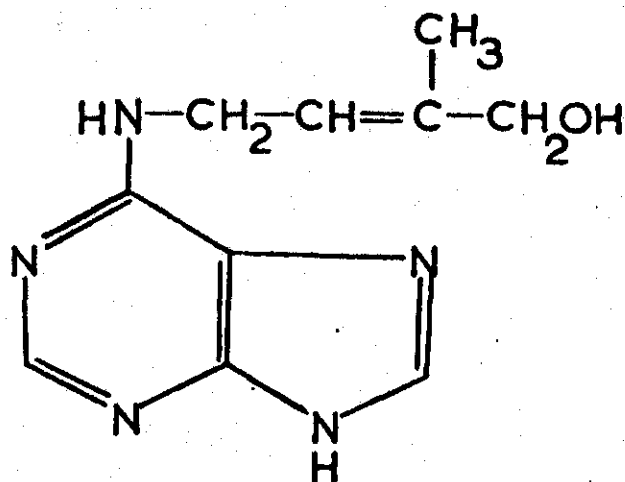


Fig. 2

### ZEATINE

Cytokinenen zijn nodig voor de celdeling en voor de differentiatie (bijv. spruitvorming), tevens zijn deze hormonen werkzaam als anti-verouderingshormoon en kunnen ze de rust van zaden en knoppen breken. De biosynthese vindt o.a. plaats in de worteltopjes. Met de transpiratiestroom worden ze naar de bovengrondse delen vervoerd. Daarmede zijn de cytokinenen uitnemende 'correlatiedragers': tal van signalen uit het wortelmilieu zoals bodemtemperatuur, vochtigheid, minerale voeding e.d. worden via het gehalte aan cytokinenen in de transpiratiestroom medegedeeld aan de bovengrondse delen.

### Gibberellinen

De gibberellinen (GA's) werden in 1926 ontdekt door Kurosawa in Japan, maar zijn pas na de tweede wereldoorlog in de westerse wereld bekend geworden. Ze werden voor het eerst gevonden in het celvrije cultuurfiltraat van de schimmel *Gibberella fujikuroi*, dat de groei van rijstzaailingen bevorderde, maar konden later worden geïdentificeerd als een belangrijke groep van hormonen in de groene plant. De gibberellinen vormen een uiterst

ingewikkelde groep van plantehormonen.

Er zijn thans meer dan 50 verschillende gibberellinen bekend, met onderling kleine verschillen in chemische structuur, die echter wel leiden tot grote verschillen in fysiologische activiteit. Het Gibberellinezuur (GA-3) is de oudste en meest bekende vertegenwoordiger uit deze groep (Fig. 3).

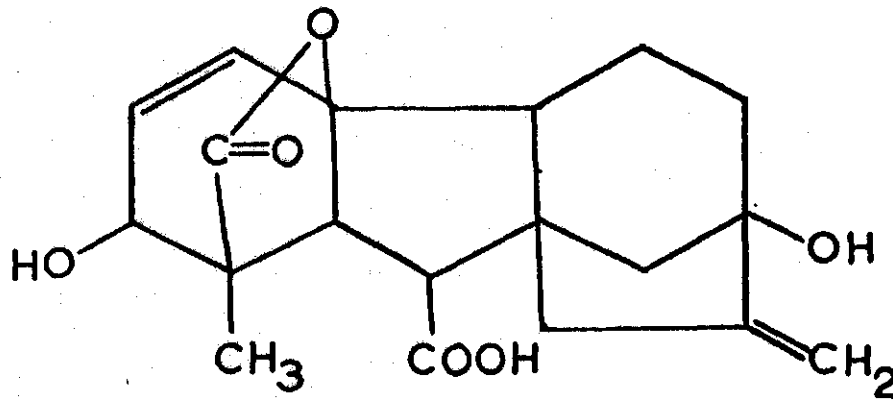


Fig. 3

GA<sub>3</sub>

Gibberellinen werken sterk positief in op de strekkingsgroei. Met name geldt dit voor rozetplanten, waarbij de behoefte aan lange dagen dan wel koude kan worden vervangen door een gibberellinebehandeling. Een dergelijke behandeling leidt dan tot een zeer sterke strekking. Gibberellinen kunnen echter ook de vruchtzetting (ook parthenocarp), spruiting en zaadkieming bevorderen. Tevens zijn deze hormonen betrokken bij tal van andere ontwikkelingsprocessen, doordat ze de werking van andere hormonen, zoals auxinen, kunnen bevorderen.

De biosynthese van deze groep van hormonen vindt plaats zowel in de wortel als in de bovengrondse delen. Gezien de uitermate ingewikkelde chemische structuur, is het tot nu toe niet mogelijk gebleken synthetische gibberellinen op de markt te brengen. Wel zijn er stoffen bekend die de gibberellinesynthese in de plant remmen. Deze groeivertragers worden in land- en tuinbouw toegepast, zoals later nog besproken zal worden.

### Abscisinen

De belangrijkste vertegenwoordiger uit deze groep is het abscisinezuur (ABA) (Fig. 4). Dit hormoon speelt een belangrijke rol bij allerlei processen in de plant die te maken hebben met 'stress'

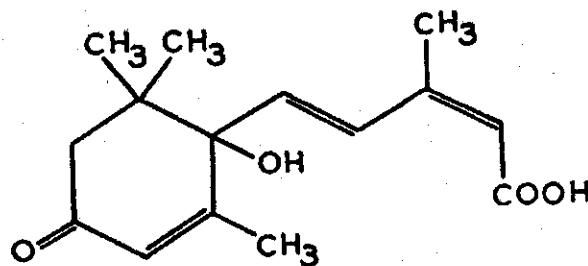


Fig. 4

ABA

Het begrip 'stress' is moeilijk te definiëren. In het algemeen wordt hieronder verstaan een suboptimaal functioneren van de plant wat betreft groei, produktie van zaad, meestal gecombineerd met verstoringen in het metabolisme. Het optreden van een watertekort is een typisch 'stress' verschijnsel en leidt tot een snelle verhoging van het abscisinezuurgehalte in de bladeren. Hierdoor sluiten de huidmondjes zich, waardoor de plant beter wordt beschermd tegen uitdroging. Het ABA kan ook de zaden en knoppen in rust houden, om zo deze organen te beschermen tegen ongunstige klimatologische omstandigheden.

In tegenstelling tot de hormoongroepen auxinen, gibberellinen en cytokininen, induceren abscisinen de rusttoestand in de plant. Veroudering kan bevorderd worden, de groei wordt afgeremd. Waarschijnlijk spelen bij de meeste morfogenetische processen groeibevorderende en groeivertragende hormonen een rol. Door een wisselwerking tussen beide groepen is een subtiel regulatiemechanisme mogelijk.

De synthese van abscisinezuur vindt plaats zowel in de wortels als in bovengrondse delen. Behalve abscisinezuur moet ook nog hier het xanthoxine vermeld worden. In hoeverre deze laatste stof een intermediair in de synthese van ABA is, is nog onzeker.

### Ethyleen

Als laatste groep van de plantehormonen moeten we hier de gasvormige koolwaterstof ethyleen ( $H_2C=CH_2$ ) (Fig. 5) noemen. Reeds lang was bekend dat

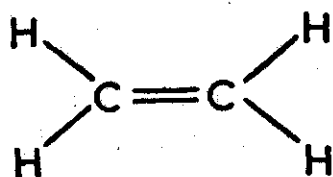


Fig. 5

## ETHYLEEN

ethyleen een belangrijke factor is bij de bloeiinductie van sommige planten en een rol speelt bij de vruchtrijping en -val. Evenals abscisinezuur werkt ethyleen antagonistisch op de andere plantehormonen, zoals auxinen en cytokininen. Ethyleen kan de apicale dominantie opheffen, die veroorzaakt wordt door indolazijnzuur dat afkomstig is uit de top van de stengel. Ethyleen remt de wortelvorming, die geïnduceerd wordt door auxine. Ethyleen stimuleert verouderingsprocessen, waar cytokininen juist een tegenovergesteld effect hebben.

De synthese van ethyleen vindt overal in de plant plaats. De syntheseweg is recentelijk geheel opgehelderd. Uitgaande van methionine wordt via S-adenosylmethionine en het aminocyclopropaan-carboxylzuur, ethyleen gevormd.

Stoffen waaruit ethyleen vrij komt langs chemische weg, kunnen potentieel belangrijk zijn ter regulatie van morfogenetische processen in land- en tuinbouw. In dit verband kan hier genoemd worden: 2-chloorethyl fosfonzuur (ethefon) en 2-hydroxyethylhydrazine. Op de mogelijkheden van deze regulatoren wordt later ingegaan.

## Besluit

Ons inzicht in de groei en ontwikkeling van de hogere plant is in de laatste 50 jaar sterk toegenomen. Bij deze processen van morfogenetische aard gaat het vooral om correlatieve processen waarbij de plantehormonen - als stoffen - een zeer belangrijke rol spelen. Wijzigingen in hormoongehalten leiden tot verschuivingen in de zgn. hormoonbalans en kunnen ingrijpende morfogenetische veranderingen (bijv. bloeiinductie) veroorzaken. Deze hormonale signalen blijken niet alleen van uitzonderlijk belang te zijn als interne morfogenetische regulatoren, zij vormen tevens een belangrijke schakel tussen milieufactoren (zoals licht, temperatuur, vochtgehalte en zwaartekracht) en de ontwikkeling van de plant.

Echter, vele belangrijke vragen ten aanzien van de perceptiemechanismen van milieufactoren, de primaire reacties die die factoren teweeg brengen, alsmede productie, transport en werkingsmechanismen van hormonen, vragen nog steeds om een oplossing. De thans aanwezige theoretische en technische kennis maakt het echter mogelijk de nog open vragen aan te vatten. Het maatschappelijk belang van het hier besproken plantenfysiologisch onderzoek moet benadrukt worden. Meer kennis omtrent de reacties van planten op veranderingen in hun milieu - en de daarbij behorende hormonale interacties - kan een belangrijke bijdrage leveren voor vakdisciplines zoals de teeltkunde, oecologie, vegetatiekunde en voedseltechnologie. Meer inzicht in de processen die ten grondslag liggen aan de primaire productie van een gewas, in de hormonale regulatie van de verdeling van assimilaten over de verschillende organen van de plant, en in de betekenis van hormonen voor de reactie van planten op 'stress' situaties zoals die met name in ontwikkelingslanden kunnen voorkomen (droogte), kan een positieve bijdrage leveren tot de oplossing van het wereldvoedselprobleem.

Inzicht in hormonale betrekkingen in de plant heeft reeds geleid tot zeer belangrijke toepassingen in land- en tuinbouw (onkruidbestrijdingsmiddelen, groeiremmers, plantenvermeerdering, etc.). In het volgende hoofdstuk zal daar aandacht aan gegeven worden. Verwacht mag worden dat bij meer kennis omtrent de uiterst delicate hormoonbalansen in hogere planten de toepassingsmogelijkheden van plantenregulatoren, vergroot zullen worden. Hierbij moet in het bijzonder gedacht worden aan cultuurgewassen in de tropen

(suikerriet, rubber, sojaboon) waarbij het zeer wel mogelijk lijkt tot produktieverhoging te komen door gebruik te maken van regulatoren.

#### Literatuur

1. J. Bruinsma (redactie). Plantehormonen. Pudoc, Wageningen, 1979.
2. H. Veen. Nieuwe mogelijkheden voor de chemische regulatie van plantengroei- en ontwikkeling. *Bedrijfsontwikkeling* 11 (nr. 10), 947-951, 1980.

## Mogelijkheden van beïnvloeding met groeiregulatoren

dr. H. Veen

Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek, Wageningen

In de afgelopen 50 jaar is het gebruik van chemische middelen ter regulering van de plantengroei en -ontwikkeling stormachtig toegenomen. In de jaren dertig waren slechts twee toepassingen bekend, 1) de bloei-inductie door ethyleen en acetyleen bij ananas en 2) het gebruik van auxinen bij stekbeworteling. Thans, 50 jaar later, staat ons een groot potentieel aan middelen ter beschikking. Over 1974 kan de totale omzet van de belangrijkste toepassingen op wereldniveau - op basis van de groothandelprijzen in U.S. dollars - als volgt worden aangegeven: Tabel 1.

Tabel 1. De totale omzet van de belangrijkste toepassingen van plantenregulatoren op wereldniveau (naar Lürssen, gewijzigd, 1980).

produkt	cultuurplant	groothandelprijs
MH/Off Shoot T	tabak	7 700 000
Ethefon	tomaat	2 975 000
Ethefon	Hevea	
Gibberellinezuur	druif	1 050 000
Daminozide	appel	1 050 000
Chloormequat	tarwe	
andere	andere	<u>1 225 000</u> +
		14 000 000 \$

Toch is de omzet aan plantenregulatoren nog gering indien we een vergelijking maken met andere chemische middelen ten dienste van de gewasbescherming. In Tabel 2 is de totale omzet - op wereldniveau - voor verschillende gewasbeschermingsmiddelen aangegeven, op basis van de afnemerprijzen.

Tabel 2. De totale omzet van chemische middelen ten dienste van de gewasbescherming (naar Farm Chemicals, sept. 1977, gewijzigd).

produktgroep	afnemerprijzen in 1974 in US dollars
herbiciden	2 190 000 000
insecticiden	1 822 000 000
fungiciden	961 000 000
plantenregulatoren	40 000 000
ontbladeringsmiddelen	19 000 000

Deze relatief geringe omzet kan verklaard worden door op een aantal problemen te wijzen, welke inherent zijn aan het gebruik van regulatoren. Ze zijn in dergelijke lage concentraties actief, dat de produktie ervan op grote schaal door de industrie niet aantrekkelijk is. Bovendien is het effect van toegediende regulatoren sterk afhankelijk van de aard en de concentraties van de endogeen aanwezige regulatoren in de plant. Ook de fysische en chemische milieufactoren en de wijze van toediening van de regulatoren kunnen hierbij van invloed zijn. Over de verschillende manieren van toediening kan het volgende worden opgemerkt. Meestal worden regulatoren toegediend in opgeloste vorm (in water met toevoegingen), maar ook toediening in dampfase of in vaste vorm (poeder) is mogelijk. Oplossingen worden bij potplanten soms op de potgrond gegoten, maar het meest gebruikelijk is het spuiten of vernevelen van de oplossingen over de planten. Ook onderdompeling van plantedelen of zaden wordt toegepast.

Om een idee te geven van de huidige stand van zaken en de mogelijke toekomstige ontwikkelingen, zullen nu achtereenvolgens de volgende zes groepen regulatoren met een aantal bijbehorende toepassingsmogelijkheden worden besproken: auxinen, gibberellinen, cytokininen, abscisinen, ethyleen en de synthetische remstoffen. Vooraf zij opgemerkt dat het grootste deel van de toepassingen ligt op het gebied van de tuinbouw en veel minder op dat van de akkerbouw.



## Auxinen

Het bekendste, natuurlijke auxine, indolazijnzuur (IAA) dat ook gemakkelijk chemisch gesynthetiseerd kan worden, speelt in de praktijk geen rol, omdat het zo instabiel is. Onder invloed van licht, bepaalde enzymen en andere katalysatoren wordt het gemakkelijk afgebroken. Kunstmatige auxinen als indolboterzuur (IBA), naftylazijnzuur (NAA) en 2,4-dichloorfenoxiazijnzuur (2,4-D) (Fig. 1) zijn voor de toepassing veel belangrijker. De eerste twee

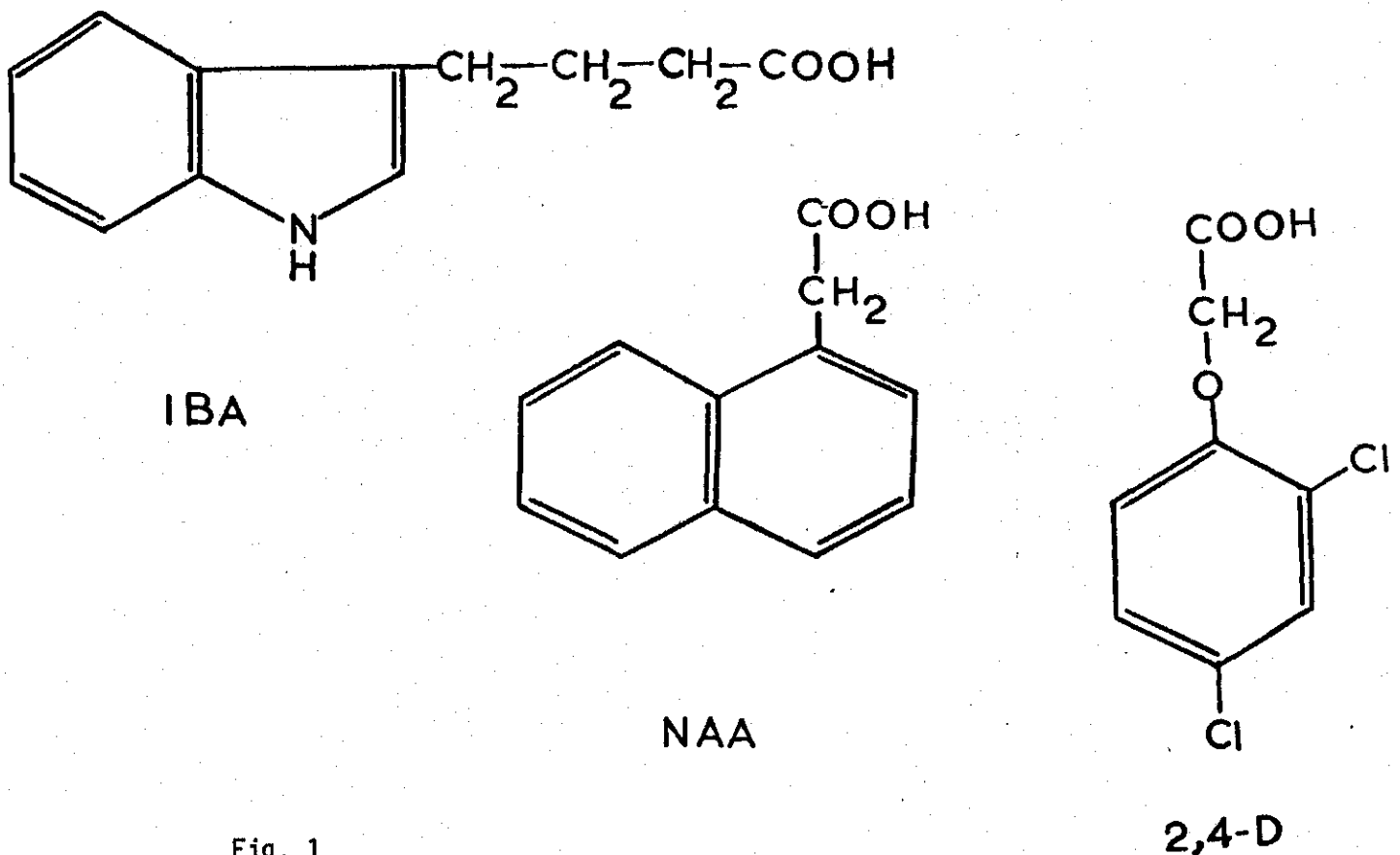


Fig. 1

worden algemeen gebruikt als stekbewortelingsmiddel, het laatste is een bekend onkruidbestrijdings- en ontbladeringsmiddel. IBA en NAA kunnen ook worden gebruikt om het uitlopen van knoppen in het voorjaar af te remmen met het doel om late nachtvorstschade tegen te gaan of de planttijd te verlengen. Bloei-inductie bij ananas is reeds beschreven. Maar ook de bloem-

vorming staat onder invloed van auxinen. In het algemeen bevordert een hoge auxine/gibberelline verhouding de vrouwelijke bloemvorming. Een belangrijke toepassing van auxinen (m.n. NAA) is die ter voorkoming van late val bij appel- en perebomen. Ook bij bloemisterijgewassen wordt NAA toegepast om bloemval te voorkomen.

Auxinen kunnen echter ook worden gebruikt voor ontbladering en vruchtdunning. Ze veroorzaken abscissie van blad-, bloem-, en vruchtsteel, als ze in hoge concentraties worden toegepast. Auxinen toegediend in hoge concentraties geven namelijk aanleiding tot ethyleenproductie door de plant en dit ethyleen leidt tot het afvallen van bladeren en vruchten. Ontbladering met b.v. 2,4-D is van groot belang voor de boomkwekerij om vroege verzending mogelijk te maken. Ook bij de katoenoogst is ontbladering essentieel ter vergemakkelijking van de oogst.

#### Gibberellinen

Deze groep van regulatoren kan niet langs synthetische weg bereid worden. Men is dus aangewezen op de biosynthese m.b.v. de schimmel *Gibberella fujikuroi*, dan wel door extractie en isolatie uit groene planten. Door de relatief hoge kosten van de produktie zijn gibberellinen voor gebruik in het groot niet geschikt. Doordat de moutindustrie echter een afnemer is van grote hoeveelheden  $GA_3$  (te gebruiken bij de kieming van gerst) is de produktie van dit hormoon op gang gekomen zodat land- en tuinbouw als kleine afnemer hiervan gebruik kunnen maken.

GA's kunnen worden gebruikt om de kiemrust van zaden te breken en om de spruiting van aardappelen te stimuleren, maar het resultaat hangt sterk af van de plantesoort en de omstandigheden. Goede resultaten verkreeg men bij gerst in de mouterij en bij aardappelkiemstukken in kassen voor de viruscontrole. GA's hebben verder een gunstige, stimulerende invloed op de vegetatieve groei van allerlei planten, maar roepen tevens een aantal neveneffecten op, die nadelig kunnen zijn bijv. bladvergeling en wortelremming. Verder is de werking vaak slechts tijdelijk en sterk afhankelijk van de omstandigheden. Ze worden dan ook nog weinig bij akkerbouw- en groentegewassen gebruikt.

GA's kunnen de rust bij veel planten opheffen of verkorten. Hierbij

zijn ze wel soortspecifiek en vervangen de eventuele koudebehoefte meestal niet volledig. Ze zijn in staat om rustbreking te bespoedigen, bijv. bij rabarber. Verder kunnen gibberellinen de vernalisatie geheel of gedeeltelijk vervangen en in het algemeen het schieten versnellen. Voor de veredeling en zaadteelt (bieten, radijs, andijvie, sla, spinazie, witlof) kan deze bloei-versnelling van belang zijn.

GA's geven bloei-inductie bij lange-dag planten in korte-dag condities, maar remmen de bloemvorming in die gevallen waarin ze de vegetatieve groei bevorderen ten koste van de bloei, bijv. bij vele vruchtbomen en aardbeien. Versnelde bloemvorming kan optreden als GA's worden toegediend aan bolgewassen als de iris, maar daarbij treedt dan ook bloemsteelverlenging op. Een hoge gibberelline/auxine verhouding bevordert de mannelijke bloemvorming, een toepassing bij de veredeling van komkommers.

GA's kunnen de groei van de pollenbuis versnellen en de natuurlijke vruchtzetting verbeteren. Bovendien kunnen de gibberellinen m.n. een mengsel van  $GA_4$  en  $GA_7$  parthenocarpe vruchtontwikkeling bij een aantal pererassen bevorderen.

#### Cytokininen

Naast de eerder genoemde natuurlijk voorkomende cytokininen zeatine en isopentenyladenine, moet hier ook genoemd worden het furfurylamino-purine ('kinetine') en het benzyladenine (BA) (Fig. 2). Het praktische

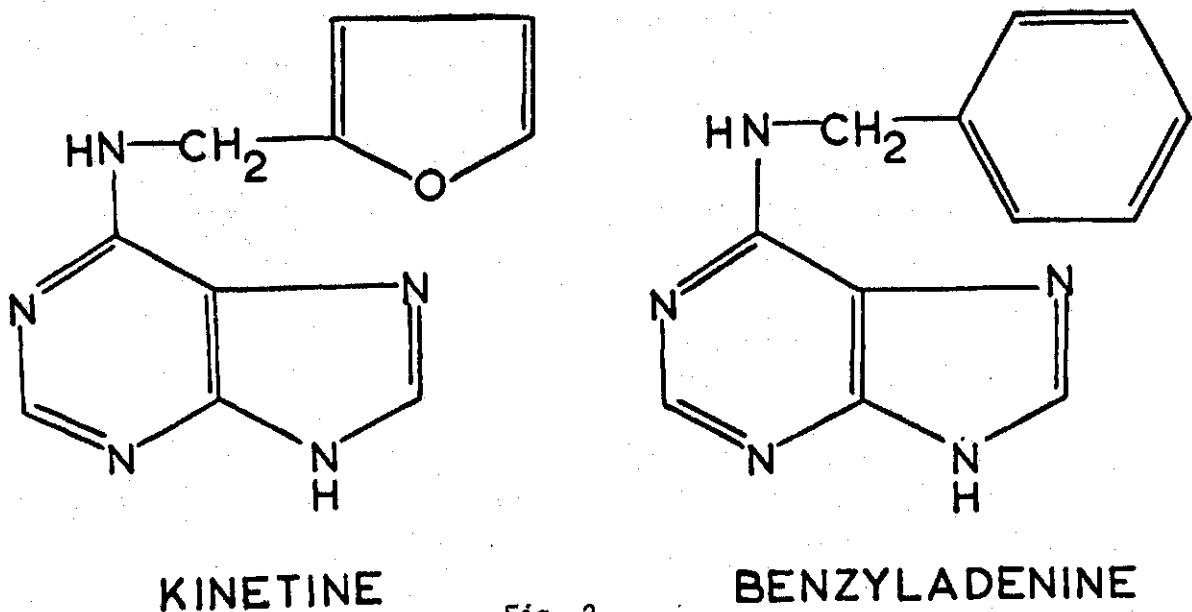


Fig. 2

gebruik van cytokininen beperkt zich tot die gevallen waarin men weefsel- of meristeen-cultuur toepast om planten te vermeerderen of virus-vrij te maken.

Toepassing van cytokininen op bladgroenten om deze langer houdbaar te houden is wel mogelijk, maar wordt om gezondheidsredenen niet toegelaten. Bij snijbloemen is een dergelijke toepassing met het doel om de bewaarbaarheid en houdbaarheid op de vaas te verbeteren in principe wel mogelijk. De hoge kostprijs van cytokininen staat echter een toepassing op grote schaal in de weg.

Er zijn aanwijzingen dat cytokininen de kieming van slazaad, die door hoge temperaturen wordt geremd, kan bevorderen, zodat dit probleem in warme gebieden of in kassen in de zomer wellicht opgelost kan worden. Cytokininen kunnen in het algemeen de kieming van zaden bevorderen doordat ze de kiemremming door andere factoren opheffen. Vegetatieve groei wordt door cytokininen niet bevorderd, wel echter het uitlopen van zijknoppen en het vormen van adventiefspruiten. Het doen uitlopen van zijknoppen kan van belang zijn bij de rozenteelt.

#### Abscisinen

Daar het abscisinezuur in de plant zeer snel wordt omgezet, waarbij de metaboliëten phaseïnezuur en dihydrophaseïnezuur ontstaan, is dit hormoon niet geschikt voor toepassing in de praktijk. Het wachten is op de synthese door de chemische industrie van meer stabiele analoga van dit hormoon. Voor toepassing van abscisinen lijken wel mogelijkheden aanwezig. ABA is in staat om zaadkieming en aardappelspruiting te remmen. Ook knoprust en vorstresistentie worden door ABA geïnduceerd. Het remt de bloemvorming bij lange-dag planten en bevordert de bloei bij korte-dag planten in lange-dag condities. Verder zou ABA van belang kunnen worden bij het induceren van kunstmatige rust en bij blad- en vruchtval. Over de fysiologische werking van het xanthoxine is nog zeer weinig bekend.

#### Ethyleen

Dat ethyleen grote invloed heeft op tal van ontwikkelingsprocessen in hogere planten, was reeds jaren bekend door schadelijke effecten

van lekkende gasbuizen en door de rijpende werking van uitlaatgassen op vruchten, hetgeen door citrusstellers werd benut door hun auto's in vrijloop te laten draaien in de bewaarplaatsen van hun fruit. Het is duidelijk dat dit geen ideale manier van hormoontoepassing is. Een doorbraak kwam in 1969 door de introductie van ethefon. Deze stof ontleedt zeer snel bij pH-waarden boven 5.5, waarbij ethyleen vrijkomt (Fig. 3).

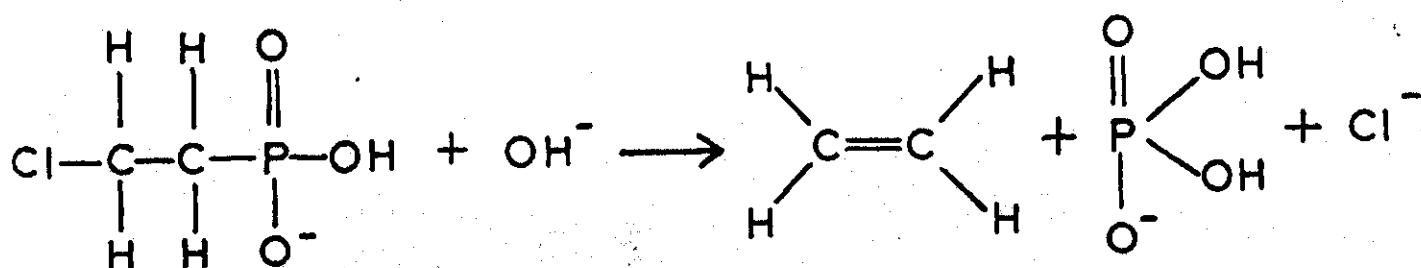


Fig. 3

Het kan gemakkelijk worden toegepast op allerlei plantedelen. Het versnelt rijping en kleuring van vruchten, zoals bij citrus, tomaat, appel en paprika, zodat beter op tijd en vaak mechanisch kan worden geoogst. Het bevordert de blad- en vruchtval, hetgeen het oogsten vergemakkelijkt. Ethefon induceert de vrouwelijke bloemvorming bij Cucurbitaceae en verhoogt de latexproductie van de rubberboom. Een belangrijke toepassing is verder het voorkomen van legering bij vlas en wintergerst. Hiermede zijn de mogelijkheden van ethefon nog lang niet uitgeput; verwacht mag worden dat ook in de komende jaren nog veel toepassingen zullen worden geïntroduceerd.

Een concurrent van ethefon zou het aminocyclopropaan-carboxylzuur (ACC) - het directe substraat voor de ethyleensynthese in de plant - kunnen worden. Hoewel wij met ethefon over een uitnemende synthetische ethyleen-generator beschikken, geven de aanwezige residuen in bijvoorbeeld vruchten, nog wel eens problemen. Het ACC of wel chemische analoga kunnen aantrekkelijke alternatieven zijn voor het gebruik van ethefon. Hier ligt een taak voor de agrochemische industrie.

### Synthetische remstoffen

Deze stoffen grijpen in in de biosynthese van de hormonen of verhinderen het transport van deze stoffen. Het TIBA (trijoodbenzoëzuur) is een zeer effectieve remmer van het auxine transport en is uitvoerig getoetst ter verhoging van de opbrengst bij soja.

Chloormequat (CCC) (Fig. 4) is -economisch gezien - de belangrijkste regulator in West-Europa. Het grijpt vermoedelijk in in de synthese van

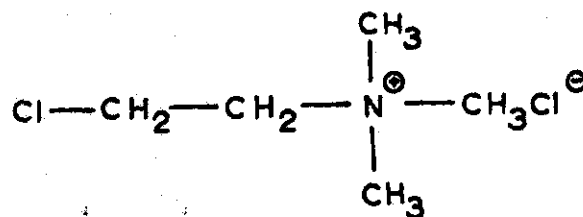


Fig. 4

chloormequat

gibberellinen waardoor de planten korter blijven. Het wordt toegepast bij de graancultuur (tarwe), waar het legering voorkomt doordat de groei van vooral de onderste internodia wordt geremd. Gebruik van chloormequat maakt een hogere N-gift mogelijk, waardoor de opbrengst extra wordt verhoogd (meer korrels per aar en meer aren per plant). Chloormequat veroorzaakt naast remming van de stengelgroei ook vermindering van de apicale dominantie, waardoor bij grassen meer zijstengels kunnen uitlopen. Ook bij fruitbomen wordt chloormequat toegepast.

In de sierplantenteelt wordt veelvuldig gebruik gemaakt van deze remstoffen, waar gestreefd wordt naar gedrongen potplanten met korte internodia, die toch normaal bloeien. Bepaalde plantesoorten zijn slechts m.b.v. remstoffen geschikt te maken voor potcultuur bijv. chrysanthen en poinsettia met resp. daminozide (Fig. 5) en chloormequat. Bij remstofbehandeling treden echter soms nevenwerkingen op. Zo kunnen de bloemkleuren helderder, maar de bladeren donkergroen worden. Ook kan de wortelgroei geremd worden.

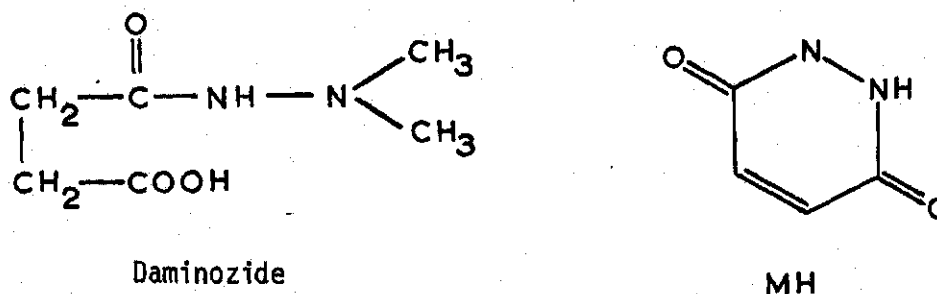


Fig. 5

Andere remstoffen, zoals het maleïnehydrazide (MH) (Fig. 5), werken niet op het hormoonniveau, maar blokkeren andere fysiologische processen. Zo is het waarschijnlijk dat MH ingrijpt in de delingsactiviteit van cellen door de vermenigvuldiging van het kern-DNA te blokkeren. MH wordt gebruikt ter verbetering van de bewaarbaarheid van uien. Deze remming van de delingsactiviteit komt ook tot uiting in het gebruik van MH in de tabaksteelt, waar het de uitgroei van de zijscheuten voorkomt en ter beperking van de grasgroei langs wegbermen.

Een overzicht van alle regulatoren welke thans, in 1980, in Nederland voor gebruik in land- en tuinbouw zijn toegelaten, wordt gegeven in Tabel 3.

### Besluit

Niet alle effecten van regulatoren op planten kunnen worden omgezet in toepassingen in de praktijk. Hierbij spelen vaak economische factoren een zeer belangrijke rol. De regulatoren zijn vaak te duur voor gebruik op minder prijshoudende gewassen. De sterke rasgevoeligheid maakt het moeilijk tot een e nduidige receptuur te komen. Ongunstige neveneffecten kunnen schadelijker zijn dan het verkregen positieve resultaat. Residuen kunnen accumuleren in het voedsel, een risico waar de overheid scherp op toeziet. Verder is het mogelijk dat door gebruik te maken van regulatoren verschuivingen optreden in de gehalten aan onaangename stoffen of dat de vruchten,

welke geogst worden, smakeloos zijn. Tenslotte kan de resistentie tegen ziekten en plagen in een aantal gevallen afnemen. Niettemin de hier opgesomde bezwaren wordt thans intensief gezocht naar nieuwe stoffen die regulatorisch werkzaam zijn. Een goed voorbeeld is het M and B 25 - 105 (n-propyl 3-t-butylphenoxyacetaat), een regulator welke de laterale vertakking van nog-niet bloeiende appel- en perebomen stimuleert. Naast deze stoffen, die typisch een bepaald effect hebben op een enkel morfogenetisch gebeuren (in dit geval: doorbreken van de apicale dominantie), zoekt de agrochemische industrie vooral naar stoffen die algemeen produktieverhogend zijn. Meer inzicht in het proces van groei en ontwikkeling bij de hogere plant is daarvoor een eerste vereiste.

#### Literatuur

1. Gids voor Ziekten- en Onkruidbestrijding, hoofdstuk Groeiregulatoren. uitg. Plantenziektenkundige Dienst, Wageningen, 1981 in druk.
2. R.J. Weaver: Plant Growth Substances in Agriculture. publ.: W.H. Freeman and Co. San Francisco, 1972.



Tabel 3 : Overzicht van de in Nederland toegelaten Plantenregulatoren.

## A. Middelen voor remming van groei en ontwikkeling

1. Remming van scheutgroei bij peer: chloormequat
2. Remming van scheutgroei bij appel: daminozide
3. Remming van spruitontwikkeling bij uien: maleïnehydrazide
4. Remming van spruitontwikkeling bij uien: ethefon
5. Voorkomen van legering van bloemstelen in de zaadteelt van uien: ethefon
6. Voorkomen van het 'strijken' van gladiolen: ethefon
7. Remming van spruitontwikkeling bij consumptieaardappelen: chloorprofam/  
profam
8. Remming van groei bij wintergerst: ethefon
9. Remming van groei bij wintergerst: mepiquat-chloride/ethefon
10. Remming van groei bij tarwe: chloormequat
11. Remming van groei bij vlas: ethefon
12. Remming van groei bij vlas: mepiquat-chloride/ethefon
13. Remming groei, c.q. bevordering bloemknopvorming bij bloemisterij-  
gewassen zoals potchrysanten, poinsettia's kalanchoë: ancymidol
14. Remming van groei in de chrysantenteelt: chloorfonium (Phosfon)
15. Remming scheutgroei bij bloemisterijgewassen: chloormequat
16. Remming scheutgroei bij Azalea: dikegulac-natrium (atrinol)
17. Chemisch toppen van azalea: methylesters van vetzuren  $C_8 - C_{12}$   
(Off-Shoot-0)
18. Remming lengtegroei bij bloemisterijgewassen: piproctanyliumbromide  
(Alden)
19. Remming van grasgroei: chloorprofam
20. Remming van grasgroei: maleïnehydrazide

## B. Middelen voor bevordering van groei en ontwikkeling

1. Bevordering van parthenocarpe vruchtontwikkeling bij peren: gibberellinen
2. Bevordering van parthenocarpe vruchtzetting bij augurken: chloorflurenol-  
methyl
3. Bevordering van de vruchtzetting bij aubergines: 4-chloorfenoxiazijnzuur

4. Bevordering van de vruchtzetting en rijping bij tomaten: ethefon
5. Bevordering van de vruchtzetting bij tomaten: 4-chloorfenoxiazijnzuur, 2-naftoxyazijnzuur, 2-naftoxyazijnzuur + 2,4-D
6. Verbreking van winterrust bij rabarber: gibberellinen
7. Verbetering van de maatsortering en verhoging van de opbrengst bij poot-aardappelen: daminozide
8. Bevordering van beworteling van stekken van boomkwekerij- en bloemisterij-gewassen: IAA, IBA, NAA.
9. Bevordering van bloemontwikkeling bij bloemisterijgewassen (bromeliaceae):  
ethefon
10. Bevordering bloemaanleg in irissen: ethefon
11. Vervroeging van bloei bij Helleborus en Anemone: gibberellinen
12. Bevordering bloemontwikkeling bij bromeliaceae: hydroxyethylhydrazine

#### C. Middelen voor bevordering van bloemafstoting

1. Chemische bloemdunning bij appels: ethefon
2. Chemische bloemdunning bij appels: alpha-naftylacetamide
3. Bevordering van bloemafstoting bij knolbegonia's: ethefon

#### D. Middelen ter voorkoming van bloemval bij bloemisterijgewassen (Bougainvillea, Begonia): NAA

#### E. Middelen ter bevordering van vertakking van appel- en perebomen: n-propyl-3-t-butylfenoxycetaat

#### F. Middelen voor chemische bloem- en vruchtdunning bij appels: n-methyl-naftylcarbamaat

#### G. Middelen voor kleurbevordering bij appels: ethefon

#### H. Middelen ter voorkoming van late val bij fruitgewassen: NAA

31e HETEROSTICURSUS 1980-1981Het produktiepatroon van suikerbieten

L.J.P. Kupers

1. Inleiding

De suikerbiet, *Beta vulgaris* L., behoort tot de familie van de ganzevoetachtigen, waartoe als cultuurgewas in Nederland behalve de overige soorten bieten eveneens de spinazie behoort.

Ook onder de onkruidsoorten komen een aantal ganzevoeten voor. Wanneer het gewas op grote schaal geteeld wordt met als doel de suikerwinning, dan blijkt de plant in de vegetatieve fase te verkeren. De jonge plant van zo'n vegetatief gewas komt voort uit zaad en dit moet dus inhouden dat de plant kennelijk na afloop van de vegetatieve fase in het eerste teeltjaar, bereid is of nog bereid gemaakt kan worden om in het tweede teeltjaar te gaan schieten en bloeien. Er wordt in dat geval een sterk verlengde bebladerde stengel gevormd, die de bloeiwijze draagt. Voor de overgang van de vegetatieve fase naar de generatieve fase is echter nodig dat aan de koude behoefte geheel of gedeeltelijk is voldaan en dat de geschikte daglengte (L.D.) op het blad kan inwerken.

Als gevolg van allerlei oorzaken verschijnen er ook in een eerste-jaars bietegewas planten, die zich schijnbaar niets aantrekken van de hierboven geschetste regel. Deze éénjarige, bloeiende planten, noemt men schieters, nog te onderscheiden in vroege en late schieters. Vooral de eerste categorie is zeer hinderlijk omdat hieruit voortkomende zeer langdurig kiemkrachtige zaden aanleiding geven tot planten in een volgend bietegewas, die niet met de in een bietegewas gebruikelijk herbiciden te bestrijden zijn.

2. De morphologische opbouw, van een bieteplant, van zaad tot oogst in het eerste teeltjaar.

De vraag, die in de titel van deze voordracht besloten is, n.l. hoe zit nu het produktiepatroon van een vegetatieve bieteplant en vervolgens van een bietegewas in elkaar, zou ik op de volgende wijze willen beantwoorden.

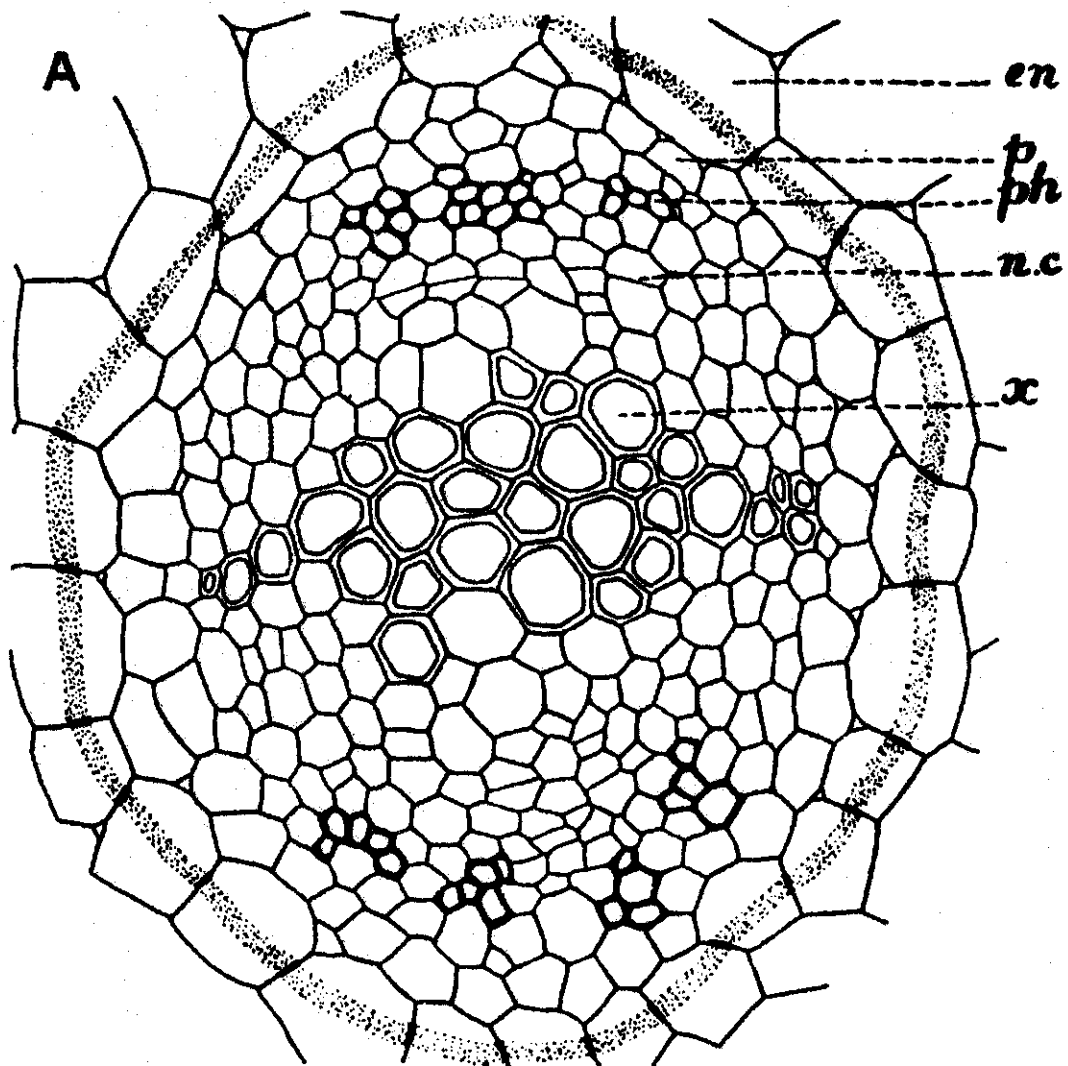


fig. 1. Dwarsdoorsnede van een jonge kiemplant waarin de ontwikkeling van de primaire xyleemplaat en het ontstaan van het primaire cambium te zien is. x 690

- |                   |                                  |
|-------------------|----------------------------------|
| → en = endodermis | → n.c. = normaal primair cambium |
| → p = pericykel   |                                  |
| → ph = phloem     | → x = xyleem                     |

De kiemplant van een suikerbiet ziet er uitwendig uit zoals iedere kiemplant van een dicotyle soort n.l. een kiemwortel en een hypocotyle stengel, die twee soms drie kiembladeren draagt. Enige dagen na opkomst, groeien de zaadlobben uit tot een beperkte omvang. Daarna worden in het hart van de jonge plant de eerste echte bladeren zichtbaar, die ingeplant zijn op een nauwelijks verlengde echte stengel: het epicotyle deel van de stengel. Ter zelfder tijd is de wortel uitgegroeid tot een voor een kiemplant stevige maar normale penwortel.

Deze penwortel wijkt in anatomisch en histologische opzicht in het geheel niet af van het normale patroon in dicotyle plantesoorten n.l. vlak bij het groeipunt de bekende structuren van een primaire wortel en in het iets oudere deel een di-arch opgebouwde structuur met van buiten naar binnen: een epidermis, schorsparenchym, de endodermis en daarbinnen een tweestralig uit phloëem- en xyleemvaten opgebouwde stele.

Figuur 1.

In het verdere verloop van de groei van de jonge bietepplant neemt het aantal echte bladeren per plant snel toe met althans in de vóórzomer, een snelheid van 1,5 à 2 nieuwe bladeren per week. Het totaal aantal bladeren per plant dat gevormd wordt tijdens het groeiseizoen belooft 40 à 45, waarvan er in een ouder gewas meestal niet meer dan ongeveer twintig tegelijkertijd en in levende toestand aanwezig zijn. Gedurende het groeiseizoen sterven de oudere (= de buitenste) bladeren dus af. Het verlies aan droge stof in de vorm van droge stof betrokken op de totale geproduceerde droge-stofproduktie aan het eind van het groeiseizoen ligt in de orde van 10 à 15%.

Intussen is de niet of nauwelijks verlengde stengel van de plant radiaal uitgegroeid. De bladeren staan dus bij een volwassen bietepplant in een spiraal ingeplant op deze kop en vormen een rozet.

De penwortel heeft zich intussen naar de diepere grondlagen uitgebreid en vertoont afhankelijk van de ouderdom d.w.z. van beneden naar boven nu drie typerende structuren:

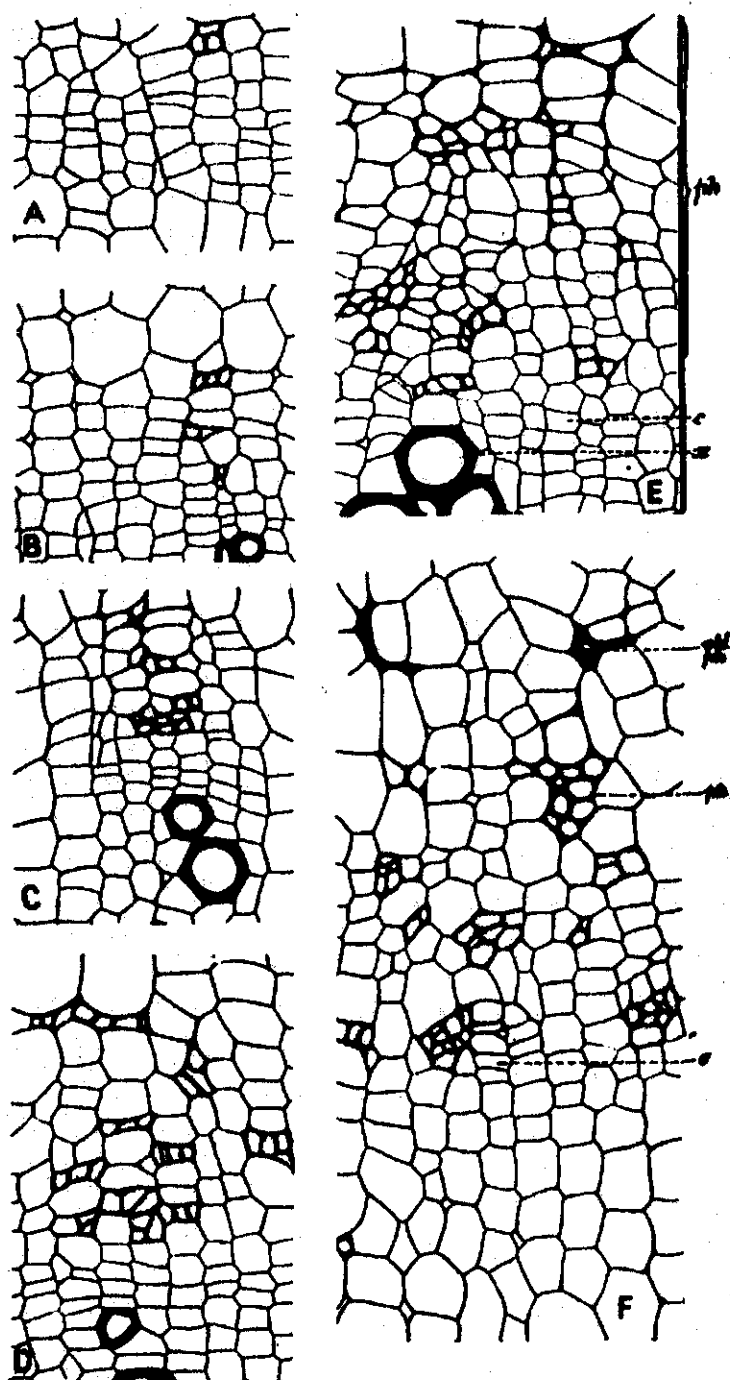


fig. 2. Het ontstaan van phloem in de suikerbiet. x 325

A buitenste ring

D vierde ring

B tweede ring

E vijfde ring uit een ander  
deel van de biet

C derde ring

Het phloem laat een zeer duidelijke mate van ontwikkeling zien in vergelijking tot het xyleem.

De buitenste phloemgroepen in figuur F. zijn al verdrukt.

→ ph = phloem

→ obl.ph = verdrukt phloem

→ c = cambium

→ x = xyleem

- a. een primaire structuur in de buurt van de groeipunt;
- b. normale secundaire diktegroei op enige afstand van het eindmeristeem.
- c. anormale diktegroei, die van de wortel een opslagorgaan maakt.

Zodra de normale diktegroei van de wortel overgaat in de anormale diktegroei, verliest dat deel van de wortel een belangrijke eigenschap van wortels n.l. het vermogen om water en nutriënten op te nemen uit de grond.

Het is eenvoudig in te zien waarom dat dit zo is.

De endodermis, een orgaan opgebouwd uit slechts een cellaag, heeft in een normale wortel de functie van een sluis met éénrichtingsverkeer.

Hogere concentraties nutriënten in de houtvaten van de wortel kunnen als gevolg van de aanwezigheid van de endodermis niet zonder meer terugvloeien naar de zeer lage concentraties nutriënten zoals die in de bodemoplossing voorkomen.

In de anormaal verdikte wortel is de endodermis verdwenen, platgedrukt door het geweld van de vorming van nieuw weefsel in de zich snel naar de omtrek uitbreidende schors. Figuur 2. In de schors ontstaan bij het begin van de anormale diktegroei aanvankelijk verspreide nieuwe cambia (deelweefsels). Deze plaatselijke cambia sluiten zich aaneen tot gesloten cambia "ringen" die naar buiten phloëm- en naar binnen xyleemelementen afscheiden. In een suikerbiet is, althans in het bovenste = dikste gedeelte van de biet, het aantal van zulke "ringen" gemakkelijk meer dan 10. In voederbieten en in de tafelbiet zelden meer dan 7. De nieuw gevormde houtvaten en zeefvaten in een verdikte wortel behouden echter wel hun transportfunctie.

De verdikte biet draagt uitwendig, meestal uittredend langs twee insnoeringen van de verdikte wortel, een grote hoeveelheid zijwortels.

Wanneer om een of andere reden de top van de penwortel zich niet ongestoord naar de diepte kan uitbreiden, wordt deze functie door zijwortels overgenomen. In zo'n geval kunnen ook zijwortels anormaal verdikken. Deze "vertakte" bieten worden om allerlei redenen door boer en industrie niet op prijs gesteld.

### 3. De distributie van de droge stof over de organen in de bietep- plant

In de eerstejaars bietepplant, die zich zoals reeds eerder is vermeld, in de vegetatieve fase bevindt, kunnen we na de beschrijving van de morfologische en histologische veranderingen gedurende het groeiseizoen twee duidelijke subfasen onderscheiden. Op de eerste plaats groei tot aan de inzet van de anormale diktegroei en vervolgens de anormale diktegroei met alle gevolgen daarvan voor de verdeling van droge stof over de respektievelijke organen.

De droge stofproductie vindt plaats in de bladeren.

In de hele plant wordt de geproduceerde droge stof over de organen verdeeld door regelmechanismen. Hoe die regelprocessen werken doet in dit onderdeel van de cursus niet ter zake. Het zij voldoende vast te stellen dat in de jonge plant betrekkelijk simpele processen de loofgroei en wortelgroei aan elkaar koppelen. Naar mate de plant ouder wordt, wordt de sturing van de distributie-processen ingewikkelder omdat dan ook sturing door middel van of vanwege hormonen plaatsvindt.

In de zeer jonge plant houden groei van de bladeren, in aantal, oppervlak, en droge stofgewicht, en groei van de wortels, elkaar in toom. Dit moet betekenen dat beperkingen vanwege de uitwendige groeifactoren: straling en luchttemperatuur, windsnelheid en relatieve vochtigheid van de lucht ten aanzien van het bladapparaat en bodemtemperatuur, lucht-vocht- en nutriëntenvoorziening ten aanzien van het wortelstelsel, zowel de groeisnelheid als de verdeling van de droge stof over de aanwezige organen bepalen.

In de ietwat oudere jonge plant zien we dat de z.g. spruitwortelverhouding, die aanvankelijk een tijdlang tamelijk constant was, geleidelijk verschuiven naar waarden groter en vaak aanzienlijk groter dan 1.

Blijkbaar is als gevolg van de stijgende bodemtemperatuur, en een vergroting van de transpiratiestroom, het wortelstelsel in staat om zonder beperkingen een groot bovengronds apparaat te voorzien van vocht en nutriënten.

Het hierboven beschreven proces geldt voor iedere soort van



jonge planten, onafhankelijk of deze zijn voortgekomen uit zaad, knollen of stekken. Alleen de gewassen die uit bollen groeien wijken gradueel af van deze regel omdat een bol reeds een vrijwel complete plant is, waarin vooral strekkingsgroei de uiteindelijke omvang van de plant bepaalt.

De voorwaarden voor de anormale diktegroei van de penwortel van de biet zijn:

- a. plaatselijke voltooiing van de normale secundaire diktegroei;
- b. een voor snelle delingsgroei en een voor groei in de vorm van celstrekking geschikte bodemtemperatuur.
- c. een voldoende groot bladapparaat, dat in staat is om de onder b. opgesomde groeiprocessen ruim van energie te voorzien, zonder, althans in de aanvang, zelf in groeisnelheid te verminderen.

Zodra de anormale diktegroei van de penwortel op gang is gekomen wordt in de dan gevormde, voor het merendeel parenchymatische, weefsels suiker opgeslagen.

Suikeropslag en toename van de niet-suikerhoudende droge stof in de biet, gaat afgezien van storingen in de groei, parallel. Zodra er storingen in de groei plaatsvinden b.v. wanneer door stikstofgebrek, vochtgebrek of lage luchttemperaturen de nieuwvorming van bladeren geremd wordt, neemt het suikergewicht in de biet, sneller toe dan het gewicht aan suikervrije droge stof en stijgt dus het suikergehalte. Figuur 3.

Uit bovenstaande volgt dat weliswaar het suikergehalte toeneemt met de tijd maar dat in strikt fysiologische zin een vegetatieve biet niet afrijpt, zoals een graangewas of een aardappelpgewas. Het is mogelijk om een bieteplant onder een regiem van de temperatuur boven 20°C en korte daglengte gedurende een zeer lange tijd in de vegetatieve fase te houden. Figuur 4.

Alhoewel een bieteplant, gegeven niet-beperkende groeivoorwaarden, na de inzet van de anormale diktegroei, de geproduceerde droge stof volgens een blijkbaar vast patroon verdeelt tussen bovengrondse organen, ondergrondse gewichtstoename in suikervrije droge stof en in suiker, vinden volgens waarnemingen aan gewassen in het veld, nog wel degelijk veranderingen plaats in de verdeling van de droge stof in de bovengrondse organen.

Figuur 3.

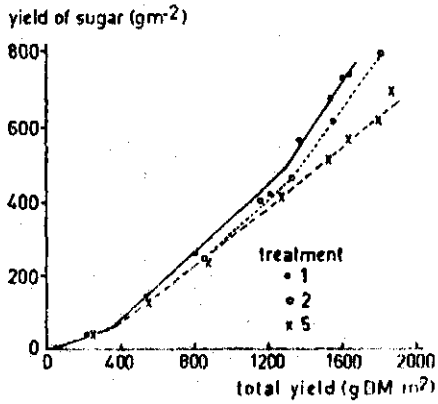


Fig. 6. Relation between the sugar yield and the calculated total dry weight of a sugar-beet crop with different rates of nitrogen.

Figuur 4.



Fig. xi. 32. Suikerbiet welke in de kas vegetatief is gebleven, doordat de temperatuur hoog is gehouden.

De nieuwvorming van blad is n.l. niet alleen afhankelijk van de beschikbaarheid van energie maar ook van vocht, nutriënten en de temperatuur. Bovendien blijkt in de wat oudere plant, groeiend onder lange-dag omstandigheden, een andere verdeling op te treden tussen bladschijfgewicht en bladsteelgewicht. Omdat de centrale groeikegel nog niet aan de koude behoefte heeft voldaan, kan deze nog niet gaan strekken. Voor de bladeren geldt deze beperking blijkbaar niet, vandaar de verschuiving in distributie ten gunste van het gewicht aan bladsteel en ten ongunste van het gewicht aan bladschijven.

Als gevolg van de steile bladstand van de jongste (= binnenste) bladeren, die bovendien ingepakt zijn in een boeket van oudere maar nog levende bladeren, is de mogelijkheid van een hoge produktiviteit van deze relatief jonge bladeren, gegeven de in de nazomer en herfst heersende straling en de voorkomende zonnestand, beperkter dan men zou mogen afleiden uit hun ouderdom. Verstandige bietetelers trachten derhalve de vorming van nieuwe bladeren, die in een gezond gegroeid gewas van een beperkte waarde zijn voor de suikerproduktie, juist in het laatste derde deel van de groeiperiode te verminderen door middel van teeltmaatregelen. Deze maatregelen worden door de plant zelf ondersteund.

Ten eerste blijken de reeds aanwezige groene bladeren ofwel langs hormonale weg (dominantie) of wel door middel van interne beschadwing, de nieuwvorming van bladeren te belemmeren.

Ten tweede is in de tweede helft van het groeiseizoen reeds een aanzienlijk deel van de voor een goede opbrengst benodigde nutriënten opgenomen en ten dele vastgelegd in de levende en dode organische stof van de plant.

(Tabel 1) Vooral de nutriënt stikstof is in dit samenspel belangrijk omdat een ruim aanbod van stikstof op een relatief laat tijdstip niet alleen nieuwe bladgroei mogelijk maakt maar bovendien bevordert dat de eerder genoemde hormonaal beïnvloede knobprust, doorbroken wordt.

Ten derde: de teler kan ook met andere teeltmaatregelen (plantdichtheid, onkruidbestrijding) gewassen construeren, die als gevolg van hun relatief jeugdiger fysiologische constitutie, minder efficiënt de geproduceerde droge stof verdelen over loof en biet. Tabel 2

# KG DS PER HA

	O <sub>1</sub> = 13/6				O <sub>2</sub> = 25/7				O <sub>3</sub> = 5/9				O <sub>4</sub> = 10/10			
	N <sub>1</sub>		N <sub>2</sub>		N <sub>1</sub>		N <sub>2</sub>		N <sub>1</sub>		N <sub>2</sub>		N <sub>1</sub>			
	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>		
schijf	110	298	103	248	2031	2286	2116	2577	2269	2473	2637	2644	1620	1900	1910	2280
steel	18,8	48,4	17,6	42,5	1630	2497	1662	2570	2148	3236	2295	3190	1600	2610	1900	3020
stod.bl.	-	-	-	-	1	2	2	3	1054	1260	1081	1268	2030	2450	1950	2400
loop	6,4	15,8	6,2	15,4	774	744	737	725	1239	1155	1375	1105	1050	1020	1310	1170
briet	14,4	36,8	13,5	34,2	4407	4710	4384	4467	10.680	10.300	10.890	9850	14.710	13.810	14.410	13500
Totaal	149,6	399,1	140,3	340,1	8843	10219	8907	10347	17390	18424	18368	18057	21.010	21.790	21.480	22.370

4 x 10 pl m<sup>2</sup>

Tabel 2 (H.c.)

# OPVAME N IN KG/HA

	O <sub>1</sub> = 13/6				O <sub>2</sub> = 25/7				O <sub>3</sub> = 5/9				O <sub>4</sub> = 10/10			
	N <sub>1</sub> 120g		N <sub>2</sub> 128g		N <sub>1</sub>		N <sub>2</sub>		N <sub>1</sub>		N <sub>2</sub>		N <sub>1</sub>		N <sub>2</sub>	
	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	O <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>
SCHUUF	5,74	15,15	5,37	12,60	82,97	90,95	92,25	114,94	88,98	94,07	115,55	113,38	62,90	70,44	77,95	93,91
STEEEL	0,84	2,28	0,83	1,94	33,11	42,30	38,28	59,69	32,72	46,71	46,17	61,36	24,31	36,77	36,47	54,98
DOOR BZAA	-	-	-	-	0,02	0,03	0,04	0,07	21,47	30,39	21,29	32,62	41,06	45,30	50,66	62,16
KOP	0,23	0,56	0,24	0,59	13,69	12,43	14,29	14,57	20,50	18,34	25,99	21,35	19,57	19,08	25,72	25,39
BIET	0,45	1,10	0,41	1,04	55,84	49,72	64,69	61,10	93,45	78,30	128,52	102,18	128,3	105,0	154,9	132,5
TOTAAL	7,26	19,09	6,85	16,17	185,43	195,43	209,55	250,37	257,12	267,81	337,52	330,89	276,1	276,6	345,7	368,9

4 en 10 per m<sup>2</sup>.

#### 4. Samenvatting

Alhoewel de bietepplant in het eerste teeltjaar vegetatief blijft, hangt zowel de hoeveelheid suiker per plant en per  $m^{-2}$  als het gehalte (hoeveelheid suiker per gr.vers gewicht) zeer nauw samen met het tijdstip in de groeiperiode, waarop de anormale diktegroei van de penwortel inzet.

Hoe vroeger dit tijdstip in de groeiperiode valt, des te meer suiker kan er per  $m^2$  gevormd worden.

Het tijdstip waarop deze drastische wijziging in het distributiepatroon van de droge stof optreedt hangt samen met die eco-fysische groeifactoren, die rechtstreeks de assimilatie en de wortelfuncties beïnvloeden.

Nadat eenmaal dit "point of no return" is overschreden, wordt, betrokken op de totale hoeveelheid droge stof, in de biet de droge stof volgens een strakke verdeelsleutel verdeeld over suikervrije droge stof en suiker. Dit is overigens slechts waar wanneer er geen groeistoringen optreden.

De verdeling van de droge stof, bestemd voor loofgroei of voor bietvorming en suiker, wordt via een complex regelproces gestuurd.

Hormonale invloeden uitgaande van het reeds aanwezige aantal levende bladeren, de voeding met stikstof in aanwezigheid van een ruime vochtvoorziening en een geschikte temperatuur, maar ook de daglengte en de fysiologische ouderdom van de plant spelen in dit spel een rol.

Uit de gegeven beschouwing valt af te leiden dat de bieteteler een aantal mogelijkheden heeft om de totale droge stof-opbrengst, de suikeropbrengst en de technologische kwaliteit van de biet voor de suikerwinning te sturen. De wegen die daartoe open staan zijn:

- a. rassenkeuze o.a. in relatie tot aard van het najaar, dat regionaal nogal verschilt.
- b. snelheid van volledige grondbedekking in voorjaar en vóór-zomer: "crop establishment"; plantdichtheid en regelmaat van de verdeling
- c. de bemestingstaktiek.

Het ligt voor de hand dat ook getracht wordt of het mogelijk is door middel van toepassing van middelen uit de chemische industrie,

processen zoals anormale diktegroei vervroegd te doen aanvangen of late nieuwvorming van blad te onderdrukken.

Het ligt, aannemend de hier ontwikkelde zienswijze, voor de hand dat het eerstgenoemde proces niet zo eenvoudig stuurbaar is. Het tweede genoemde proces lijkt in eerste instantie meer kansen te bieden omdat hier herkenbare hormonale en bekende processen uit de plantenvoeding een rol spelen.

31<sup>e</sup> Heterosis-cursus 1980 - 1981Van zaadkwaliteit tot oogstbaarheid van suikerbieten.

Ir P.A.M. Krouwijk,

Proefstation voor de Akkerbouw en de Groenteteelt in de Vollegrond,  
Lelystad.

Inleiding

Wanneer hier gesteld wordt, dat suikerbieten geteeld worden om geogst te worden, is er sprake van een constatering die weliswaar simpel is maar niettemin erg belangrijk.

Indrukken in de huidige praktijk opgedaan doen wel eens iets anders vermoeden. Belangrijk hierbij is dan ook de vraag of de structuur van de bietengewassen aansluit op de technische mogelijkheden van de gebruikte oogstsystemen.

Dat de ideale situatie nog lang niet is bereikt, wordt o.a. bewezen door de grote verscheidenheid in componenten en uitvoeringen waaruit de in praktijk gebruikte oogstapparatuur is samengesteld.

In dit kader is de stelling te verdedigen dat voor de grote onregelmatigheden in bietengewassen het machine-technische antwoord nog niet in de nu gebruikelijke oogstapparatuur is terug te vinden.

Het is niet de bedoeling binnen het kader van deze cursus aan de machine-technische kant aandacht te besteden.

Hier zal geprobeerd worden zichtbaar te maken waar onregelmatigheden in bietengewassen aanwezig zijn, in welke mate ze voorkomen en welke consequenties eraan verbonden moeten worden, c.q. welke verbeteringen mogelijk zijn.

Omvang van de Problematiek

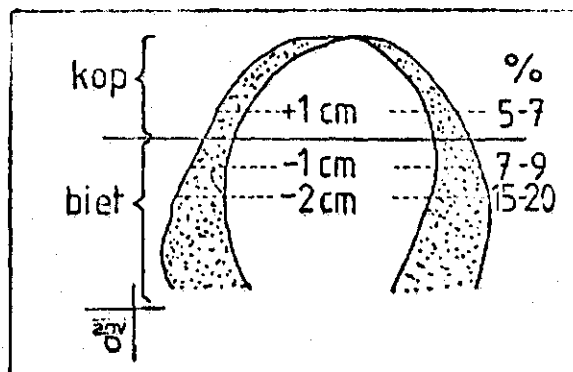
Voor 1980 is de suikerbietenteelt globaal in de volgende cijfers samen te vatten:

120.000 ha à 50 ton/ha met 16% suiker en 21% tarra.

D.w.z. geleverd aan de fabrieken: 6,0 mln ton bieten en 1,6 mln ton tarra.

Op basis van internationaal en ook eigen onderzoek kan geschat worden dat 8% van de gegroeide productie de fabriek nooit bereikt.





figuur 1 Relatie kopverlies/koptarra.

Dit betekent dat 6,0 mln ton bieten 92% van de gegroeide productie vertegenwoordigt.

Daarnaast treden er tussen het moment van rooien en het tijdstip van verwerken suikerverliezen op. Wanneer dit gemiddeld op 0,5% suiker wordt gesteld, is er hier sprake van suikerverliezen die in de buurt van 30.000 ton per campagne moeten liggen.

De verliesrekening ziet er dan globaal als volgt uit:

Biet (8%) (520.000)	f 52 mln.
Tarra ( à f 20,--)	f 32 mln.
Suiker( à f 867,--/ton)	<u>f 26 mln.</u>
Totaal	f100 mln.

Bedacht moet worden dat het hier gegeven overzicht een globale benadering is. De orde van grootte is hierin wel juist aangegeven.

#### Bietverliezen

Dit betreft dat deel van de produktie dat wel gegroeid is, maar niet aan de fabriek komt.

Dit deel is onder te verdelen in Kopverliezen, Puntverliezen, én verlies van hele (meestal kleine) bieten.

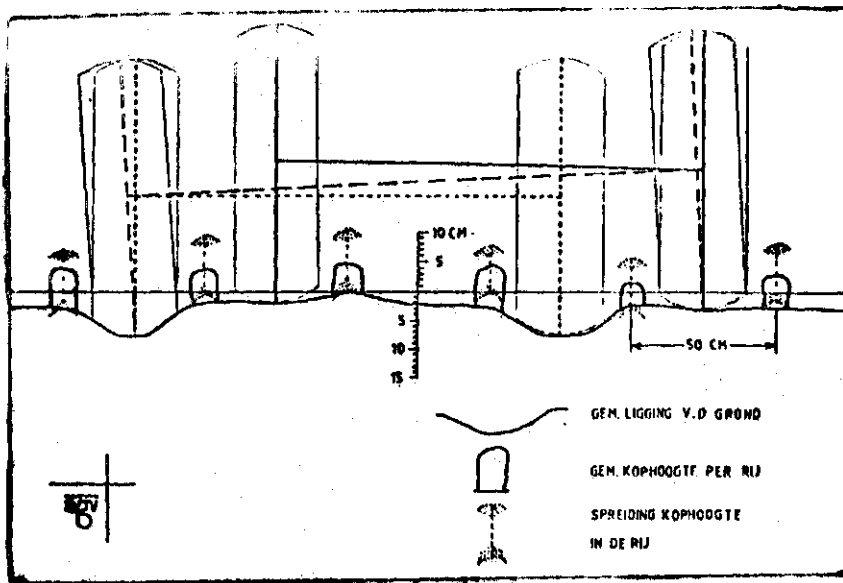
Hoewel er erg grote variaties voorkomen mag aangenomen worden dat de totale bietverliezen gelijkelijk aan de drie genoemde posten mogen worden toegerekend.

#### Kopverliezen

In figuur 1 is zichtbaar gemaakt wat het betekent wanneer te diep of te ondiep gekopt wordt. Per cm betreft dit een aanzienlijk percentage van het bietgewicht.

Ook wordt duidelijk dat het voordelen biedt op suikerbieten een kop met een geringe diameter te hebben. Dit omdat de kopapparatuur alleen in verticale zin is te reguleren.

Daarnaast moet rekening worden gehouden met het feit dat de variatie in kophoogte in de de rij erg groot is .



figuur 2 Situatie oogstapparaat ten aanzien van ligging van de grond en variatie in kophoogte bij meerrijig rooien

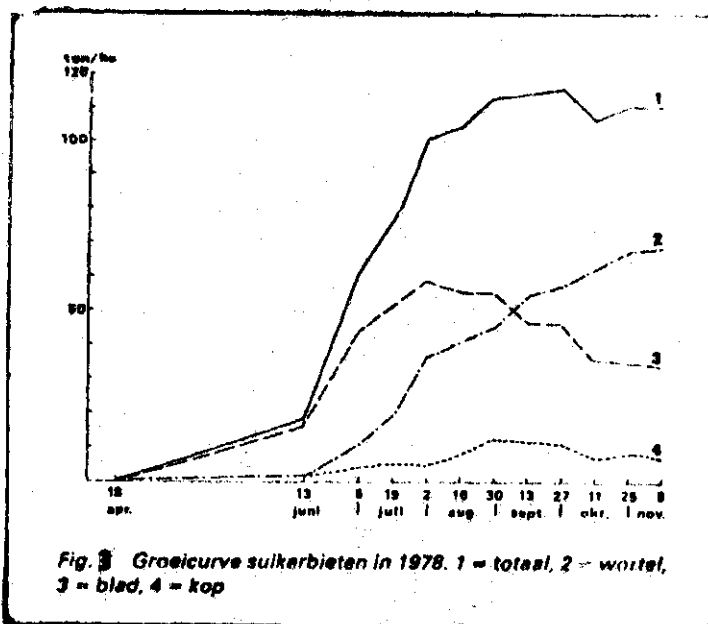
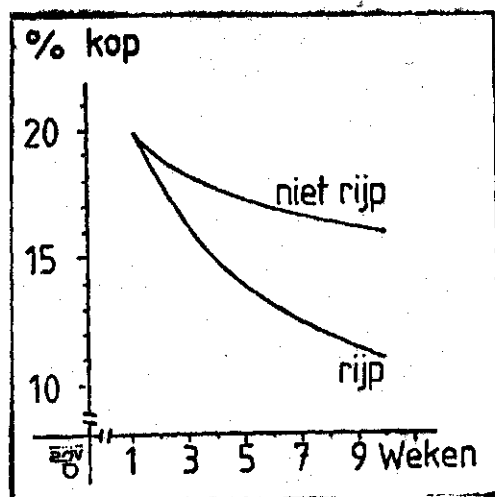
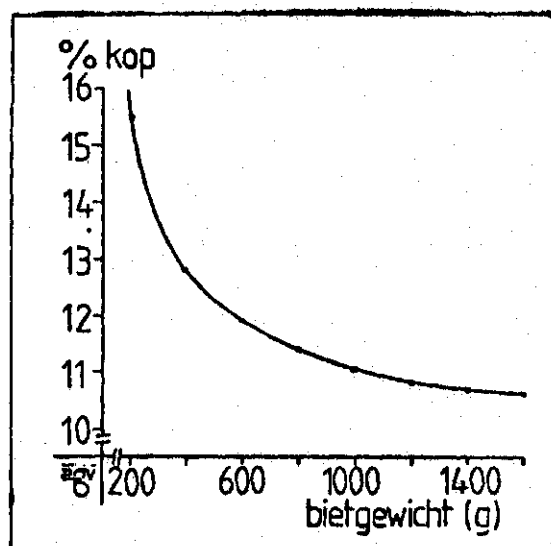


Fig. 3 Groeicurve suikerbieten in 1978. 1 = totaal, 2 = wortel, 3 = blad, 4 = kop



figuur 4 De in een bietengewas aanwezige hoeveelheid kop in procenten tijdens de campagne



figuur 5 Relatie bietgewicht en hoeveelheid kop in procenten.

Wanneer het grondniveau midden tussen twee rijen als referentie genomen wordt, dan zijn variaties in kophoogte in de rij van 0 - 16 cm als normaal te beschouwen; waarbij 0 - 18 cm spreiding in kophoogte zeker niet tot de uitzonderingen behoort.

Wanneer de in een gewas aanwezige bieten in kophoogte klassen worden ingedeeld, dan blijkt de sterkst vertegenwoordigde groep uit 15 à 16% van het aantal bieten te bestaan.

Alle andere kophoogte klassen zijn in geringere percentages aanwezig. Over de kophoogte is voorts op te merken, dat de gemiddelde kophoogte lager ligt naarmate het plantenaantal toeneemt en omgekeerd.

Wat de consequenties van deze situatie kunnen zijn is aangegeven in figuur 2. Bij het kappen van meerdere rijen in één werkgang wordt het moeilijk de oogstapparatuur in de juiste positie te brengen. Zeker wanneer door verpleging van het gewas sporen tussen de rijen zijn ontstaan.

Bij gelijkblijvende wielbasis van de oogstmachine zijn er twee mogelijkheden (bovenop of onderin).

Wanneer een afwijkende wielbasis wordt gebruikt, dan is schuinlopen van de oogstapparatuur bijna niet te vermijden.

Wanneer daarbij bedacht wordt, dat + 80% van het areaal met ontbladerapparatuur uitgeruste machines geoogst wordt, kan gesteld worden dat alleen met uiterste zorgvuldigheid enigszins bevredigend kopwerk mogelijk is.

Nadere bestudering van de loof/wortel verhouding bij bieten leert, dat wanneer het loof wordt gesplitst in blad en kop, de hoeveelheid kop, in een bietengewas aanwezig, evenals het loof een maximum bereikt en daarna gelijk blijft, zohiet afneemt.

In figuur 3 is een dergelijke situatie in beeld gebracht. Daarbij is zichtbaar, dat vanaf begin september de hoeveelheid kop niet meer toeneemt, maar dat de toename van de hoeveelheid wortel wel door gaat. Dit houdt in dat tijdens de campagne het koppercentage, dat in het bietengewas aanwezig is, daalt (fig. 4).

Dit is overigens in overeenstemming met de waarnemingen gedaan aan een groot aantal bieten, waarbij de verhouding kop/biet werd bepaald.

In fig. 5 is het resultaat hiervan uitgezet tegen de bietengewichten.

Zwaardere (lees langer doorgroeide) bieten hebben relatief minder kop.

Dat niet afgerijpte bieten meer loof en dan ook meer kop bezitten, is schematisch zichtbaar gemaakt in fig. 4.

Teneinde de relatie koptarra en kopverliezen beter te kunnen onderkennen, kan samenvattend gesteld worden dat:

- brede koppen meer verlies kunnen geven.
- grote bieten bredere en plattere koppen hebben.
- grote bieten hoger boven het maaiveld uitsteken.
- er altijd een grote variatie in kophoogte is; niet alleen in de rij, maar ook tussen de rijen onderling.
- Veel planten per ha geven gemiddeld een lagere kophoogte.
- Kleine bieten geven meer koptarra, omdat er meer kop op zit en omdat ze dieper in de grond staan.
- ongelijke ligging van het maaiveld betekent moeilijker koppen.

Bij de beoordeling van de relatie kopverlies - koptarra moet bedacht worden dat dit niet alleen een kwantitatieve benadering is, maar ook een economische kant heeft.

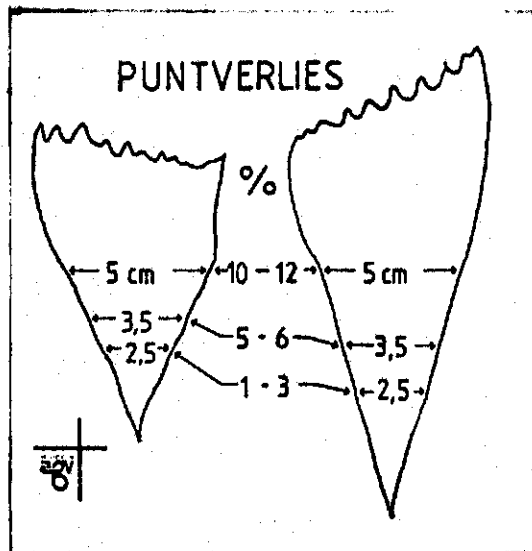
Kopverlies kost de teler f 90,-- à f 100,-- per ton; terwijl onder de huidige omstandigheden koptarra de fabriek f 20,-- à f 25,-- per ton kost en de teler de kans loopt dat hij voor f 10,-- per ton beboet wordt. In die situatie kan er natuurlijk bij het terugdringen van de kopverliezen heel wat koptarra geaccepteerd worden voordat het economisch voordeel tot nul is gedaald.

#### Puntverlies - Grondtarra.

De hoogte van de produktie van een bietengewas wordt ook beïnvloed door de mate waarin een bodemprofiel doorwortelbaar is. Een diepere doorwortelbaarheid betekent meestal een hogere produktiviteit van het perceel.

Hierop groeit dan ook een gemiddeld langere biet. De secundaire diktegroei vindt over een grotere lengte van de bietenwortel plaats. In bietengewassen blijken altijd grote variaties in bietlengte voor te komen.

Wanneer uitgegaan wordt van de gemiddelde bietlengte dan blijken storende situaties, zoals ploegzolen en grondbewerkingsporen de lengte van de bieten te verkleinen. Hetzelfde doet zich b.v. ook voor wanneer er direct onder de bouwvoor een zone met te lage pH aanwezig is.



figuur 6 Relatie diameter breukvlak,  
 lengte van de punt en puntverliespercentages.

Uit <sup>het</sup> oogpunt van verlieskansen bij en tijdens de oogst is in figuur 6 aangegeven dat deze tot hoge percentages van het bietgewicht op kunnen lopen. In dit verband blijkt een korter type biet voordelen te bieden.

Voor een volledig inzicht in de problematiek is het nodig bij het rooi-proces twee fasen te onderscheiden.

Bij het lichten van de bieten door rooischaren, lichters of schijven zijn langere bieten gevoeliger voor puntbreuk en dus puntverlies. Dit is ook weer afhankelijk van de toestand van de grond en de wijze waarop de rooi-machine is afgesteld en wordt gebruikt.

In die delen van de oogstapparatuur waar de reiniging plaats vindt en bieten getransporteerd worden naar een meerrijdende wagen of opgebouwde bunker, blijken de verschillen in bietgewicht de verliezen door puntbreuk te beïnvloeden. De verhouding lengte/diameter is erg belangrijk. De langere typen zullen meer om de lengteas draaien, terwijl de zwaardere relatief kortere bieten eerder over de kop zullen rollen en op de punt zullen vallen, die dan door de vaak grotere massa van de biet ook eerder af zal breken.

Van invloed op de mate van puntbreuk en beschadiging door het rooi-proces is ook de toestand waarin de bieten op het moment van rooien verkeren. Bieten die nog volop groeien zullen vooral onder natte omstandigheden door de hoge celurgor erg gevoelig zijn voor breuk en beschadiging. Sterk afgerijpte bieten zullen onder droge omstandigheden meer veerkrachtig zijn. Rooien onder natte omstandigheden maakt het noodzakelijk intensiever te reinigen. Dit gaat dan meestal samen met een grote gevoeligheid voor breuk en beschadiging van de bieten.

Op dit onderdeel zal bezien moeten worden hoever de intensivering van de reiniging kan worden doorgevoerd. Ook hier moeten de kosten voor bietverlies op f 90,-- à f 100,-- per ton gesteld worden, terwijl de kosten voor grondtarra voor de teler f 10,-- bedragen.

Het uitdraaien van 9 à 10 ton grond uit een partij bieten heeft economisch geen zin wanneer te gelijkertijd bietverliezen optreden van 1 ton of meer. Ten aanzien van het grondtarra vraagstuk zijn er nog meer opmerkingen te maken.

Het zal duidelijk zijn dat, naarmate bieten dieper in de grond groeien, er ook meer grond aan blijft hangen.

Het type grond is in dit verband ook medebepalend.

Zware klei geeft in dit verband meer problemen dan zandgrond.

De vorm van de biet is hierbij ook maatgevend. De verhouding buiten-oppervlak/inhoud zal zo gunstig mogelijk moeten zijn. D.w.z. zoveel mogelijk "inhoud" opbergen in zo min mogelijk "buitenoppervlak".

Immers meer buitenoppervlak betekent meer ruimte voor aankleven van grond. Naarmate de vorm van de biet de bolvorm meer en meer benadert, wordt de situatie beter. Hetgeen duidelijk wordt door de volgende benadering.

Voor de verhouding  $\frac{\text{inhoud}}{\text{oppervlak}}$  geldt, wanneer van een bol wordt uitgegaan, de volgende formule

$$Y_b = \frac{4/3 \pi R^3}{4 \pi R^2} = 1/3R \text{ (straalbol = R)}$$

Voor een kegel geldt dat de verhouding

$$\frac{\text{inhoud}}{\text{oppervlakte}} Y_k = \frac{1/3 \pi r^2 h}{\pi r(r + \sqrt{r^2 + h^2})} = 1/3r \frac{h}{r + \sqrt{r^2 + h^2}}$$

(straalgrondvlakkegel=r : hoogtekegel =h)

Wanneer de inhoudbol = inhoudkegel,  
dan is,

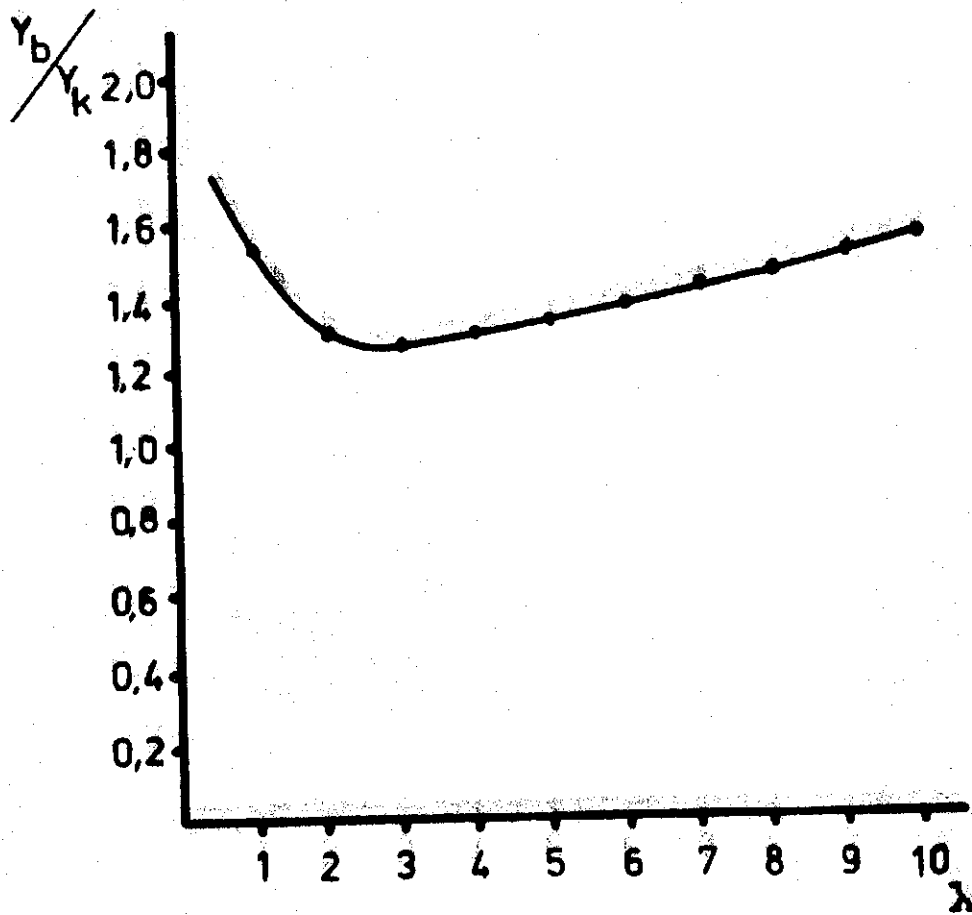
$$\begin{aligned} 4/3 \pi R^3 &= 1/3 \pi r^2 h \longrightarrow 4R^3 = r^2 h \\ R &= (\frac{1}{4} r^2 h)^{1/3} \end{aligned}$$

Onder deze voorwaarde is

$$Y_b = 1/3 (\frac{1}{4} r^2 h)^{1/3}$$

$$Y_k = 1/3r \frac{h}{r + \sqrt{r^2 + h^2}}$$





figuur 7 de verhouding  $Y_b/Y_k$  ten opzichte van  $\lambda$

Hiervan is  $Y_b = \frac{\text{inhoudbol}}{\text{oppervlakbol}}$

$Y_k = \frac{\text{inhoudskegel}}{\text{oppervlakskegel}}$

$\lambda = r/h = \frac{\text{straal grondvlakkegel}}{\text{hoogtekegel}}$

Stel  $h = \lambda r$  dan is

$$Y_b = 1/3 (\frac{1}{4}r^2 \times \lambda r)^{1/3} = 1/3r (\lambda/4)^{1/3}$$

$$Y_k = 1/3r \frac{\lambda r}{r + \sqrt{r^2 + \lambda^2 r^2}} = 1/3r \frac{\lambda}{1 + \sqrt{1 + \lambda^2}} \quad (\lambda > 0)$$

De verhoudingen  $Y_b$  en  $Y_k$  zijn dus beiden afhankelijk van twee variabelen, nl.  $r$  en  $\lambda$ .

Wanneer nu de verhouding  $Y_b/Y_k$  bezien wordt, dan ontstaat hieruit de volgende vergelijking:

$$Y_b/Y_k = (\lambda/4)^{1/3} \times \frac{1 + \sqrt{1 + \lambda^2}}{\lambda} \quad (\lambda > 0)$$

Wanneer hierin voor  $\lambda$  de waarden 1, 2, 3, ..., 10 ingevoerd worden en het resultaat wordt uitgezet in figuur 7, dan blijkt de waarde  $Y_b/Y_k$  altijd groter dan 1 te zijn.

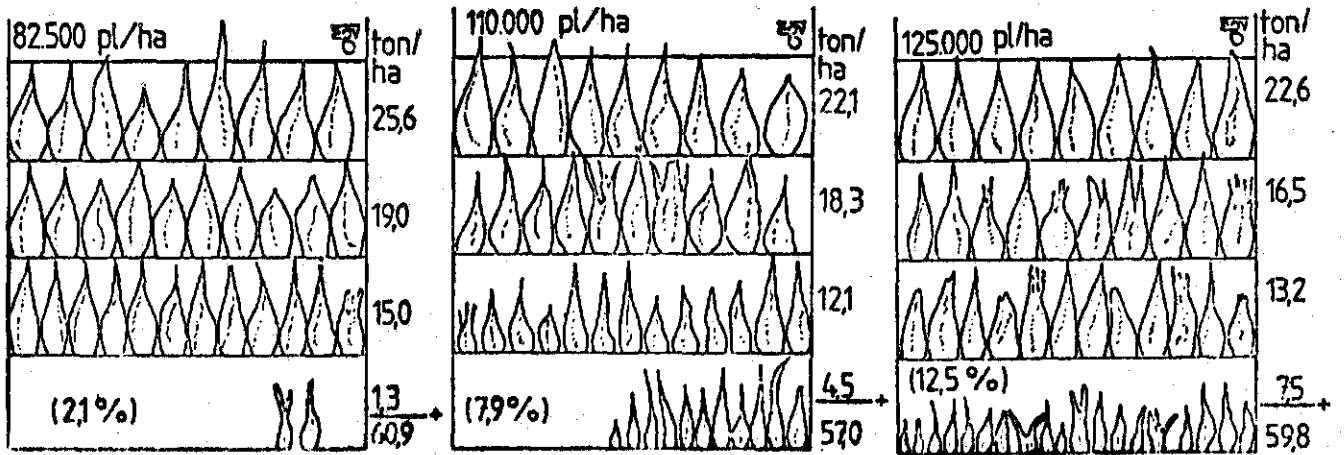
Hieruit blijkt dus dat de  $Y_b > Y_k$  en dus de verhouding inhoud voor een oppervlakte

bol gunstiger is dan voor een kegel met gelijke inhoud.

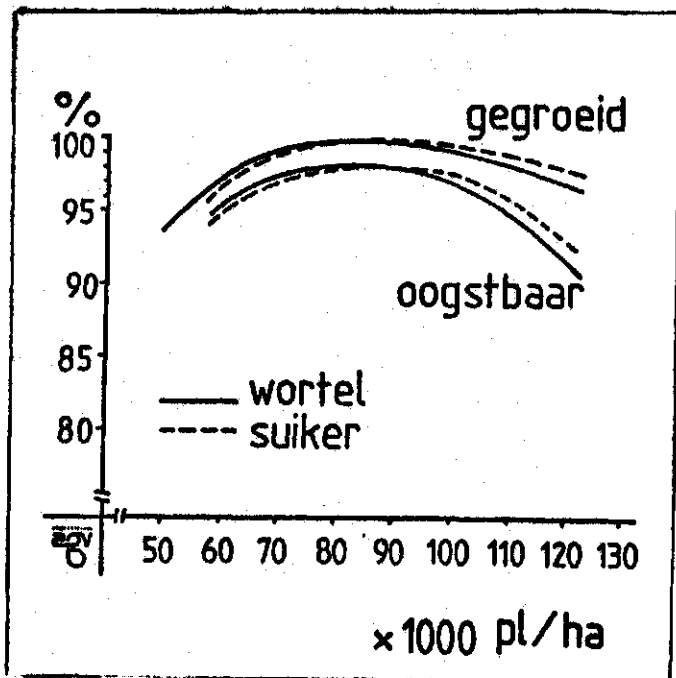
### Rooibaarheid

Bieten zijn "machinaal rooibaar", wanneer de buitenafmetingen en voornamelijk de grootste diameter zodanig is, dat ze door de rooielementen worden meegenomen en wanneer ze eenmaal in de machine zijn ingevoerd, deze niet voortijdig verlaten.

Dit betekent in de praktijk dat in sommige gevallen de bieten te dik zijn. Wegduwen of stukbreken is dan het gevolg. Van de andere kant komt het voor, dat de diameter te gering is.



figuur 8 Monsters uit drie plantenbestanden.  
De onderste rij bieten betreft steeds het niet oogtbare deel.



figuur 9 Verband plantaantal en gegroeide, resp. oogtbare ophrengst.

In die gevallen worden de bieten door de rooielementen niet meegenomen en wanneer dat wel gebeurt, vallen ze verderop in de rooimachine door zeefraderen of opvoerkettingen.

In figuur 8 zijn een aantal representatieve monsters uit een drietal plantenbestanden in beeld gebracht.

De onderste rijen -waar de niet oogstbare bieten zijn verzameld- laten zien dat er een duidelijk verband bestaat met het plantenaantal.

In figuur 9 is zichtbaar dat met het toenemen van het aantal planten per ha de gegroeide opbrengst vrij goed op peil blijft. En daar het primair om de suikeropbrengst gaat, is wat dat betreft de schade nog geringer (kleinere bieten hebben een hoger suikergehalte).

De lengte waarover de anormale diktegroei bij de biet plaats vindt, wordt in hoge mate bepaald door het ras en de groeiomstandigheden.

Deze twee elementen zijn dan ook indirect mede bepalend voor de oogstbaarheid.

De toename in gewicht zal echter sterk tot uiting komen in een vergroting van de diameter. Het gewicht van de biet wordt in sterke mate beïnvloed door de standruimte ( lees produktieruimte) en de produktietijd.

Daarnaast is er in een bietengewas steeds weer sprake van onderlinge concurrentie. Dit is een concurrentie op leven en dood.

Een voorsprong op de buurplanten wordt steeds weer in een groter bladapparaat vastgelegd. Hierdoor wordt het verschil in produktie per tijdseenheid tussen de planten onderling alleen maar groter.

Naarmate de uitgangssituatie - dus direct na veldopkomst- regelmatig is, zullen de ontstane verschillen ook kleiner blijven.

#### Belang van veldopkomst en beginontwikkeling

Om meer standruimte te kunnen geven en tevens voldoende planten over te houden per oppervlakte eenheid, is het nodig dat de te verwachten veldopkomst voldoende hoog is.

Te weinig planten per ha betekent een onvoldoende benutting van de oppervlakte. Een te groot aantal planten doet de oogstbaarheid afnemen.

## PLANTEN PER HA X 1000

VELDOPKOMST in %	15 CM i/d RIJ	20 CM i/d RIJ
40	53	40
45	60	45
50	67	50
55	73	55
60	80	60
65	87	65
70	93	70
75	100	75
80	107	80
85	113	85
90	120	90
95	127	95
100	133	100

Tabel 1: zaaiafstanden in de rij en veldopkomstpercentages.

Uit fig. 9 valt af te lezen dat de gewenste plantenaantallen tussen de 60.000 en 90.000 per ha liggen.

Om nu in de praktijk niet beneden de 60.000 planten te komen, moet aan een aantal voorwaarden worden voldaan.

De zaaiafstanden in de rij zullen aangepast moeten zijn aan de te verwachten veldopkomst percentages.

Zo blijkt uit tabel 1 dat, wil men op minimaal 60.000 planten uitkomen, dit te bereiken is met een afstand van 15 cm in de rij, waarbij dan een minimum veldopkomst van 45% past.

Wanneer op 20 cm in de rij gezaaid wordt, dient de minimale veldopkomst 60% te zijn.

Hierbij moet dan wel bedacht worden, dat het niet als uitzonderlijk beschouwd moet worden, dat in een bietengewas in het voorjaar door allerlei oorzaken zomaar 10% of meer van de bovengekomen planten zal verdwijnen.

Vertaald voor de hier boven gegeven voorbeelden betekent dit, dat 70.000 planten na opkomst corresponderen met veldopkomst percentages van respectievelijk 52,5% en 70%. Dit moeten de minima zijn.

Het zal duidelijk zijn dat bij deze veldopkomst percentages bij de 15 cm - zaai de regelmaat van verdeling over het veld minder goed zal zijn dan bij 20 cm - zaai. Ook zal bij 15 cm-zaai de oostbaarheid van het eindproduct duidelijk minder zijn, omdat er een groter aantal te kleine plantafstanden voorkomen.

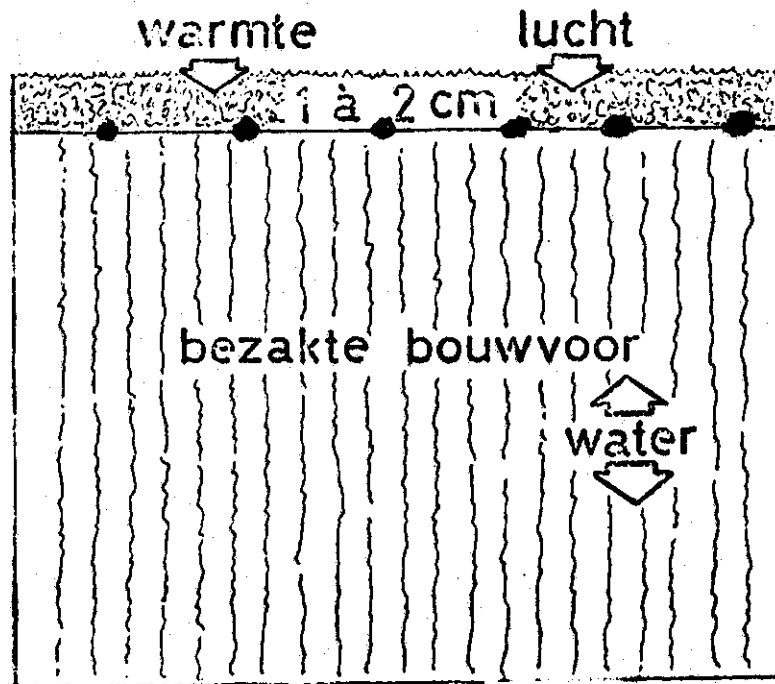
Uit tabel 1 is ook af te lezen dat bij ruimere afstanden in de rij de kans afneemt dat bij onverwacht hoge veldopkomsten een te groot aantal planten per ha wordt verkregen.

Bij 15 cm-zaai mag de veldopkomst eigenlijk niet boven de 67,5% uitkomen, terwijl bij 20 cm-zaai dit percentage tot 90 mag oplopen.

Hieraan gekoppeld is dan wel meteen het grote belang van een hoge veldopkomst. Voordeel van hoge veldopkomstpercentages is ook nog dat deze meestal samen gaan met een geringe spreiding in opkomsttijdstip. Dit resulteert dan in een regelmatiger gewas wat plantgrootte na opkomst betreft.

Het belang van regelmatige plantgrootte is eerder al ter sprake geweest.

(zie pag. M 13).



figuur 10 Schematische voorstelling van de ideale kiemsituatie voor suikerbieten.

### Oorzaken van verschillen in veldopkomst en beginontwikkeling.

Over kieming en opkomst van bietenzaad is al veel gepubliceerd.

In dit verband is het van belang te resumeren, dat voor de kieming, veldopkomst en beginontwikkeling van bieten aan een aantal voorwaarden moet zijn voldaan. Een veel gebruikte visuele voorstelling is weergegeven in fig.10.

Voldoende lucht, warmte en niet te veel en niet te weinig water.

Vandaar dat bietenzaad in contact moet zijn met de bezakte bouwvoor.

Nu blijkt dat in de praktijk, dat ook al is aan deze voorwaarden voldaan, er toch nog sprake is van verschillen in veldopkomst en dat de planten die wel bovenkomen, grote verschillen in ontwikkeling laten zien.

Deze verschillen in opkomst en beginontwikkeling komen voor een deel tot stand door van het ideaalbeeld (zie fig. 10) afwijkende kiemomstandigheden in de grond.

Vershillen in vochtvoorziening, mechanische weerstanden en mogelijk nog andere factoren liggen hieraan ten grondslag. Het belang van overal aanwezige optimale kiemomstandigheden is hiermee nog weer eens extra onderstreept.

Daarnaast is er ook nog een andere factor in dit spel. De zaadkwaliteit blijkt hierin ook in belangrijke mate mee te spelen.

### De kwaliteit van bietenzaad.

Bij de vermeerdering van bietenzaad kan niet voorkomen worden dat er kruisbestuiving plaats vindt. Binnen elk ras zijn dan ook genetisch gezien grote variaties aanwezig. Het op peil houden van een ras is voor de kweker een zaak van grote zorgvuldigheid en aandacht.

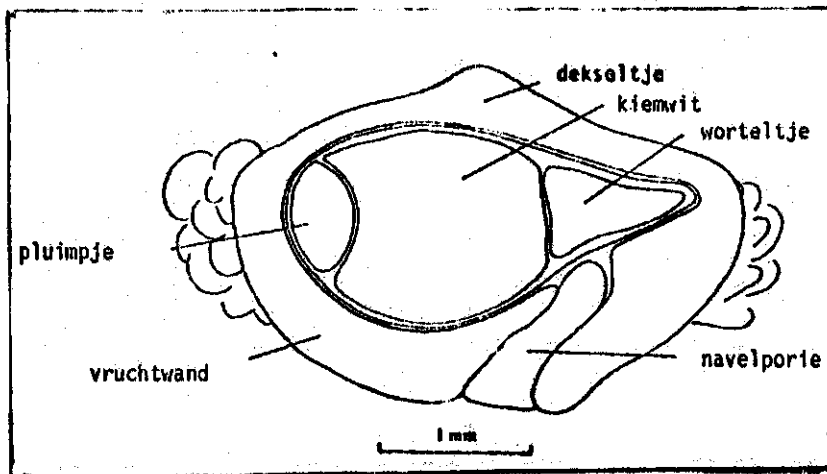
Dit alles kan echter niet voorkomen dat er in een praktijkgewas bieten voor een scherp waarnemer grote verschillen tussen de planten onderling zijn te onderkennen.

Dit alles neemt niet weg dat in doorsnee de planten gemiddeld aan de te stellen eisen voldoen.

Uit een oogpunt van gewasstructuur is het belangrijk, dat alle planten zoveel mogelijk tegelijk boven komen en zich even snel ontwikkelen.

Nu blijkt, vanuit de zaadkwaliteit bezien, dat er wat de veldopkomst





figuur 11. Dwarsdoorsnede monogerm suikerbietenzaad (schematisch), naar: Perry & Harrison.

PA 37  
betreft sprake is van verschillen.

Globaal komt het hierop neer dat partijen zaad van verschillende rassen met eenzelfde laboratoriumkiemkracht onder gelijke kiemomstandigheden in het veld verschillende opkomst<sup>bet.</sup>percentages laten zien.

Hetzelfde verschijnsel -zij het meestal in veel mindere mate- doet zich voor tussen partijen zaad van verschillende herkomst binnen een ras.

Daarnaast blijkt er ook een verband te bestaan tussen 1000 k-gew. en veldopkomst. Een hoger 1000 k-gew. geeft meestal een hogere veldopkomst.

Binnen partijen bietenzaad is het mogelijk om door vèrgaande fractionering verschillen in veldopkomst zichtbaar te maken.

Hieraan vooraf gaat de constatering dat verfijnde fractioneringstechnieken ook verschillen in laboratoriumkiemkracht zichtbaar maken.

Ten aanzien van de beginontwikkeling is bekend dat er rasverschillen zijn welke dan in relatie staan met de loof/wortelverhouding. Daarnaast kunnen binnen een ras verschillen worden geconstateerd.

Deze staan dan in verband met eigenschappen van het bietenzaad.

Het 1000 k-gew. heeft hier invloed op maar ook is er wat de beginontwikkeling betreft een verband met de zaadafmetingen. Tot op zekere hoogte geven zaden met grotere buitenafmetingen een betere veldopkomst en beginontwikkeling te zien.

Die buitenafmetingen zouden in deze sterk bepalend zijn indien de verhouding zaad/pericarp steeds constant zou zijn. De indruk bestaat dat niet zozeer de buitenafmetingen van het zaad als wel de totale hoeveelheid en samenstelling van het eigenlijke zaad -in fig. 11 pluimpje + worteltje + kiemwit - in sterke mate bepalend zijn.

De holte in het pericarp kan geheel of gedeeltelijk gevuld zijn. Mogelijk is ook nog dat binnen de ruimte een tweede zaad, in aanleg of wat sterker ontwikkeld, aanwezig kan zijn.

Hieruit wordt duidelijk dat het niet uitsluitend de buitenafmetingen zijn die gehanteerd mogen worden in relatie tot veldopkomst en beginontwikkeling.

Vaststellen van de verhouding zaad/pericarp hoort daarbij.

Ook de mate en wijze van vulling is hierbij belangrijk.

Tabel 2 Chemische analyse van zaad en pericarp van Solorave suiker-  
bietenzaad in M.Mol/kg gewas.

	fractie in mm	N	PO <sub>5</sub>	Na	K	Cu	Mg	Cl	NO <sub>3</sub>	SO <sub>4</sub>
zaad	3,25 - 3,75	2592	388	11	223	39	213	18	10	1
	3,25 - 4,25	2511	363	8	176	26	212	22	8	3
	4,00 - 4,50	2570	405	11	189	27	232	19	9	3
	4,50 - 5,00	2602	400	8	182	31	227	17	9	2
pericarp	3,25 - 3,75	646	13	41	88	310	55	13	8	0
	3,25 - 4,25	604	15	53	131	286	46	32	8	15
	4,00 - 4,50	585	10	43	85	275	36	18	8	0
	4,50 - 5,00	698	8	37	81	261	41	16	8	0
Σ/P		4,06	33,83	0,22	2,0	0,11	4,97	0,96	1,13	-

### Analyse methodieken.

Bij de analysering van bietenzaad op waarde bepalende eigenschappen bieden begrippen als kiemkracht, éénkiemigheid en 1000 k-gew. onvoldoende houvast in relatie tot de veldopkomst.

Ook fractionering -standaard maten zijn van belang voor verzaaibaarheid met standaard zaaiapparatuur- in de nu in de praktijk gebruikelijke vorm biedt onvoldoende houvast. Ook de voor vaststelling van de vitaliteit van zaden veelgebruikte "vigour-test" levert resultaten met een te geringe voorspellende waarde.

Gezocht zal moeten worden naar betere methodieken.

Een eerste aanzet daartoe kan zijn het screenen van de componenten pericarp en zaad op een aantal chemische elementen en -verbindingen, door ons is uitgevoerd.

Het vermoeden bestond dat de chemische samenstelling van beide componenten wel eens belangrijk zou kunnen verschillen.

Hiertoe werd van een partij bietenzaad van het ras Solorave van een viertal fracties een analyse van deze componenten uitgevoerd. In tabel 2 zijn de resultaten samengebracht.

Hieruit blijkt dat er inderdaad sprake is van aanmerkelijke verschillen, die mogelijk als basisinformatie gebruikt worden voor een vernieuwde analyseringsmethodiek.

Deze zal eerst dan bruikbaar zijn wanneer een groot aantal vragen afdoende is beantwoord. Zo zal gekeken moeten worden hoe dit patroon ligt in de diverse partijen zaad binnen een en hetzelfde ras. Zijn alle gewassituaties gelijk gericht en nog belangrijker is de vraag of er verband bestaat -en, zo ja, in welke mate met veldopkomst en beginontwikkeling.

Duidelijk is al wel dat wanneer nagenoeg dezelfde hoeveelheden N of  $PO_4$  per kg gewas gevonden worden dit in kwantitatieve zin per zaad minder is bij de fijnere fracties.

Uitwerken van een dergelijke analyseringsmethodiek zal niet alleen van grote betekenis kunnen zijn voor het voorspellen van opkomst en beginontwikkeling in de praktijk, maar vooral bij het kweken van nieuwe rassen z'n waarde kunnen bewijzen.

Samenvatting en aanbevelingen.

De nu gebruikelijke machinetechniek bij de teelt van suikerbieten stelt in toenemende mate hogere eisen aan de structuur van de bietengewassen.

Het heeft er de schijn van dat teelttechniek en machinetechniek nog steeds verder uit elkaar groeien.

In dit kader is het ten aanzien van de onderzoekplanning van belang na te gaan of nieuwe zaadanalyse-methodieken ontwikkeld kunnen worden.

Voorts blijkt het gewenst uit een oogpunt van bietverliezen (kop-, puntverlies en verlies van hele bieten) na te gaan of via veredeling een bolvormige biet met smalle kop verkregen kan worden die op de grond groeit.

Een en ander zou de problematiek van kop-en grondtarra verkleinen, de bietverliezen verminderen en de beschadiging van bieten doen afnemen, waardoor de bewaarbaarheid verbetert.

Aanbevolen literatuur.

- Kromwijk, P.A.M., 1979. Zijn onze bietengwassen wel zo goed?  
Landbouwmecanisatie 30 (1979) 4 (april)417-420.
- Kromwijk, P.A.M.,  
D. Hartmans, J.F. Houwing  
en J.J. Tick, 1979 Gewasstructuur suikerbieten.  
- Koptarra en kopverliezen.  
Bedrijfsontwikkeling 10 (1979) 3 (maart)299-302  
- Puntverliezen en oogstbaarheid.  
Bedrijfsontwikkeling 10 (1979) 4 (april)399-404
- Kromwijk, P.A.M., Gewasstructuur Suikerbieten.  
- Kophoogteverschillen en vlakteligging van de  
grond. Bedrijfsontwikkeling 11 (1980) 3 (maart)  
312 - 314.  
Zie ook Jaarverslag P.A.G.V. 1979 p.p.30 en 31
- Kromwijk, P.A.M.  
W.A. Dekkers. Het zaai-bed voor suikerbieten - een grote zorg.  
(Zal verschijnen in Bedrijfsontwikkeling 12, 1981  
waarschijnlijk in 1 (januari)

31e Heterosiscursus 1980/1981

HET PRODUKTIEPATROON VAN GRANEN

A. Darwinkel, Proefstation voor de Akkerbouw en de Groenteteelt in de Volle-  
grond, Lelystad

Inleiding

De korrelopbrengst van granen wordt vaak vermeld als het produkt van korrelaantal en korrelgewicht. Deze simpele weergave verbergt echter de complexiteit van de totstandkoming van de korrelopbrengst. Het gewas doorloopt meerdere ontwikkelingsstadia, alvorens korrels gezet en nadien gevuld worden. De fysiologische processen die zich daarbij in de plant afspelen, zoals fotosynthese, respiratie, translocatie e.a. zijn nauw gekoppeld aan de ontwikkelingsfase, waarin de plant verkeert. Met het voortbrengen van korrels sluit de plant zijn levenscyclus af; het verloop van de ontwikkeling gedurende de groeiperiode wordt dan weerspiegeld in de hoogte van de korrelopbrengst.

In ons land worden bij wintertarwe maximale opbrengsten bereikt indien een voldoende aantal korrels aanwezig is (Darwinkel, 1978; Ellen & Spiertz, 1980); dit aantal varieert van ca. 18.000 korrels per m<sup>2</sup> voor grofzadige rassen tot ca. 22.000 voor fijnzadige rassen. Bij grotere aantallen worden de korrels evenredig minder gevuld en blijft de opbrengst gelijk; lagere korrelaantallen worden niet volledig gecompenseerd door een grotere korrelvulling. In figuur 1 kan dit uit het verband tussen korrelaantal en korrelopbrengst van een 50-tal praktijkpercelen worden afgeleid. Een aantal voorbeelden van willekeurige variaties van de opbrengstcomponenten zijn vermeld in tabel 1.





Tabel 1. Combinaties van opbrengstcomponenten voor 6, 8 en 10 ton korrels per ha.

planten per m <sup>2</sup>	aren per m <sup>2</sup>	korrels per aar	korrels per m <sup>2</sup>	1000-korrel-gewicht	opbrengst in kg/ha
100	350	40	14.000	43	6.000
150	400	40	16.000	50	8.000
200	500	36	18.000	55	10.000
200	500	44	22.000	45	10.000
300	600	35	21.000	48	10.000
400	700	34	24.000	42	10.000

ralen. Ook teeltmaatregelen beïnvloeden de gewasontwikkeling en hiervan kan de graanteler gebruik maken om het gewas naar een optimale uitgangspositie voor de korrelopbrengst te sturen.

Voor het verkrijgen van een gunstige gewasontwikkeling zal de inzet van teeltmaatregelen afgestemd moeten worden op de stand van het gewas. Daarbij zijn inzicht in de gewasontwikkeling en kennis van het effect van teeltmaatregelen belangrijk. De totstandkoming van de uiteindelijke korrelopbrengst hangt hier ten nauwste mee samen. De ontwikkeling van de plant in het gewas staat dan ook centraal in het patroon van de korrelproductie van granen.

De granen omvatten niet alleen diverse soorten, maar er bestaan ook zomer- en wintervormen. Ten aanzien van het proces van korrelproductie bestaan echter geen wezenlijke verschillen. Het productiepatroon van granen zal worden geschetst met gegevens, overwegend afkomstig van wintertarwe.

#### Van opkomst tot strekking

Een graangewas is een populatie uitstoelende planten. Na opkomst start de ontwikkeling van de jonge plant met de vorming van bladeren. Na enige tijd (bij tarwe met het verschijnen van het 3e blad) komen de eerste zijspuiten

te voorschijn. De vorming van nieuwe spruiten zet zich nog enige tijd voort; gewoonlijk worden veel meer spruiten aangelegd dan later tot aarvorming overgaan. Met de vorming van spruiten is er bij lagere plantdichtheden een mogelijkheid tot compensatie (m.b.t. het aargetal). De vorming van kroonwortels hangt samen met de vorming van zijspruiten.

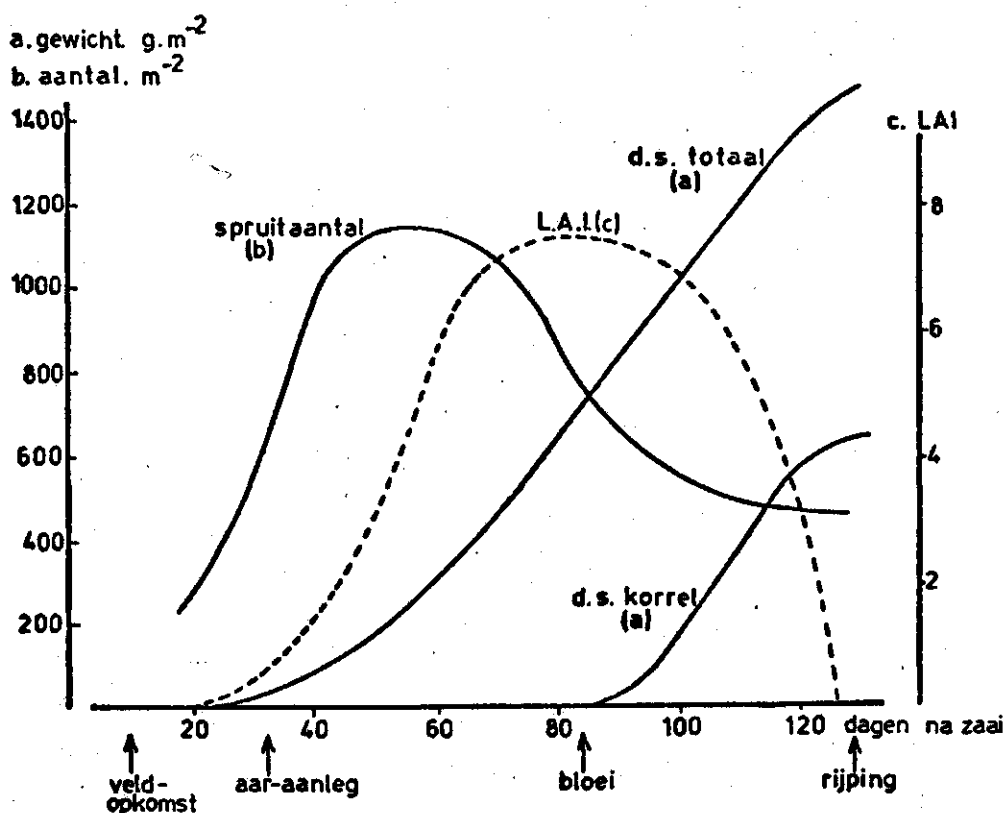
De lengte van de uitstoelingsfase wordt bepaald door de ontwikkeling van het groeipunt. Zolang de daarop aangelegde primordia uitgroeien tot bladeren vindt blad- en spruitvorming plaats; vanaf het moment dat de primordia uitgroeien en zich ontwikkelen tot pakjes, stopt de spruitvorming en treedt in wezen de generatieve fase in. Na een vrij platte groeiwijze tijdens de uitstoelingsfase, richt het gewas zich geleidelijk op: de fase van strekking vangt aan. De groei tijdens het begin van deze fase is kritisch voor de verdere ontwikkeling van de spruit; veel, met name de laatgevormde, spruiten sterven weer af. Uit tabel 2 kan worden afgeleid, dat van de vroeggevormde spruiten met een forsere ontwikkeling een groter aantal tot aarvorming overgaan dan van laat gevormde spruiten.

Tabel 2. Analyse van de korrelopbrengst bij 100 planten/m<sup>2</sup> (gegevens van een plantdichtheidsproef, 1977).

	hoofd- spruit	zijsspruit 1	zijsspruit 2	zijsspruit 3 en 4	zijsspruit 5 en volgende
spruiten per plant	1.0	1.0	1.0	2.0	4.0
spruitfertiliteit	100	97	92	52	7
pakjes per aar	25.2	25.2	25.0	24.4	24.6
fertiele pakjes per aar	21.5	20.1	19.7	18.2	16.7
korrels per pakje	2.41	2.26	2.28	2.20	2.09
korrels per aar	51.6	45.5	45.0	40.2	37.6
1000-korrelgewicht	44.4	44.8	43.7	44.2	40.9
opbrengst per aar	2.30	2.04	1.94	1.78	1.55

### Van strekking tot bloei

Deze fase kenmerkt zich aanvankelijk door een snelle lengtegroei van het gewas: de drogestofproduktie-curve verloopt vrijwel lineair (figuur 2). Veel assimilaten zijn nodig voor het uitgroeien van stengels en bladeren. Mede als gevolg hiervan komen voor vele groeipunten (te) weinig assimilaten beschikbaar, hetgeen resulteert in afsterving van een groot aantal spruiten. De competitie om assimilaten komt sterker naar voren bij hogere plantdichtheden. Uitgaande van een vrijwel gelijk aantal aangelegde pakjes is bij een hoog plantbestand het aantal korrelbevattende pakjes en het aantal korrels per pakje geringer dan bij een laag plantbestand. Ook binnen de plant zelf



Figuur 2. Het verloop van de drogestofproduktie, de korrelproduktie, het aantal spruiten en het bladoppervlak (LAI) van zomertarwe. Naar Spiertz (1977).

speelt zich een competitie om assimilaten af. Later gevormde spruiten gaan minder tot aarvorming over en blijven achter in grootte van de aar (tabel 2).

Tijdens de strekkingsfase vindt de voor de korrelopbrengst belangrijke ontwikkeling van de aar plaats, t.w. de initiatie en differentiatie van de primordia op het groeipunt. De korrelaanleg is in deze fase gebaat bij een gunstige ontwikkeling van dit groeipunt. Tekorten aan assimilaten, mineralen en vocht treffen in deze fase met name de ontwikkeling van de jonge aar en zij brengen als zodanig aan de korrelzetting aanzienlijke schade toe.

De beschikbaarheid van assimilaten is van grote betekenis voor de ontwikkeling van het gewas. De snelle groei van de plant tijdens de fase van stengelstrekking vereist een groot aanbod van assimilaten. Deze assimilaten worden overwegend aangeboden door bladeren, welke in deze fase zijn uitgegroeid en als zodanig fotosynthetisch erg actief zijn. Schade aan het groene bladoppervlak, o.a. als gevolg van het optreden van ziekten, heeft dan ook een ongunstige invloed op het proces van korrelvulling en moet dus worden voorkomen (Darwinkel, 1980).

#### Van bloei tot oogst

De ontwikkeling van het groeipunt (van aanleg van aar-primordia tot de vorming van bloempjes) wordt bij de bloei afgesloten. De bloei duurt ongeveer 10 dagen; ze begint bij de hoofdspruiten en eindigt bij de laat gevormde spruiten. Tijdens de bloei wordt door bevruchting van bloempjes het korrelaantal vastgelegd; bovendien is de beginontwikkeling van de bevruchte eicel mede bepalend voor het gewicht van de latere korrel (Brocklehurst, 1978). De weersomstandigheden bij de bloei, *i.h.g.* de temperatuur, zijn van grote invloed op de bevruchting en de korrelzetting; assimilaten zijn veelal in voldoende mate aanwezig en spelen een ondergeschikte rol.

De lengtegroei van het gewas, alsmede de bladgroei, is bij de bloei vrijwel ten einde. De vraag naar assimilaten is daardoor sterk afgenomen. In de periode kort vóór en tijdens de bloei vindt danpook een aanzienlijke opslag van assimilaten plaats, i.h.b. in de stengel van de plant.

De korrelvulling komt bij tarwe pas na 10-14 dagen na het begin van de bloei goed op gang (figuur 2). Vanaf dat moment vertonen de korrels de sterkste groei binnen de plant en nemen het grootste deel van de assimilaten op. De korrelgroei verloopt aanvankelijk lineair. In deze fase zijn koolhydraten veel in overmaat aanwezig en kan de groei van de korrels maximaal zijn. (Ellen & Spiertz, 1980)

De beschikbaarheid van assimilaten uit de reservevoorraad in de stengel vermindert vrij snel. (Spiertz & Ellen, 1978) De korrelvulling wordt dan uitsluitend afhankelijk van de synchroom verlopende fotosynthese.

De hoogte van de korrelopbrengst wordt bepaald door de snelheid van de korrelgroei en de duur - van de korrelvulling. De snelheid van de korrelvulling is ondermeer afhankelijk van: de hoeveelheid ingestraald licht, de temperatuur, het groene oppervlak na de bloei en de opslagcapaciteit van de aar.

Ongeveer 35 à 40% van de reservestoffen in de stengel komt beschikbaar voor korrelgroei, hetgeen een bijdrage betekent van 5 à 10% in de korrelopbrengst. Het overgrote deel van de korrelopbrengst komt beschikbaar door fotosynthese van het groene oppervlak. Daartoe draagt de aar 0-20% (genaalde aren tot 40%) bij, de bladeren 40-70% en het bovenste stengellid 10 à 20%. Bij tarwe fungeert het vlagblad bij uitstek als leverancier voor assimilaten voor de korrelgroei; bij gerst zijn de kafnaalden van de aren erg belangrijk.

De lengte van de korrelvullingsfase is vooral afhankelijk van de temperatuur (i.h.b. hitte), de vochtvoorziening, de mineralenhuishouding (i.h.b. stikstof) en van parasitaire schade.

De korrelgroei stijgt bij hogere temperaturen, doordat de suikers sneller getransporteerd en omgezet worden. De tijdsduur van de korrelgroei is echter duidelijk korter, vooral wanneer de temperatuur erg hoog wordt. Het gewas "knap" dan af (hitteschade). Een vroegtijdige, parasitaire aantasting (schimmelziekten, bladluizen) kan door vernietiging van het fotosynthetisch actieve oppervlak de korrelgroei eveneens sterk verminderen en versneld doen eindigen. Een gezond gewas is dan ook voorwaarde voor een goed verloop van de korrelvulling.

Bij de bloei zijn ongeveer 4-5 groene bladeren aanwezig. Dit groene oppervlak, aangevuld met dat van aar en stengel is ruimschoots voldoende om het invallende licht volledig te onderscheppen. Door afsterving van het blad daalt het fotosynthetisch actieve oppervlak geleidelijk. Na enige tijd is dit oppervlak zodanig gedaald, dat niet alle licht meer kan worden onderschept. Door afsterving en veroudering van het gewas loopt de korrelvulling terug en stopt zodra het vochtgehalte in de korrel tot beneden 40% is gezakt. Door afrijping van de korrel vermindert het vochtgehalte geleidelijk en na enige tijd kan de oogst plaatsvinden.

#### Literatuur

Brocklehurst, P.A., 1979. Control of grain morphogenesis in wheat and its relation to grain yield. In: J.H.J. Spiertz & Th. Kramer (eds), Crop physiology and cereal breeding, Proc. Eucarpia Workshop (Wageningen, 1978); 41-44.

- Darwinkel, A., 1978. Patterns of tillering and grain production of winter wheat at a wide range of plant densities. *Neth. J. agric. Sci.* 26; 383-398.
- Darwinkel, A., 1980. Grain production of winter wheat in relation to nitrogen and diseases. I. Relationship between nitrogen dressing and yellow rust infection. *Z. Acker- und Pflanzenbau*, 149; 299-308.
- Ellen, J. & J.H.J. Spiertz, 1980. Effects of rate and timing of nitrogen dressings on grain yield formation of winter wheat (*T. aestivum* L.). *Fertilizer Res.* 1; 177-190.
- Spiertz, J.H.J., 1977. Fysiologie van granen. In: *Cursus Akkerbouw, deel III; Granen*, 12 pp.
- Spiertz, J.H.J. & J. Ellen, 1978. Effects of nitrogen on crop development and grain growth of winter wheat in relation to assimilation and utilization of assimilates and nutrients. *Neth. J. agric. Sci.* 26; 210-231.

## 31-e Heterosiscursus 1980/1981

DE KORRELVULLINGSFASE VAN TARWE; EEN KWANTITATIEVE BENADERING  
MET TOEPASSING VAN SIMULATIETECHNIËKEN.

J. Vos; Rijksproefstation voor Zaadonderzoek te Wageningen

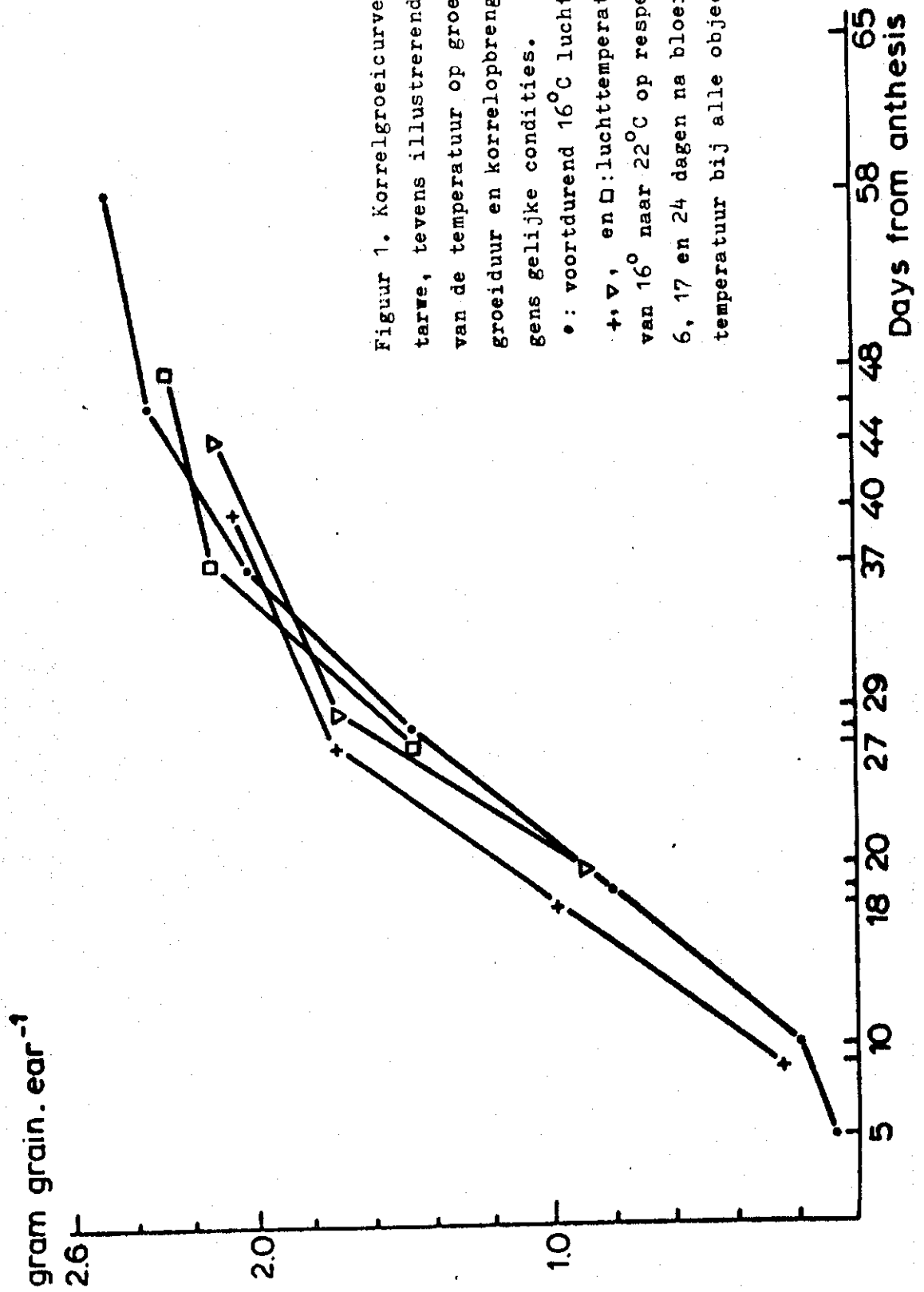
1. Inleiding.

Het startpunt van deze beschouwing over tarwe betreft het moment van bloei. Vanaf dat punt zullen de effecten van temperatuur, straling en stikstofinhoud op de korrelproductie worden behandeld. De manier waarop het een en ander wordt beschreven hangt samen met het doel van dit betoog, namelijk het demonstreren van een simulatiemodel en van zijn toepassingen. Tenzij anders vermeld zijn alle gegevens ontleend aan de dissertatie van de schrijver dezes (Vos, 1981. Agric. Res. Reports, PUDOC, in bewerking).

Onder een model verstaan we hier een stelsel van vergelijkingen en verbanden, die tezamen de veranderingen in de tijd van een systeem beschrijven. Bij zo'n dynamisch model kan men in principe onderscheiden: de toestand op een bepaald moment en de snelheid waarmee de toestand verandert. In een voorbeeld: het korrelgewicht, KG, is een van de grootheden waarmee de toestand van het systeem 'tarwe na de bloei' beschreven kan worden op een zeker tijdstip  $t$ . De waarde van KG op tijdstip  $t$  is gelijk aan de waarde op tijdstip  $t = 0$  plus de som van de groeisnelheden ( $d \text{ KG} / d t$ ) op elk van de voorgaande dagen tot  $t$ . Dus:  $\text{KG} = \text{initiële waarde} + \int (d \text{ KG} / d t) dt$ . De waarde waarmee KG op een bepaalde dag toeneemt ( $d \text{ KG} / d t$ ; de toestandsverandering) kan men bijvoorbeeld laten afhangen van de temperatuur. In het model staat een <sup>dan</sup> beschrijving van het verband tussen groeisnelheid en temperatuur. Zo voortgaande komt men tot de opbouw van een model.

Een model is altijd een vereenvoudigde voorstelling van (een deel van) de werkelijkheid. Dé toetssteen voor de aanvaardbaarheid en





Figuur 1. Korrelgroeicurves van tarwe, tevens illustrerend het effect van de temperatuur op groeisnelheid, groeiduur en korrelopbrengst onder overigens gelijke condities.

●: voortdurend 16°C luchttemperatuur  
 ▲, ▼, en □: luchttemperatuur verhoogd van 16°C naar 22°C op respectievelijk 6, 17 en 24 dagen na bloei; worteltemperatuur bij alle objecten 16°C

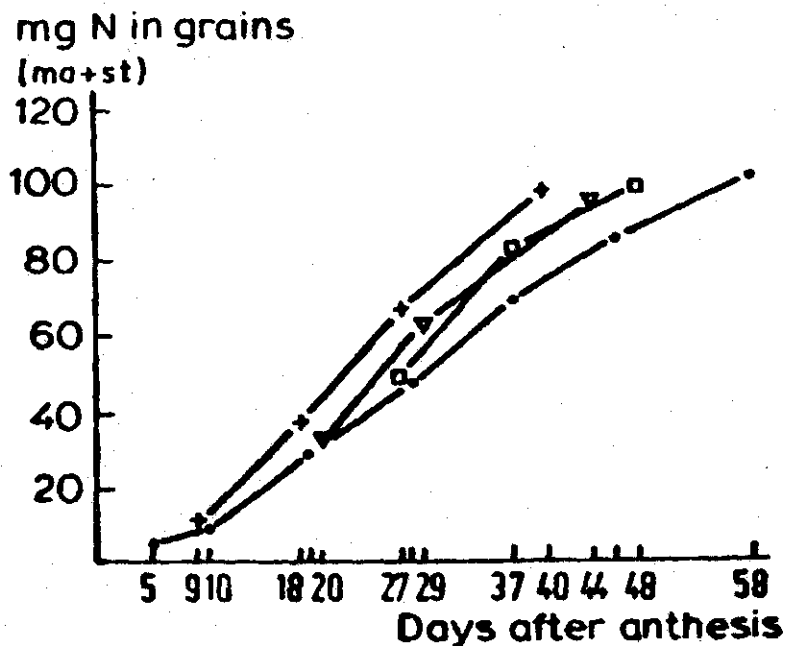
de bruikbaarheid van een model is altijd of het zich (op essentiële punten) net zo gedraagt als het werkelijke systeem, of wel dat het de gedragingen van het werkelijke systeem voorspelbaar maakt. Overigens kan men stellen dat het maken van een model met de simulatie 'taal' CSMP betrekkelijk weinig moeite kost.

## 2. Een grove schets van het systeem en van de effecten van temperatuur en stikstof.

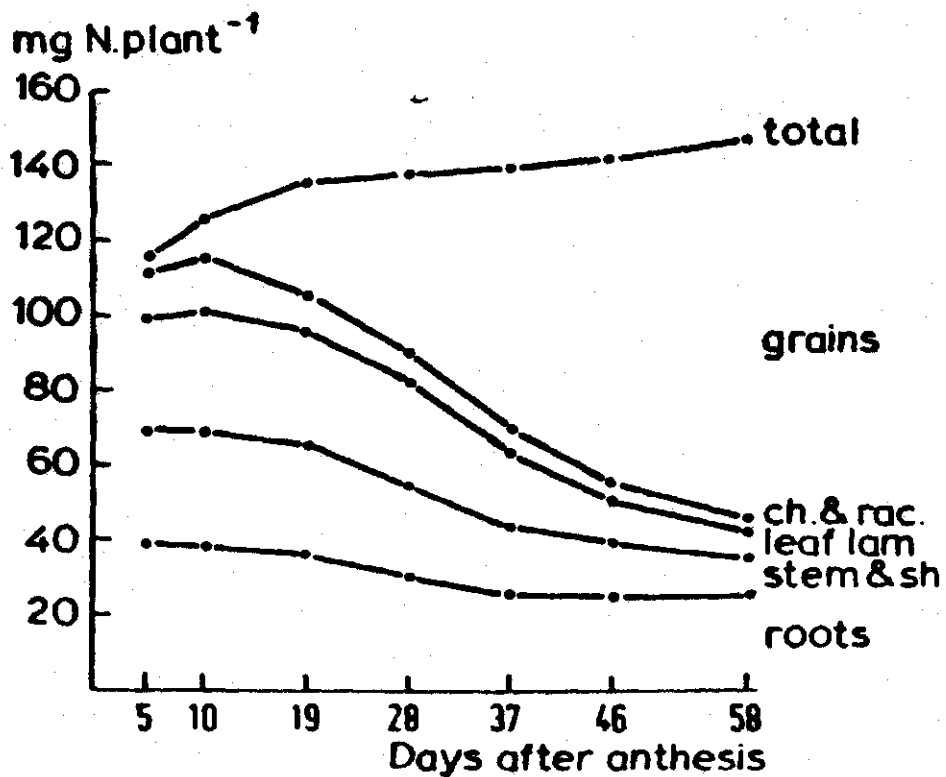
- De korrelvullingsfase kan men indelen in drie sub-fasen:
- . de aanloophase, gekenmerkt door een geringe groeisnelheid van de korrels. In deze fase worden onder andere de endospermcellen gevormd.
  - . de fase met nagenoeg constante korrelgroeisnelheid, ofwel de 'lineaire fase'
  - . de afrijpingsfase waarin de groeisnelheid weer laag of soms zelfs negatief kan zijn.

De drie groeifasen zijn vrij gemakkelijk in figuur 1 te herkennen.

Bij verhoging van de temperatuur vindt de overgang van de aanloophase naar de fase met constante groeisnelheid vervroegd plaats (fig. 1). De groeisnelheid gedurende de lineaire fase is potentiëel groter naarmate de temperatuur toeneemt (tot ca. 25°C). Echter, onder lichtarme groeiomstandigheden kan de potentiëel hogere groeisnelheid niet gerealiseerd worden wegens gebrek aan assimilaten. In die zin is er sprake van een interactie tussen licht en temperatuur. De duur van de korrelvullingsfase is korter naarmate de temperatuur hoger is. De inbouwsnelheid van stikstof in de korrels wordt sterker door de temperatuur verhoogd dan de synthese van koolhydraten. Dit kan worden geïllustreerd met de figuren 1 en 2. Beide hebben betrekking op hetzelfde experiment. Onder overigens gelijke omstandigheden is de korrelopbrengst lager naarmate de planten eerder van 16° naar 22°C luchttemperatuur zijn overgebracht (fig. 1). De kortere groeiduur bij hogere temperatuur wordt echter volledig gecompenseerd door een grotere snelheid van stikstofinbouw in de korrels, zodat de uiteindelijke stikstofopbrengst van de korrels in alle objecten gelijk is (fig. 2).



Figuur 2. Het effect van de temperatuur op de stikstofinhoud van de korrels. Legenda: zie figuur 1.



Figuur 3. Het verloop van de cumulatieve stikstofverdeling binnen de plant gedurende de korrelvullingsfase.

Wanneer de plant tijdens zijn vegetatieve ontwikkeling te weinig stikstof kan opnemen wordt de groei geremd. Bij de bloei zal de omvang van de biomassa betrekkelijk gering zijn terwijl de stikstofconcentratie in de droge stof zich op het laagst mogelijke niveau zal bevinden. Wanneer stikstof in de vegetatieve fase niet limiterend is wordt de omvang van de biomassa door andere factoren bepaald. Het stikstofgehalte bij de bloei kan <sup>dan</sup> uiteenlopende waarden aannemen. De ervaring heeft geleerd, dat bij stikstof rijkere gewassen het blad langer groen blijft, terwijl hogere korrelopbrengsten worden verkregen bij een hoger stikstofgehalte van de korrels.

De stikstof, die bij de oogst in de bovengrondse delen van de plant wordt aangetroffen was als regel reeds voor zo'n 70 tot 90% opgenomen bij de bloei. Van alle stikstof, die bij de oogst in de bovengrondse delen gevonden wordt bevindt zich als regel 65 to 80% in de korrels (deze laatste grootheid wordt de stikstof-oogstindex genoemd). Deze cijfers illustreren, dat de herverdeling van stikstof (en van andere elementen) binnen de plant een van de belangrijkste processen is, die zich afspelen na de bloei. Het een en ander wordt in figuur 3 eveneens in beeld gebracht.

Het is opmerkelijk, dat het percentage stikstof in de rijpe korrels betrekkelijk weinig varieert in vergelijking tot de variatie die op kan treden in het stikstofgehalte van de vegetatieve delen. Dit kan worden afgeleid uit tabel 1, waar van verschillende proeven het percentage stikstof in de drogestof van de spruit bij de bloei en het percentage stikstof in de drogestof van de rijpe korrels naast elkaar staan vermeld. De cijfers zijn van proeven met een vergelijkbaar temperatuursregime ( $15^{\circ}$ ,  $16^{\circ}$ C).

Tabel 1. Stikstofpercentages in de drogestof van de spruit bij de bloei en van de korrels bij rijpheid.

proef en behandeling	%N in spruit bij de bloei	%N in korrels bij rijpheid
II 15	2,2	2,36
III N1-16	1,8	2,07
III N2-16	2,6	2,14
III N3-16	2,6	2,21
IV A16	1,4	2,15
VA N1	1,7	1,97
VA N2	2,0	2,30
VA N3	2,1	2,38
VB	1,7	2,13
VI N1	1,3	1,98
VI N2	2,0	2,21

### 3. Bouwstenen voor een dynamisch model,

Om tot een model te komen moet het bovengeschetste kwalitatieve beeld kwantitatief beschreven worden. In het onderstaande zal de meeste nadruk vallen op de effecten van de temperatuur en op de opname van stikstof en de herverdeling daarvan binnen de plant.

#### 3.1 Korrelgroei.

Eenvoudigheidshalve zal korrelmateriaal worden verondersteld te bestaan uit eiwitten en zetmeel.

de aanloopfase. Deze celvormingsfase wordt beschouwd als een fase met exponentiële groei, die temperatuur afhankelijk is met een  $Q_{10}$  van 2. De eiwitgroeisnelheid wordt gelijkgesteld aan 0,17 maal de koolhydraatgroeisnelheid.

de lineaire fase. Verschillende factoren beïnvloeden de korrelgroeisnelheid in de lineaire fase. Er is ontegenzeggelijk een genetisch effect: de korrelgroeisnelheid verschilt onder vergelijkbare omstandigheden tussen rassen. Daarnaast is de aanvoer van koolhydraten in beginsel een bepalende faktor. Het is echter gebleken, dat de koolhydraatgroeisnelheid van de korrels nauwelijks reageert op de concentratie aan in water oplosbare (reserve) koolhydraten in de vegetatieve delen boven een zekere betrekkelijk lage drempelwaarde van de laatste. De temperatuurafhankelijkheid van de koolhydraatgroeisnelheid van de korrels wordt redelijk goed gekwantificeerd met een  $Q_{10}$  van 1,5; voor de eiwitgroeisnelheid ligt de  $Q_{10}$  op ongeveer 2. Deze gegevens leiden tot de definiëring van door het genotype bepaalde potentiële snelheden voor ophoping van koolhydraten en eiwitten per korrel. Waarden van beide parameters moeten voor een bepaalde referentietemperatuur (bijvoorbeeld 16°C) in het model gespecificeerd worden.

de afrijpingsfase. Gedurende de laatste fase van de korrelvulling neemt zowel de synthetische capaciteit van de korrels als meestal ook de substraataanvoer af. In het model kan alleen via het laatste mechanisme de korrelgroeisnelheid vertraagd worden.

### 3.2 De koolhydratenbalans.

Overdag worden er door het fotosyntheseproces suikers geproduceerd. Deze worden uit het blad naar diverse delen van de plant getransporteerd. Een eventueel overschot aan geproduceerde suikers wordt opgeslagen. Bij tarwe vindt opslag met name in de stengel plaats. Men kan zich de stengel als een voorraadvat voorstellen. De fotosynthese zorgt voor de aanvoer van suikers; de korrelgroei en andere suikerverbruikende processen (ademhaling voor transport en onderhoud) putten hun benodigde suikers uit het vat. Ieder proces kan op zijn (door andere factoren bepaalde) potentiële snelheid opereren zolang het vat niet leeg is. Is dit wel het geval, terwijl de dagelijkse nieuwe produktie van suikers kleiner is dan de gezamenlijke "vraag" van alle verbruiksprocessen, dan moet de snelheid van die processen wel ingeperkt worden. Uit verschillende waarnemingen kan worden afgeleid, dat de koolhydraatgroei-snelheid van de korrels <sup>dan</sup> als eerste daalt. Dit gegeven is dan ook in het model verwerkt.

### 3.3 De stikstofhuishouding.

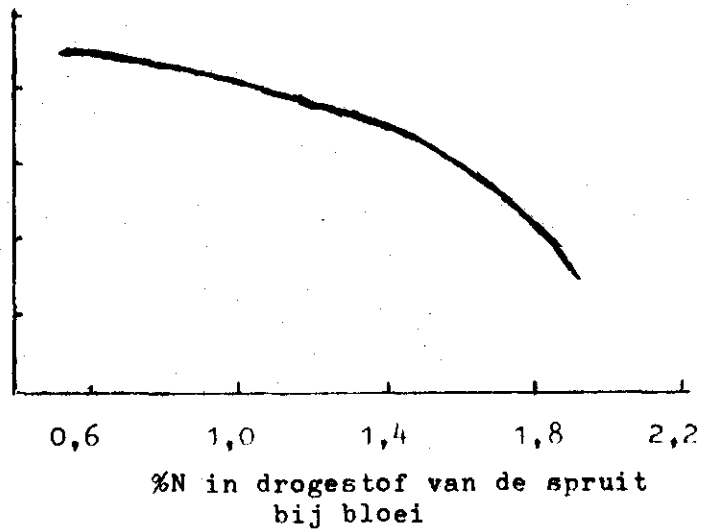
De stikstof (eiwitten) die in de korrels wordt opgeslagen is grotendeels afkomstig uit de vegetatieve delen; voor een kleiner deel wordt de stikstof na de bloei nog uit de bodem opgenomen. Er is een samenhang gebleken tussen enerzijds de bijdrage van opname plus N-onttrekking uit de wortels aan de stikstofopbrengst van de korrels en anderzijds de stikstofconcentratie in de spruit bij de bloei (figuur 4). Stikstofarme gewassen proberen als het ware hun achterstand in te halen door na de bloei relatief meer stikstof op te nemen dan stikstofrijke gewassen. Het in figuur 4 getoonde verband is in die vorm in het model opgenomen.

Voorts bleek de relatieve verdeling van de stikstof over aarstructuren, bladschijven en stengels plus bladscheden bij bloei en bij rijpheid praktisch gelijk te zijn. Dit betekent, dat het aandeel, dat elk van de onderscheiden orgaangroepen levert aan de totale stikstofexport uit de spruit, numeriek gelijkgesteld kan worden aan de fractie van de totale hoeveelheid stikstof in de spruit, die bij bloei in elk van de orgaangroepen aanwezig was.

0-9

aandeel in 0,5  
de toename  
van de N-inhoud  
van de korrels  
van N-opname  
uit de bodem 0,3  
plus N-ontrek-  
king uit wortels

0,1

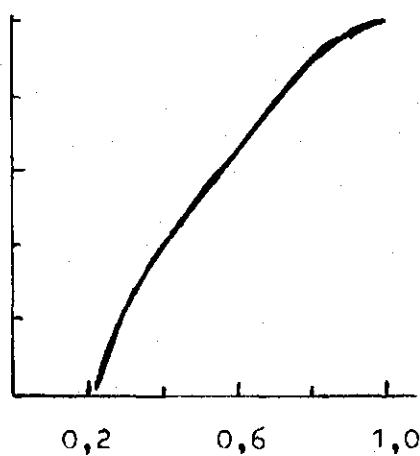


Figuur 4. Het verband tussen het aandeel in de toename van de stikstofinhoud van de korrels van stikstofopname uit de bodem plus stikstofonttrekking uit de wortels en het stikstofgehalte van de spruit bij de bloei.

relatieve 1,0  
LAI bladeren

0,6

0,2



relatieve stikstof-  
inhoud bladeren

Figuur 5. Het verband tussen de relatieve 'leaf area index' van bladeren en de relatieve stikstofinhoud van de bladeren. Beide variabelen nemen de waarde 1,0 aan bij de start van de simulatie (bloei).



Uitgaande van een bekende stikstofconcentratie en -verdeling bij de bloei kan met behulp van bovenstaande gegevens de stikstofhuishouding gedurende de korrelvullingsfase gemodelleerd worden. Het volgende rekenvoorbeeld dient ter nadere illustratie.

Stel dat er 15.000 korrels per  $m^2$  zijn met een potentiële "vraag" (N-accumulatiesnelheid) van 0,022 mg N per dag bij een zekere temperatuur. De dagelijkse stikstofvraag van de korrels is dan 3.30 mg N per  $m^2$ . Stel, dat het stikstofpercentage van de spruit 1% was bij de bloei. Volgens figuur 4 is het aandeel, dat opname uit de bodem en relocatie uit de wortels samen leveren ter bevrediging van de vraag van de korrels 0,40. Per  $m^2$  betekent dit:  $0,40 \times 3\ 30 = 132$  mg N per dag. Het restant van de vraag:  $3\ 30 - 132 = 198$  mg N moet uit de herverdeling komen. Stel, dat de aanvankelijke verdeling van stikstof in de spruit over aarstructuren bladschijven en stengels plus bladscheden respectievelijk 20, 39 en 41% was. In dat geval leveren deze orgaangroepen respectievelijk 0,2, 0,39 en 0,49 maal 198 mg N ter dekking van de dagelijkse N-behoefte van de korrels.

Niet alle stikstof kan uit de vegetatieve delen naar de korrels vervoerd worden. Bij het naderen van zekere minimum stikstofgehalten kan niet meer geheel aan de vraag van de korrels voldaan worden en daalt de inbouwsnelheid van stikstof in de korrels. Bij het bereiken van de ondergrenzen (in de buurt van 0,4% N) wordt de stikstofexport geheel stopgezet. Daarnaast wordt aangenomen, dat de stikstofopname uit de bodem ook wordt afgeremd als de hoeveelheid transporteerbare stikstof in de bovengrondse vegetatieve delen afneemt.

#### 3.4. Bladveroudering.

Er bleek een samenhang te bestaan tussen de afname van het groene bladoppervlak en de stikstofonttrekking uit het blad. Dit verband is in relatieve eenheden uitgezet in figuur 5. Bij de bloei zijn de relatieve LAI ('leaf area index':  $m^2$  groen oppervlak per  $m^2$  grondoppervlak) en de relatieve stikstofinhoud beide 1,0. Stel dat de absolute hoeveelheid stikstof in de bladeren bij de bloei 5 g per  $m^2$  bedraagt bij een LAI van 4,0. Wanneer door

herverdeling er netto 2 g N per m<sup>2</sup> aan de bladeren onttrokken is dan is de relatieve stikstofinhoud  $3/5 = 0,6$ . Volgens figuur 5 is de relatieve LAI op dat moment ongeveer 0,66; in absolute eenheden is de LAI van de bladeren dan  $0,66 \times 4 = 2,64$ .

### 3.5 De duur van de korrelvullingsfase.

Direkte effecten van stikstof op de duur van de korrelvullingsfase zijn gering. De temperatuur blijkt de meest bepalende factor te zijn. Het temperatuurseffekt kan met een warmtesom boven een minimumtemperatuur op bevredigende wijze beschreven worden. Bij een minimumtemperatuur van 6°C is een warmtesom van ongeveer 500 graad-dagen nodig om vanaf bloei het moment van rijpheid te bereiken. Dit gegeven is in het model ingebouwd.

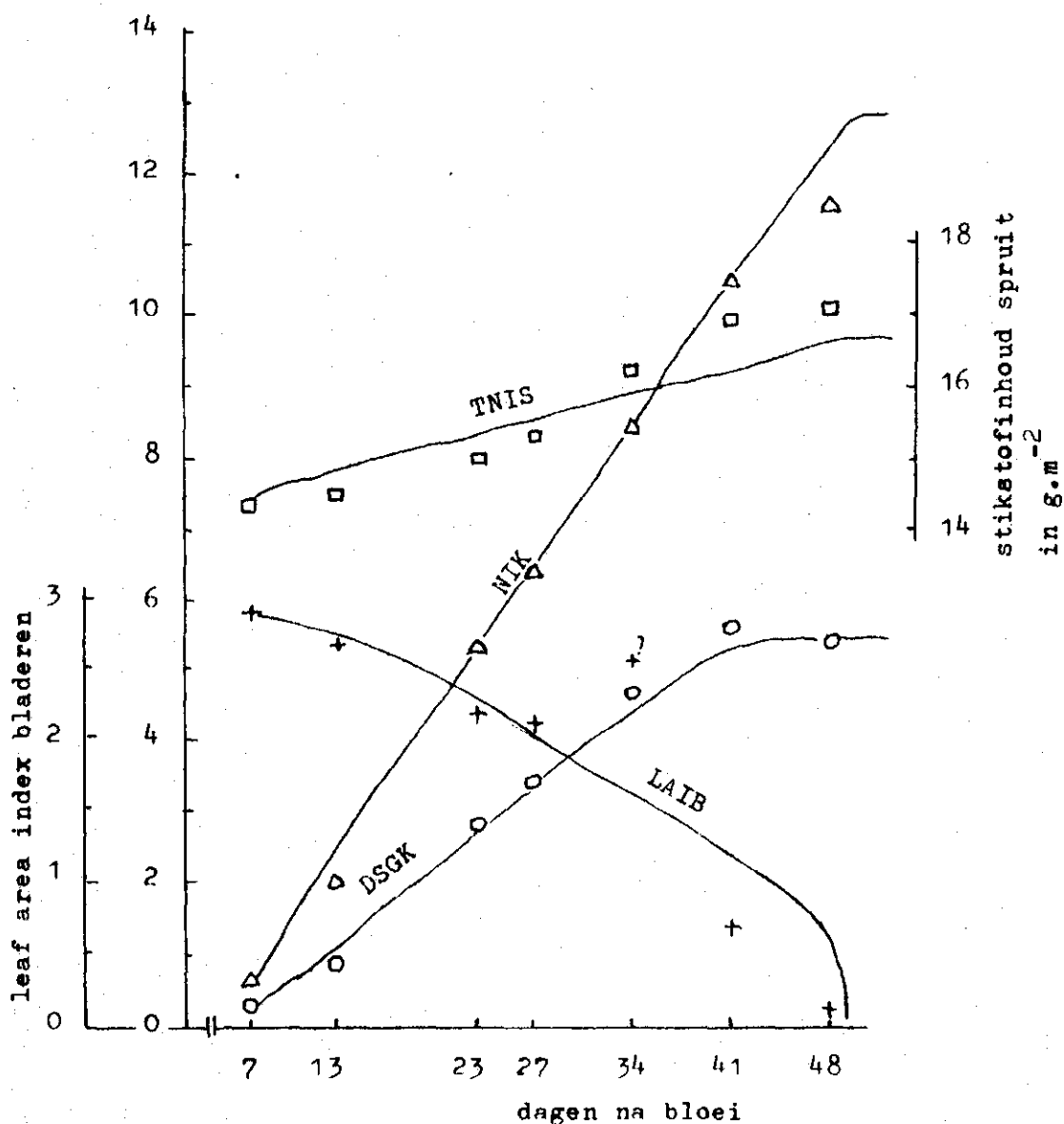
Achteraf bleek deze bouwsteen niet erg essentieel te zijn. Via de temperatuurgevoeligheid van de stikstofinbouwsnelheid in de korrels ( $Q_{10} = 2,0$ ) bereikt een gewas in simulaties praktisch op hetzelfde moment het punt waarop verdere groei niet meer mogelijk is (blad is afgestorven) als via de warmtesom wordt berekend.

### 3.6 Overige elementen.

De fotosynthese wordt berekend met behulp van een model van Goudriaan en van Laar (1978, Neth. J. agric. Sci. 26: 373-382). Dit (sub)model berekent de bruto fotosynthese per dag, in afhankelijkheid van de dagelijkse straling, de LAI en de fotosynthetische capaciteit per eenheid van groen oppervlak bij lichtverzadiging (= AMAX). De groeiademhaling van de korrels wordt berekend met behulp van coëfficiënten, afgeleid uit het werk van Penning de Vries (zie les 3 deze cursus). De ademhaling van de vegetatieve delen wordt berekend met empirische coëfficiënten; de gemiddelde waarden uit een aantal proeven zijn daarvoor gebruikt. Een fundamentele behandeling van deze ademhalingscomponenten bleek niet te voldoen (zie les 3).

De snelheid van deze ademhalingsprocessen is temperatuurafhankelijk ( $Q_{10}=2$ )

ds-gewicht korrels  $\cdot 10^{-2}$ ,  $\text{g.m}^{-2}$   
 N-inhoud korrels,  $\text{g.m}^{-2}$



Figuur 6. De overeenkomst tussen gemeten (symbolen op discrete intervallen) en gesimuleerd (getrokken lijnen) verloop van gewaskarakteristieken tijdens de korrelvulling van zomertarwe, ras Bastion, geteeld aan de Haarweg te Wageningen in 1977.

DSGK,  $\circ$  = drogestof opbrengst korrels in  $\text{g.m}^{-2}$

NIK,  $\Delta$  = stikstofinhoud korrels in  $\text{g.m}^{-2}$

TNIS,  $\square$  = totale stikstofinhoud van de spruit in  $\text{g.m}^{-2}$

LAIB,  $+$  = 'leaf area index' van de bladachlijven

### 3.7 Benodigde invoergegevens.

De belangrijkste gegevens, die nodig zijn om de korrelvulling van een bepaald tarwegewas te kunnen simuleren, zijn:

- de totale bovengrondse hoeveelheid drogestof en stikstof alsmede de verdelingen daarvan over aarstructuren, bladschijven en stengels plus bladscheden op het moment van bloei (of op een iets later tijdstip).
- de LAI van de bladeren bij de bloei
- de potentiële inbouwsnelheden van eiwitten en koolhydraten in de korrels bij een bepaalde temperatuur
- de fotosynthesecapaciteit, AMAX
- de dagelijkse stralingssom en de gemiddelde temperatuur op iedere dag vanaf de bloei.

### 4. Toetsing van het model.

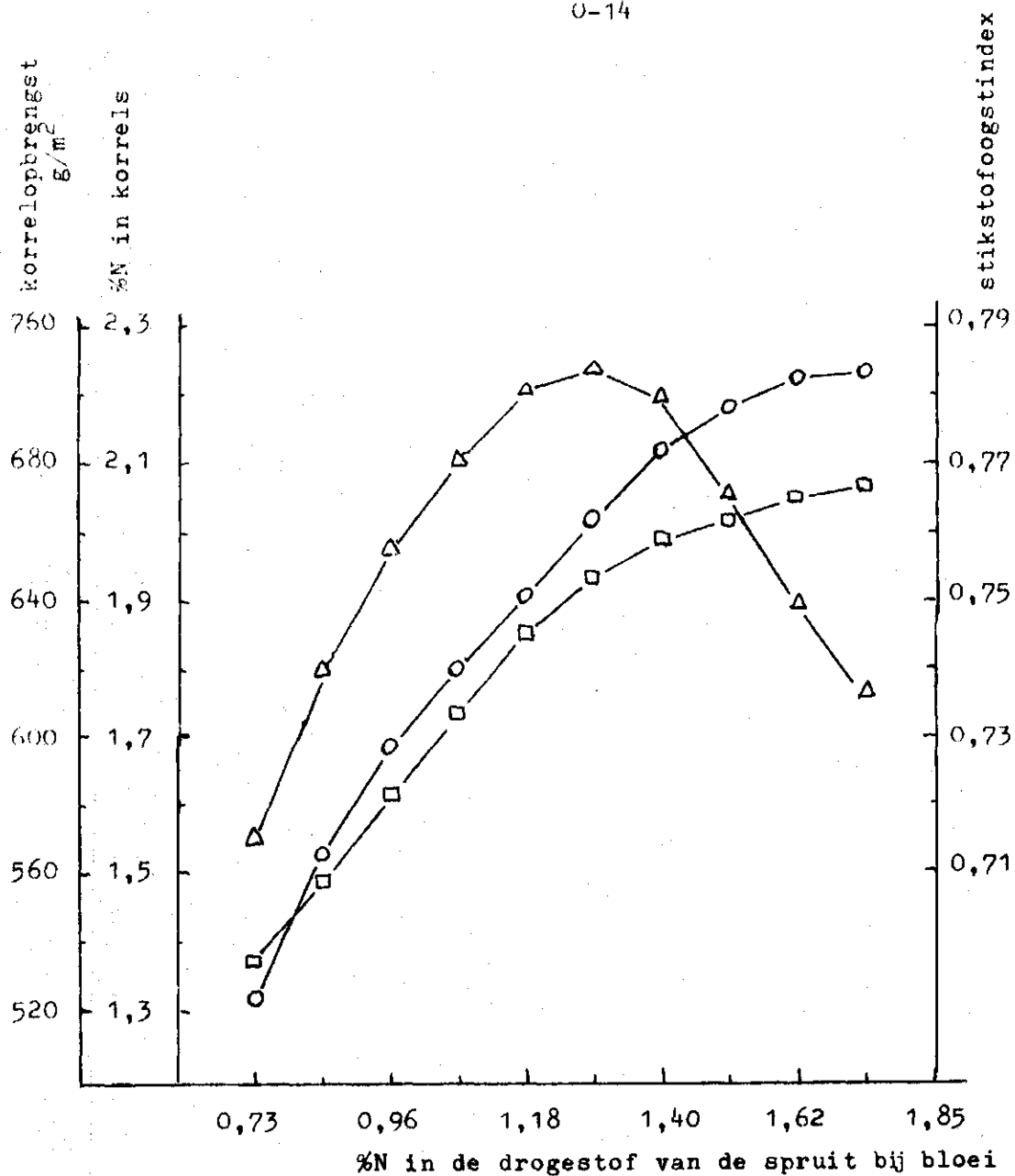
Met het model kon de korrelvulling van verschillende gewassen op bevredigende wijze worden nagerekend. In figuur 6 wordt een voorbeeld getoond van de overeenkomst in het verloop van enige karakteristieke grootheden van een zomertarwegewas.

### 5. Toepassingen van het model.

5.1 Effekten van temperatuur en straling. Met het model werden de effecten van temperatuur ( $13^{\circ}$  tot  $21^{\circ}\text{C}$  gemiddelde dagtemperatuur) en van straling ( $650$  tot  $1050 \text{ J.cm}^{-2}.\text{dag}^{-1}$  fotosynthetisch actieve straling, PhAR) uitgerekend.

De stikstofopbrengst van de korrels bleek niet door variatie in straling en temperatuur te worden beïnvloed (zie figuur 2). De effecten van straling en temperatuur op de totale korrelopbrengst waren additief; in de statistische betekenis van het woord traden er dus geen interacties op met betrekking tot de effecten van deze factoren op de opbrengst. Voor twee verschillende gewassen werd berekend, dat de korrelopbrengst met  $30$  tot  $40 \text{ gram per m}^2$  daalt per graad stijging van de temperatuur (dus als de temperatuur iedere dag één graad hoger is). Dit nadelige temperatuurseffekt kon teniet worden gedaan door een verhoging van de straling met  $130$  tot  $180 \text{ J.cm}^{-2}.\text{dag}^{-1}$  (PhAR). Bij een zekere temperatuur gaf iedere  $100 \text{ J.cm}^{-2}.\text{dag}^{-1}$  extra straling (PhAR) een toename van berekende korrelopbrengst van ongeveer  $20 \text{ gram per m}^2$ .

Uit deze cijfers kan worden afgeleid, dat de korrelopbrengst gelijk kan zijn in koele en bewolkte zomers (met een lang groeiseizoen) en in warmere zonnige zomers (met een korter groeiseizoen). De praktijk-



Figuur 7. Berekende effecten van het stikstofgehalte van de spruit bij de bloei op de korrelopbrengst (drogestof) (○), op het stikstofgehalte van de rijpe korrel (%) (□) en op de stikstofvoogstindex (△).

ervaring bevestigt dit beeld; denk aan de zomers van 1976 en van 1978.

### 5.2 De effecten van stikstofinhoud bij de bloei.

Wanneer gedurende de vegetatieve fase de beschikbaarheid van stikstof de groei niet begrenst, dan kan bij een zekere omvang van de biomassa bij de bloei de stikstofconcentratie verschillende waarden aannemen. Met het model werd het effect op eindoogstkenmerken berekend van variatie in stikstofconcentratie in de spruit bij de bloei (figuur 7). Bij toename van het stikstofgehalte van de spruit bij de bloei nemen onder overigens gelijke omstandigheden (biomassa, aantal korrels, LAI, temperatuur, straling) de droge-stofopbrengst van de korrels, het stikstofgehalte van de korrels en de oogstindex voor stikstof alle eerst evenredig toe. Bij hoge aanvankelijke stikstofgehalten van de spruit vakt de respons af, terwijl er zelfs een daling optreedt in de stikstofoogstindex. Dit laatste wordt verklaard door het feit dat de stikstofinhoud van de korrels dan minder stijgt dan de hoeveelheid stikstof, die bij rijpheid in de vegetatieve delen achterblijft.

Figuur 7 toont, dat het stikstofgehalte van de korrels betrekkelijk weinig varieert in vergelijking met de variatie in het stikstofgehalte van de spruit bij de bloei (zie ook tabel 1). Vanuit landbouwkundig oogpunt bezien is ook een betrekkelijk geringe verhoging van het stikstofgehalte van de korrels wél van belang. Onder de omstandigheden (gewas, weer) waarop de berekeningen betrekking hebben nam de korrelopbrengst aanvankelijk toe met ongeveer 18 gram per m<sup>2</sup> bij iedere verhoging met 0,1% van het stikstofgehalte van de spruit bij de bloei. Volgens de modelberekeningen zijn verschillen in eindopbrengst van meer dan een ton per ha mogelijk tengevolge van verschil in stikstofgehalte bij de bloei.

Om een zo hoog mogelijke drogestof- en eiwitopbrengst van de korrels te behalen is het volgens figuur 7 van belang de stikstofopname zoveel mogelijk te bevorderen. Echter, een overvloedige stikstofopname tijdens de stengelstrekkingfase kan tot een slap gewas en tot legering leiden. Het ideale stikstofopnamepatroon is dus zodanig, dat

enerzijds de groei niet wordt geremd door te weinig opname en anderzijds het gewas niet te slap wordt door een teveel. Wanneer de stengelstrekking en -groei vrijwel ten einde lopen zou de stikstofopname weer sterk mogen toenemen. In deze zin valt het positieve effect van de in de praktijk toegepaste late overbemesting met stikstof eveneens te verklaren.

31e HETEROISCURSUS 1980-1981Het productiepatroon van aardappels: verdeling van de droge-stof over de organen in afhankelijkheid van de uitwendige groeifactoren.

L.J.P. Kupers

1. Inleiding

Aardappelgewassen worden geteeld met het oog op drie onderscheidbare doeleinden. We kennen in Nederland: de teelt voor pootgoed, de teelt voor consumptie-aardappels en de teelt voor fabrieksaardappels. In de aangegeven volgorde neemt in het eindprodukt de herkenbaarheid van de biologische opbrengst n.l. stengelknollen, af. De pootgoed-teelt heeft tot doel een zo hoog mogelijke opbrengst te verkrijgen aan:

zo gezond mogelijk pootgoed ,

met de hoogst mogelijke verkoopwaarde (sortering) ,

dat na uitplanten weer een snelgroeiend gewas oplevert.

Bij de teelt van consumptie-aardappels is het doel, het verkrijgen van een zo hoog mogelijke opbrengst die geschikt is voor directe menselijke consumptie of hiervoor geschikt is na een industriële bewerking. Sortering, schil-eigenschappen, het ontbreken van beschadigingen van de knol en bewaarbaarheid in onbewerkte toestand zijn vier belangrijke criteria van de kwaliteit naast de kookeigenschappen.

Bij de teelt van fabrieksaardappels is het doel: een zo hoog mogelijke droge-stofopbrengst aan knollen, liefst gepaard aan een zo hoog mogelijk gehalte aan droge-stof in de knollen. De kwaliteit van het meel is slechts weinig afhankelijk van de vorm en grootte van de knol, de kleur van de schil enz.

Aangezien er nogal wat verschillen zijn in de <sup>te</sup> onderscheiden teelt-doeleinden, zal in het nu volgende wat dieper ingegaan worden op de vraag op welke wijze de aardappelplant reageert op de uitwendige groeifactoren. Daarbij komen kwesties aan de orde zoals: tijdstip van knol-aanleg en levensduur van het loof, sortering en gehalte aan droge-stof in de knol.

2. De morphologie van de plant in de tijd

Een jonge aardappelplant in de gewone praktijk komt voort uit één spruit, die op zijn beurt ontstaan is uit een knop.

De knoppen bevinden zich in de zg. ogen van de knol. De aardappel



is een stengelknol. De knoppen van die knol zijn gedurende de groei en vulling van de knol normalerwijze in rust. De oudste knoppen bevinden zich in de buurt van de zg. navel, de meestal duidelijk herkenbare plaats waar de knol verbonden is geweest aan een onderaardse stengel: de stolon.

Het topoog gelegen aan het andere einde van de knol, bevat de jongst aangelegde knoppen. Na de oogst en tijdens de bewaring vermindert o.a. als gevolg van de levensprocessen in de knol, de knoprust. De jongste knoppen zijn het snelst actief. (Bewaring bij lage temperatuur (2 - 4° C) kan echter de knollen nog maanden lang in schijnbare kiemrust houden). Het proces loopt langs tenminste twee wegen:

- a. verlenging of bekorting van de oorspronkelijke knoprust
- b. vertraging van de kiemgroei.

De term: schijnbare kiemrust heeft betrekking op de afwezigheid of slechts zeer trage activiteit van de knoppen van knollen bewaard bij lage temperatuur. Deze "rust" moet vergeleken worden met de duur van de kiemrust van knollen van dezelfde partij, die bewaard worden onder een temperatuurregime dat wel knopontwikkeling mogelijk maakt.

Uit de spruit zal zich na opkomst een stengel ontwikkelen, die een respectabel aantal samengestelde bladeren kan voortbrengen.

Ondergronds ontstaan uit wortelaanlegsels in het schors-parenchym van de spruit aanvankelijk een aantal bijwortels. Deze bijwortels zijn aanvankelijk tamelijk dikke, weinig vertakte wortels. Aan de bijwortels verschijnen de veel dunnere en veel beter vertakte zijwortels.

Eveneens ontstaan op de spruit aan de onderaardse internodiën, neutraal-geotrope ondergrondse stengels: de stolonen. Deze stolonen zijn niet geheel vergelijkbaar met rhizomen of wortelstokken, omdat de aardappelplant slechts een deel van deze stengels n.l. de tot knol omgevormde uiteinden als overlevings-orgaan gebruikt.

De groeiende en volwassen knol bestaat uit de volgende weefsels:

1. de schil, een kurklaag met daarin voorkomend de lenticellen.  
Dit zijn met dun kurkweefsel afgesloten ademhalingsopeningen.
2. de schors een parenchymatisch weefsel, dat naar buiten toe overgaat in een kurkcambium. De schil ontstaat uit dit kurkcambium.
3. de vaatbundelring, die naar buiten phloeëmvaten afscheidt ingebed in phloeëmparenchym. Naar binnen toe worden xyleem-elementen gevormd.

4. het merg, een parenchymatisch weefsel met daarin verspreid voorkomende losse phloeëmstrengen.

Assimilaat wordt zoals bekend aangevoerd via het phloeëmsysteem. Het gevolg is dat in een knol het droge-stofgehalte van de schors en van het gedeelte van het merg nabij het naveleinde van de knol, duidelijk hoger pleegt te zijn dan van het centrale deel van het merg en van het topeinde van de knol. Dit verschijnsel heeft consequenties voor de kookeigenschappen van consumptie-aardappels en voor de beschadigbaarheid van de knol tijdens het rooien, het transport en de bewaring na de oogst.

4. De fysiologische veranderingen in de plant gedurende het groeiseizoen

Uit de reeds eerder behandelde beschrijving van de vorm van de plant tot het moment van knolaanleg, volgt dat er met de stolonen iets bijzonders moet gebeuren om een normaal zich verlengende stengel om te vormen tot een knol. Het topmeristeem van een stolon vormt aanvankelijk cellen, die gestrekt zijn evenwijdig aan de middellijn. Op een gegeven moment gaat het topmeristeem cellen vormen, die hun langste afmeting loodrecht op de middellijn hebben. Botanisch uitgedrukt: in plaats van longitudinale celvorming, vindt vanaf een bepaald moment wel degelijk celdeling en celstrekking plaats maar nu radiaal geöriënteerd. De knolaanleg is begonnen.

Het moment van knolaanleg, gemeten in dagen na opkomst wordt in de aardappel, mede in afhankelijkheid van de genetische constitutie van het gebruikte ras, beïnvloed door:

- a. een effect samenhangend met de daglengte: kortere dag versnelt en zeer lange dag vertraagt de knolaanleg
- b. de temperatuur. Relatief lage nachttemperaturen ( 22° C) versnellen in samenhang met het K.D.effect de knolaanleg d.w.z. verkorten de periode tussen opkomst en knolaanleg
- c. alle groeifactoren, die loof-groei bevorderen: ruime stikstofvoeding en vochtvoorziening, hoge nachttemperatuur, enz., vertraagen nl. de knolaanleg.
- d. lichtintensiteit: hoge lichtintensiteit versnelt de knolaanleg via een vergrootte beschikbaarheid van assimilaten en via een zekere remming van de loofgroei
- e. een nog niet opgehelderd effect uitgaande van de moederknol. Fysiologisch-ouder pootgoed levert spruiten die versneld tot knolaanleg overgaan: na een aanvankelijk snelle groei, groeien ze

vervolgens wat vertraagd.

Uit de bovenstaande opsomming blijkt dat er in de jonge plant een tweestrijd heerst tussen de neiging tot uitbreiding van het loof, stolonen-apparaat en wortelvorming aan de ene kant en aan de andere kant de aanleg van knollen. De gangbare hypothese is dat de verhouding aan actieve groeistoffen en actieve remstoffen op de daartoe gevoelige plaatsen in de plant in feite bepaalt of er abrupt of geleidelijk een einde komt aan lengtegroei - door middel van toevoegingen van internodiën - van het loof en dus ook van de stolonen.

Het bereiken van deze toestand - botanisch uitgedrukt: inductie tot knolaanleg - hangt af van het gebruikte ras, de fysiologische ouderdom van het gebruikte pootgoed en verder van factoren, die door middel van andere teeltmaatregelen soms heel goed, soms maar heel matig regelbaar zijn.

Wat zijn nu de gevolgen van deze fysiologische veranderingen in het gedrag van organen van de plant voor de opbrengst en de sortering van de knollen?

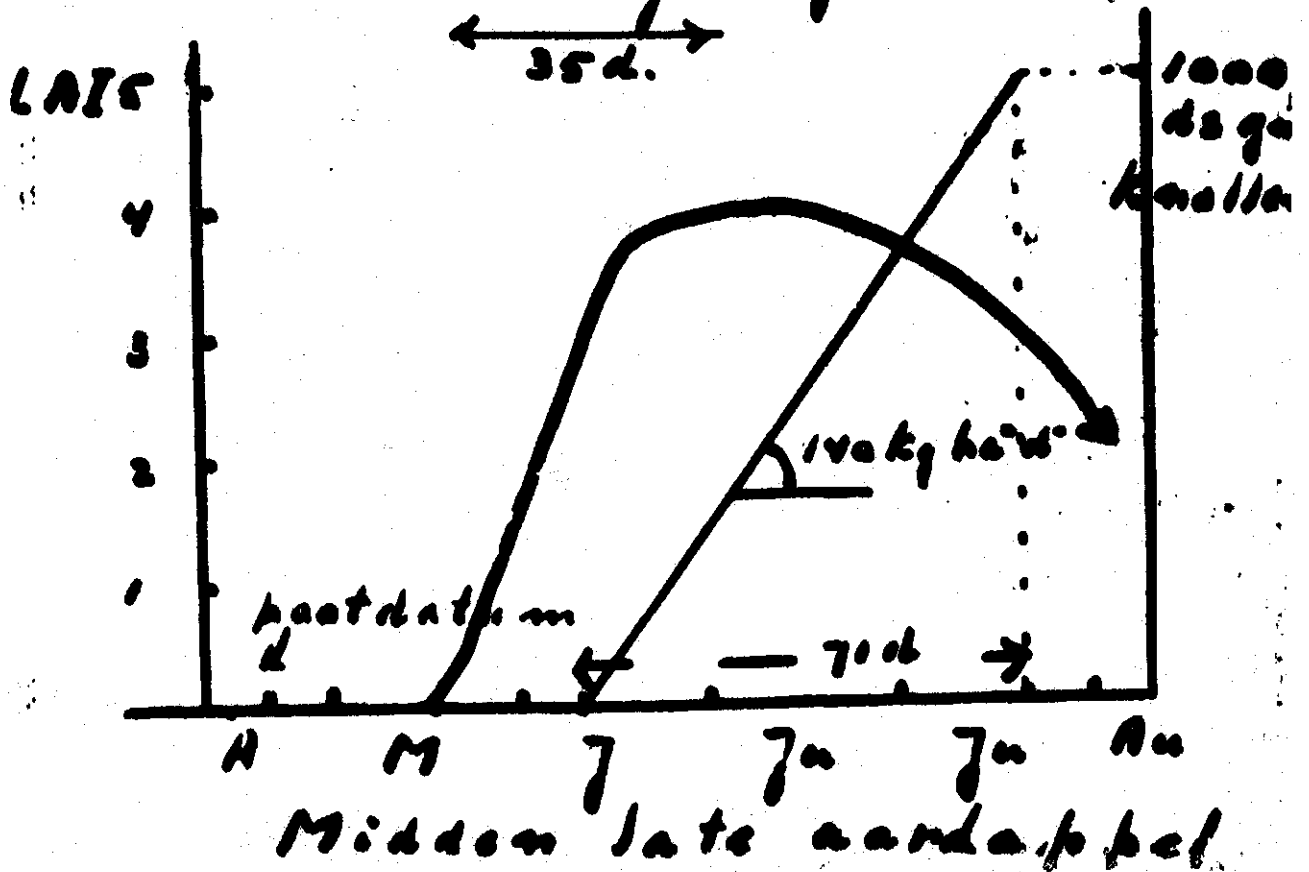
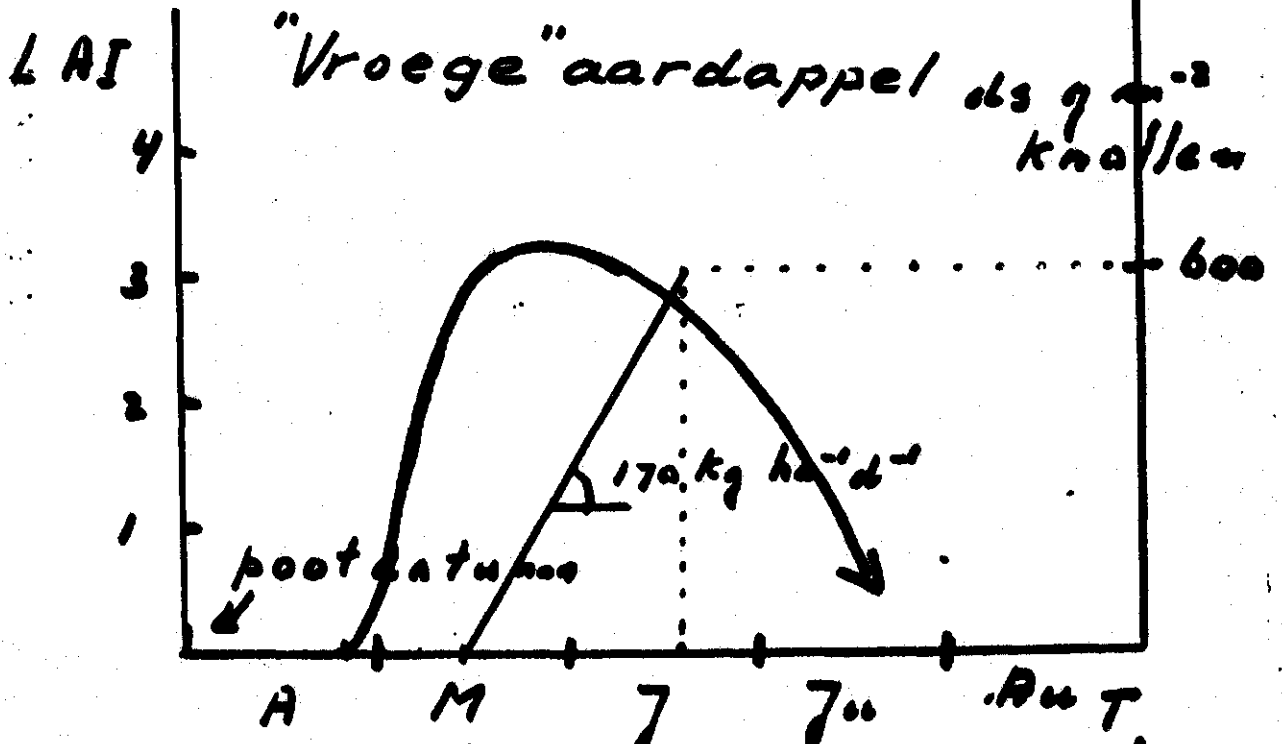
In de eerste plaats moet dan weer terug gegrepen worden op de regel in de plantenteelt dat de totale droge-stofopbrengst per plant of per  $m^2$  zeer nauw correleert met de duur en de mate van licht-interceptie, of in andere woorden <sup>met</sup> de duur van de periode waarin het gewas in staat is om b.v. 90% van het ingestraalde licht te onderscheppen met behulp van groene organen. In een aardappelgewas drukt men dit uit door de L.A.D. (Leaf Area Duration), gemeten <sup>in</sup> L.A.I. = 1 x weken of in L.A.I. = 3 x weken, als verklarende parameter te gebruiken voor de droge-stofproductie. Voor de knolopbrengst is vanzelfsprekend de L.A.D. na knolaanleg van belang.

Vervolgens moet de vraag beantwoord worden op welke wijze en langs welke wegen de knolzetting en knolvulling de actieve levensduur van het loof bepalen.

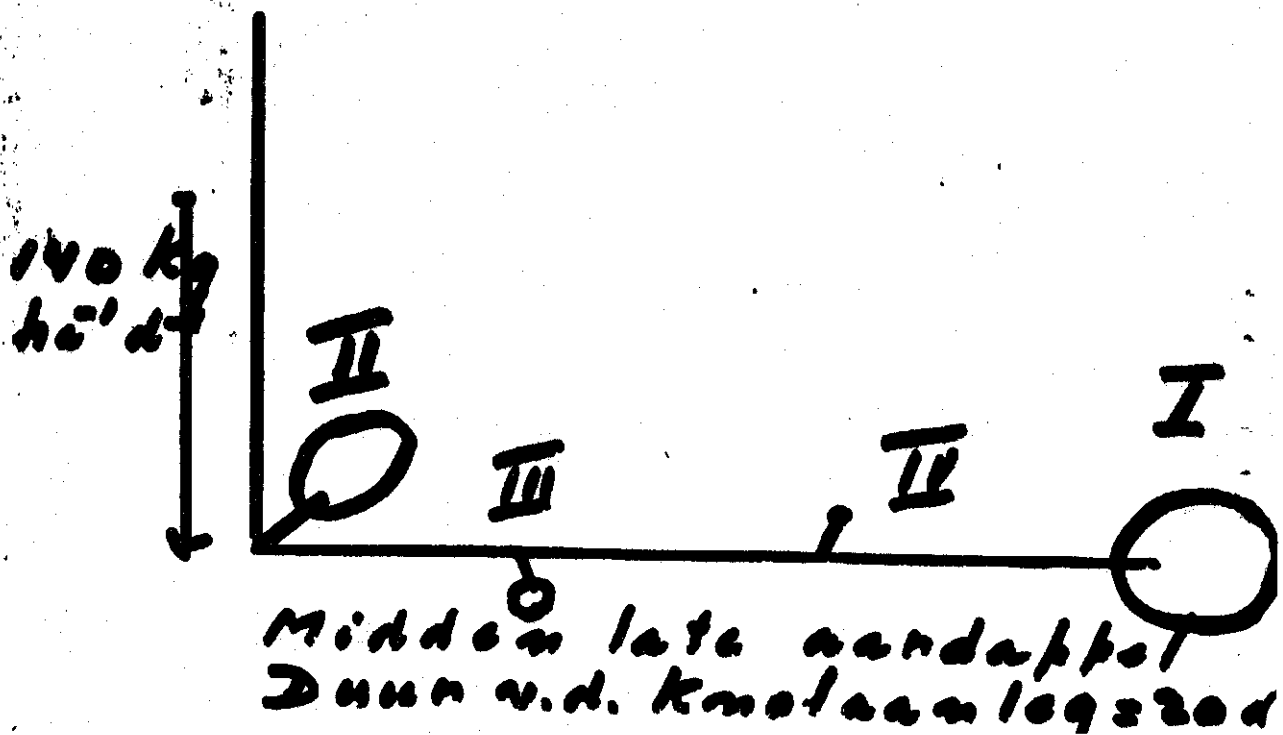
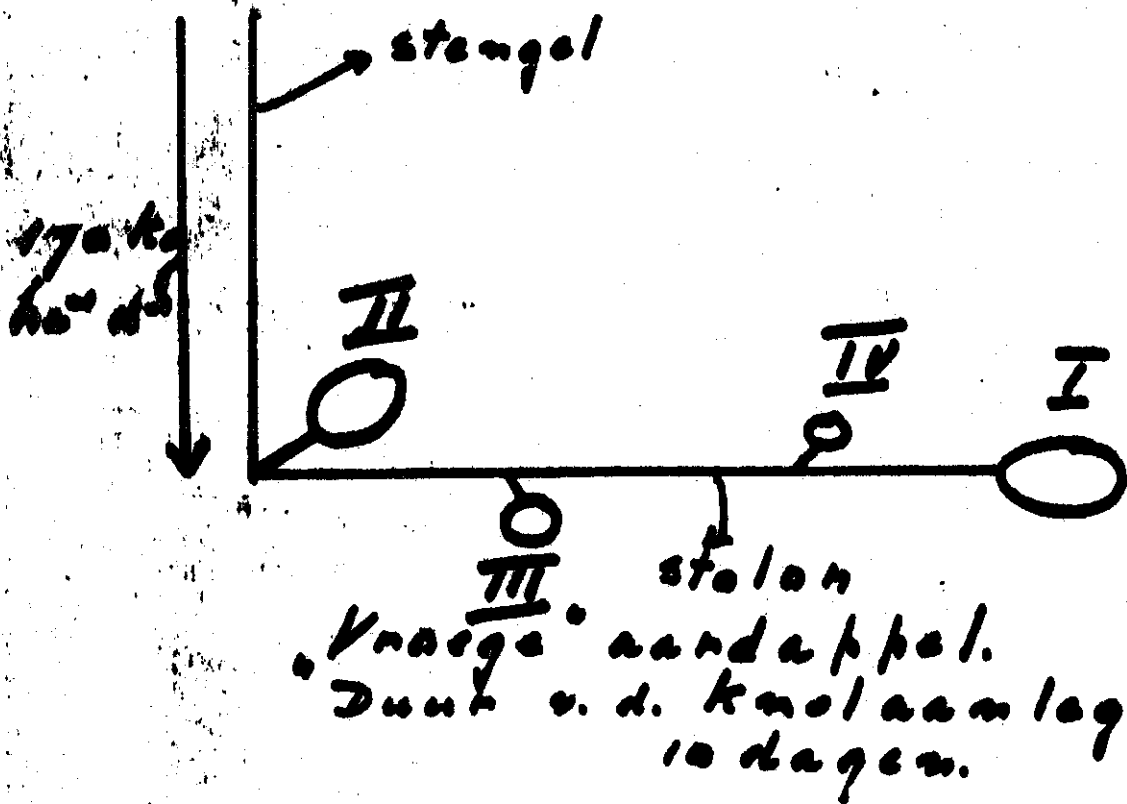
Het zal duidelijk zijn dat zowel de loofontplooiing als de wortelgroei van een plant, die snel na opkomst tot knolzetting en -vulling wordt gedwongen, aanzienlijk kleiner zal zijn dan van een plant, die ruimschoots de tijd krijgt om beide organen flink uit te bouwen voor het begin van de knolvulling.

Een aardappelplant, die snel na opkomst tot knolaanleg overgaat, doet dit omdat de inductie tot deze drastische wijziging in de distributie van droge-stof heftig is. Loofgroei en wortelgroei stoppen betrekkelijk abrupt zodat -en omdat- een relatief groot deel van de daarna

Figuur 1.



Figuur 2.



geproduceerde droge-stof beschikbaar is voor knolvulling. De groeisnelheid van de knollen in g per dag van zo'n plant is dus hoog.

Figuur 1. (pag. P 4a)

De hoeveelheid droge-stof die beschikbaar is voor de knolvulling heeft niet alleen gevolgen voor de mate van loofgroei en de duur van assimilatorisch actief loof maar ook voor de sortering van de opbrengst.

Onder sortering verstaan we de percentages van de knolgroottes, gemeten als maximum doorsnede in een vierkantsmaat, betrokken op het totaal aantal oogstbare knollen. De sortering van de oogst zal vanzelfsprekend samenhangen met de opbrengst.

Hoe hoger de opbrengst des te meer knollen zullen een zekere kleinste diameter bereiken. Echter, onafhankelijk van de grootte van de opbrengst is er een samenhang tussen het uiteindelijk aantal oogstbare knollen en de snelheid van knolvulling. De verklaring voor dit verschijnsel luidt als volgt:

Zoals bekend oefent een snelgroeiend topmeristeem van een stengel een invloed op afstand uit op de knoppen of meristemen, die op hetzelfde orgaan voorkomen. Een bekend voorbeeld is de onderdrukking van het uitlopen van de knoppen in de overige ogen van de aardappelknol, wanneer de spruit aan het topeinde tot ontplooiing komt. De "topspruit" domineert over de andere oudere knoppen.

Soortgelijke verschijnselen treffen we in de plantenwereld zeer veelvuldig aan. Aangetoond is dat deze topdominantie van hormonale aard is ofschoon de procesgang van plantensoort tot soort wellicht wat anders verloopt. Wat zich in de bovengrondse stengel of in een kiemende knol afspeelt, is ook waar voor de ondergrondse stengel: de stolonen.

Stel: een stolon omvat behalve een top nog drie vertakkingen. Bij de knolaanleg zullen, zo namen we voor het gemak aan, alle vier aanwezige topeinden tot een minuscuul knolletje zwellen. In overeenstemming met de ervaring met bovengrondse stengels, blijkt de knol aan het topeinde het snelst te groeien en vervolgens de knol, die het verst verwijderd is van de topknol. De twee knolletjes tussen deze beide sneller groeiende knollen in, zullen aanvankelijk wel wat groeien omdat de hoeveelheid beschikbaar assimilaat nog groot is in verhouding tot de grootte van alle knollen tezamen. Aangezien de topknol en de eindknol snel groter worden, wordt de hoeveelheid beschikbaar assimilaat zo beperkend, dat de twee kleinste een grote

kans hebben klein te blijven en zelfs leeg gezogen te worden door hun snelgroeiende burenen. Figuur 2 (pag. P46)

Het hierboven beschreven verschijnsel lijkt sprekend op wat er gebeurt, wanneer het verschijnsel "doorwas" optreedt. Figuur 3. (pag. P6a)

Doorwas is het verschijnsel dat een matig diep tot knolaanleg geïnduceerde plant, als gevolg van onderbreking of opheffen van de inductie, opnieuw loofgroei en stolon-groei op gang brengt.

De oorzaken van de onderbreking in het inductieproces zijn in de praktijk meestal van samengestelde aard.

Gaan we, slechts als voorbeeld, uit van een extreem geval van doorwas: een reeds redelijk ontwikkelde knol waarvan de topknop uitloopt en als stolon opnieuw in de lengte groeit. Nadat de inductie tot knolaanleg voor de tweede maal een niveau heeft bereikt, dat tot knolaanleg leidt, zal het topmeristeem van deze nieuwe stolon weer een knol vormen. Zolang er nu voldoende assimilaten met de sapstroom wordt aangevoerd om beide knollen in gewicht te doen toenemen, is er niets aan de hand. Zodra echter de aanvoer van assimilaten beperkt wordt of geheel stopt, gaat de jongste knol (knol aan het topmeristeem) door met gewichtstoename, echter ten koste van het droge-stofgewicht en het droge-stofgehalte van de "moederknol". Omdat deze "moederknol" reeds een behoorlijke knol was, voordat dit uitzuigingsproces op gang kwam, overleeft deze knol wel maar is voor de consumptie onbruikbaar geworden wegens "glazigheid".

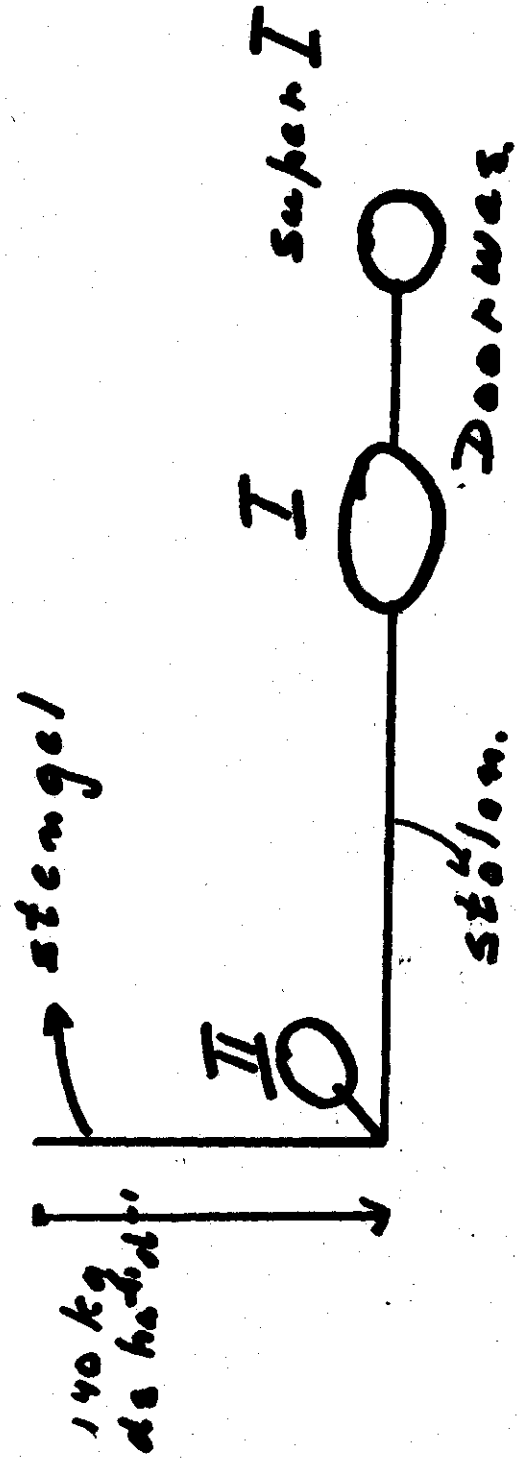
Met het hierboven beschreven proces wordt duidelijk gemaakt hoe de uitdunning van het aantal aangelegde knollen per stolon en per pol verloopt.

Uit de gegeven analyse van het gehele proces van knolaanleg en knolvulling kan vervolgens afgeleid worden hoe dit proces bruikbaar gemaakt kan worden voor de onderscheiden doeleinden van de teelt. Bovendien kan afgeleid worden waarom door middel van manipulatie van het aantal produktieve stengels per  $m^2$ , van de hoogte van de stikstofbemesting, van de mate van fysiologische ouderdom van de potter en zelfs van beregening invloed kan worden uitgeoefend op opbrengst en op de sortering.

##### 5. Samenvatting

De aardappel blijkt, alhoewel in kwantitatieve zin bepaald door ras-eigenschappen, in hoge mate plastisch te zijn ten aanzien

Figuur 3.





van effecten, die veroorzaakt worden door de invloed van de uitwendige groeifactoren.

Het belangrijkste moment in het leven van een aardappelplant is de knolaanleg betrokken op de dan aanwezige omvang van het bovengrondse apparaat en de omvang van het wortelstelsel.

Het moment van knolaanleg, gemeten vanaf de datum van opkomst, bepaalt voor een zeer belangrijk gedeelte de lengte van de daarna volgende functieduur van loof en wortels.

De knolaanleg wordt geïnduceerd door de hoogte van de nachttemperatuur, door de daglengte en door de stralingsintensiteit, natuurlijk afhankelijk van het ras. De snelheid van inductie en de mate van inductie zijn echter mede bepaald door de constellatie van die groeifactoren, die lengtegroei en uitlopen van knoppen begunstigen.

De snelheid van knolvulling bepaalt vervolgens het aantal oogstbare knollen d.w.z. de sortering. De snelheid van knolvulling bepaalt meestal ook de actieve levensduur van het loof en langs deze weg, de opbrengst. Tussen opbrengst en sortering bestaat een voor de hand liggende relatie.

Inzicht in het ogenschijnlijk grillig gedrag van een aardappelgewas, opent een aantal mogelijkheden voor teeltmaatregelen, waarmee de onderscheiden teeltdoelen beter benaderd kunnen worden.

31e Heterosiscursus 1980/1981

Actueel onderzoek rondom de aardappelteelt

D.E. van der Zaag

Directie Landbouwkundig Onderzoek, Wageningen

Inleiding

Verschillende aspecten van de aardappel worden in Nederland onderzocht. Bijna al deze onderzoeken hebben betrekking op actuele problemen en het is niet zo gemakkelijk een keuze te maken uit de verschillende mogelijkheden. Daar in deze cursus produktie nogal centraal staat, heb ik een viertal onderwerpen gekozen waarvan drie direct of zijdelings met dit onderwerp in verband staan nl. (1) invloed vochtvoorziening op opbrengst en kwaliteit, (2) groeivermogen poters en (3) aardappelen uit zaad. Het vierde onderwerp, snelle vermeerdering van aardappelen, heeft minder met de produktie te maken, maar staat nogal in het middelpunt van de belangstelling.

Er is ook nog een andere reden geweest om deze vier onderwerpen uit te zoeken. Alle vier onderzoeken zijn of worden in werkgroepverband uitgevoerd. Dat betekent dat onderzoekers van verschillende onderzoekinstellingen en vakgebieden een dergelijk onderzoek gezamenlijk aanpakken. Het bezwaar om lopend onderzoek te bespreken, is dat men geen resultaten op schrift kan stellen, die nog niet zijn gepubliceerd. Wel zullen ze tijdens de les worden besproken.

Influud vochtvoorziening op opbrengst en kwaliteit

Volgens berekeningen varieert de potentiële opbrengst van aardappelen, die gebruik kunnen maken van de gehele groeiperiode, van ca. 90 - 110 ton per ha (drogestof gehalte ca. 21%); al naar gelang de straling in de zomermaanden. Ook al houdt men rekening met het feit dat op kleigronden de septembermaand

niet of bijna niet gebruikt kan worden voor groei van het aardappelgewas (oogstrisico) en dat bij de omrekening op hectare-opbrengsten minstens 10 - 15% moet worden afgetrokken, dan nog blijkt de gemiddelde werkelijke opbrengst van aardappelen die gebruik kunnen maken van het gehele seizoen, niet veel meer te zijn dan de helft van de "gecorrigeerde" potentiële opbrengst. Dit verschil wordt veroorzaakt door verschillende factoren. Het vermoeden is echter dat de vochtvoorziening wel eens de belangrijkste beperkende factor zou kunnen zijn, ondanks het feit dat dit lang niet altijd blijkt uit verschillende beregeningsproeven.

In een werkgroep waar onderzoekers van de volgende onderzoekinstellingen in samenwerken: CABO, IBVL, ICW, Landbouwplantenteelt, PAGV, Plantenfysiologisch Onderzoek, SVP en STIBOKA, wordt het volgende onderzocht:

1. Het effect van betrekkelijk korte perioden van watertekort op de fotosynthese en transpiratie van het gewas. Ter karakterisering van de vochttoestand van het gewas worden allerlei methoden, zoals infiltratietechniek, porometer, bepalingen waterpotentialen <sup>op</sup>blad, snelheid <sup>in</sup> sapstroom <sup>in</sup> stengel met elkaar vergeleken en in verband gebracht met de fotosynthesesnelheid en dus produktie.
  2. Het effect van verdichte lagen op bewortelingsdiepte en het effect daarvan op de vochtvoorziening van het gewas en op de opbrengst en kwaliteit.
  3. Effecten van een langere periode van watertekort op planten van verschillende rassen (verwelking en herstellingsvermogen).
  4. Effecten van droogte op de opname en distributie van nutriënten.
  5. Effect van de vochtvoorziening op de verdeling van de drogestof over zetmeel, celwanden en protoplasma van de knol in verband met de kwaliteit.
- Verskillende resultaten van dit onderzoek zullen in de les worden besproken.

### Groeivermogen pootaardappelen

In ons land is zeer veel onderzoek gedaan om pootaardappelen te produceren, die zo gezond mogelijk zijn. Naast de gezondheidstoestand van de poter speelt ook het vermogen om vlot te kiemen met meer of minder kiemen per poter en een snelle opkomst een belangrijke rol bij de produktie. Berekeningen en beschouwingen over de potentiële opbrengst laten juist heel duidelijk zien dat de begingroei (snelle opkomst - vroeg gesloten gewas) erg belangrijk is en dat ook lang door blijven groeien van het gewas een voorwaarde is voor een hoge opbrengst. Het groeivermogen van de poter heeft hier alles mee te maken. Bovendien is het voor een pootaardappel-exporterend land van belang te weten hoe het met het groeivermogen van de geëxporteerde poters gesteld is. Daarom is een werkgroep opgericht waar onderzoekers van CABO, IBVL, Landbouwplantenteelt en PAGV in samenwerken om:

1. een methode voor de praktijk te ontwikkelen waarmee een betrouwbare indruk van het groeivermogen van een partij poters kan worden verkregen.
2. meer inzicht te krijgen in de achtergronden van de veranderingen die in de poter plaats vinden bij de fysiologische veroudering.

Twee rassen, waarvan bekend is dat één gauwer versleten is dan de andere, worden bij 4 en 12 °C bewaard. Met regelmatige tussenpozen worden monsters genomen die onderzocht worden op:

1. kiemgroei (onder geconditioneerde omstandigheden)
  2. gewasgroei (onder geconditioneerde omstandigheden)
  3. biochemische processen
  4. gewasgroei in het veld (2 tijdstippen) en knolproduktie (slechts 1 tijdstip)
- Daarnaast wordt volgens de methode Reust de incubatieperiode bepaald. De lengte van de incubatieperiode is een zekere maat voor de gevoeligheid voor onderzeeërvorming (versleten zijn).

Ook hier zullen enige voorlopige resultaten in de les worden besproken.

#### Aardappelen uit zaad

Vergelijken we de hoeveelheid zaad die er bij verschillende gewassen per oppervlakte eenheid nodig is, met de hoeveelheid poters die men poot en vergelijkt men daarbij ook de oppervlakte zaaizaad of pootaardappelen die men nodig heeft om een bepaalde oppervlakte te kunnen poten of zaaien, dan ziet men heel duidelijk hoe sterk het gewas aardappelen afwijkt van de andere gewassen (Tabel 1). Gebruikt men daarentegen aardappelen uit zaad, dan valt de vergelijking heel anders uit. (Hermsen, 1980). Voordelen van zaad t.o.v. poters zijn:

1. 2000 kg t.o.v. 150 g per ha. Dit is vooral van belang in gebieden met transportproblemen. Bovendien kan men met 2000 kg poters vele mensen voeden.
2. Zaad kan veel eenvoudiger worden bewaard, zeker bij lage en hoge temperaturen en vochtige omstandigheden.
3. Met zaad worden geen ziekten overgebracht, met uitzondering van PSTV en een paar virusziekten, die in de Andes voorkomen.
4. Voor eenzelfde oppervlakte aardappelen is een veel kleiner oppervlak voor zaadproduktie nodig dan voor de produktie van pootaardappelen.

De belangrijkste nadelen zijn:

1. Planten uit zaad hebben een langzame start en zijn minder groeikrachtig, waardoor het groeiseizoen zeker 1 - 2 maanden wordt verlengd, wat een aanzienlijk lagere opbrengst per oppervlakte- en tijdseenheid betekent.
2. Het gewas bestaat uit een mengsel van genotypen, wat betekent dat het gewas uit zaad minder uniform is dan een gewas uit knollen van hetzelfde ras.

Tabel 1. Vergelijking tussen verschillende gewassen in zaaizaad- en pootgoedhoeveelheden per ha en oppervlakte zaaizaad en pootgoed per oppervlakte geteelde gewassen.

Gewas	kg per ha	Oppervlakte zaaizaad of pootgoed t.o.v. totaal oppervlakte geteeld gewas
Aardappelen	2000	1 : 10
Tarwe	140	1 : 30
Mais	25	1 : 100/200
Suikerbieten	2	1 : 500/1000
Aardappelen uit zaad	0,15	1 : 1000??

Vooral het Internationaal Aardappel Instituut in Lima heeft de mogelijkheid van aardappelen uit zaad in bepaalde gebieden in de wereld sterk naar voren gehaald. Op verschillende plaatsen werkt men hieraan; ook in Wageningen is een werkgroep opgericht, waarin samenwerken IVP, PAGV, SVP en Zaadcontrole. Belangrijkste aspecten van onderzoek zijn genetisch onderzoek en veredeling, zaadproduktie en de teelt uit zaad.

Door genetisch- en veredelingsonderzoek zal men moeten komen tot zaad, waarvan de planten zo uniform mogelijk zijn en voldoende resistentie bezitten tegen virusziekten, Phytophthora, enz. Hierbij wordt ook gedacht aan apomixes (zaad dat ontstaat zonder bevruchting en dezelfde erfelijke aanleg heeft als de moederplant).

Aan zaadproduktie is nog weinig aandacht besteed, maar zal straks wel de nodige aandacht moeten krijgen. Al heeft men, zoals het nu lijkt, voor 1 ha slechts 150 g zaad nodig, dat betekent wel dat men 150 kg zaad moet produceren om 1000 ha aardappelen uit zaad te telen. Wat zijn de mogelijkheden om op grote schaal zaad te produceren? De meeste aandacht is tot nu toe geschonken aan de teelt van aardappelen uit zaad. Uit vele gegevens blijkt dat direct zaaien in het veld niet voldoet. De meest geschikte methode lijkt het uitzaaien in zaadbedden buiten of in zaadpannen in de kas te zijn. De plantjes worden daarna in het veld uitgepoot.

In verschillende tropische (boven 1000 m) en sub-tropische gebieden zijn wel opbrengsten verkregen die bijna  $\frac{3}{4}$  waren van de opbrengsten gehaald met gewassen uit poters. Het eerste jaar is men op het PAGV in Lelystad niet verder gekomen dan ruim  $\frac{1}{3}$  van de opbrengst verkregen met gewassen uit poters.

Het lijkt erop, dat de mogelijkheid van aardappelen uit zaad vooral ligt in de produktie van redelijk gezonde poters. De poters die men uit zaad teelt, na negatieve of positieve massa-selectie in het zaaisel te hebben toegepast,

kan men gebruiken voor de teelt van consumptie-aardappelen. Deze gewassen kunnen vrij uniform zijn (de meest afwijkende planten en knollen zijn reeds verwijderd) en de opbrengst kan gelijk zijn aan een "normaal" gewas. Op deze wijze kan men mogelijk zelf goedkoop poters produceren, als het zaad tegen een redelijke prijs te krijgen is en er geen sterke infectie met virussen optreedt.

In China tracht men in bepaalde provincies op deze wijze de teelt van aardappelen uit zaad dienstbaar te maken aan de aardappelteelt (Li and Shen, 1979). Het lijkt erop dat in gebieden waar men nu niet beschikt over goede poters van geschikte en geliefde rassen deze methode mogelijkheden zal kunnen hebben.

#### Snelle vermeerdering

Gedurende de laatste jaren kwam er steeds meer behoefte aan:

1. Pootgoed dat vrij is van bepaalde bacteriën en schimmelziekten (o.a. in Schotland).
2. Snelle vermeerdering van bepaalde rassen of klonen.
3. Een methode, die het aantal keren <sup>vermeerderen</sup> in het veld verminderd (minder kans op besmetting met virusziekten).

Daartoe is de methode van stekken ontwikkeld, wat spoedig gevolgd werd door vermeerdering in kweekbuizen.

Aan de snelle vermeerdering via stekken is wel onderzoek gedaan in ons land (Bus en Schepers, 1978), maar <sup>dit</sup> is in de praktijk niet aangeslagen. De vermeerdering in vitro of in kweekbuizen is daarentegen wel aangeslagen (Marinus en Bakker, 1981) en wordt op vrij grote schaal in de praktijk toegepast. Via de Stichting voor Snelle Vermeerdering Aardappelen kan me materiaal laten vermeerderen op het laboratorium te Slootdorp van de Keuringsdienst "Noordzeepolders" van de NAK. De bewortelde plantjes die men zelf knollen moet laten



vormen, bij voorkeur in een bladluisvrije omgeving (b.v. kaasdoekkas), kan men in het voorjaar betrekken. Het materiaal hiervan kan het volgend jaar een 3-jarige stam opleveren. De komende tijd zal moeten leren in hoeverre de nateelt van deze stammen beter en gezonder is dan de nateelt van de op normale wijze verkregen 3-jarige stammen. Vooral de kans op herinfecties speelt hierbij een grote rol.

#### Literatuur

Bus, C.B. en A. Schepers, 1978. Snelle vermeerdering van pootaardappelen.

Rapport PAGV, Lelystad

Li, C.H. and C.P. Shen, 1979. Production of marketable and seed potatoes from botanical seed in the People's Republic of China. In: Production of potatoes from true seed. Rep. Planning Conf. CIP, Manilla

Marinus, J. en D. Bakker, 1981. De vermeerdering van aardappelen in kweekbuizen: methodiek en resultaat. Verslag CABO, Wageningen

Hermsen, J.G. Th., 1980. Aardappelteelt uit zaad: problemen en perspectieven.

Zaadbelangen 67-72

31e HETEROSISCURSUS 1980-1981PRODUCTIE EN HERGROEI VAN EEN GRASGEWAS

B. Deinum

In deze bijdrage wordt de inhoud van de voordracht van L. Sibma over "De potentiële en actuele productie van gewassen" bekend verondersteld.

Gras produceert in principe niet veel anders dan de akkerbouwgewassen. Het enige onderscheid is, dat gras meermalen per jaar geoogst kan worden, zelfs meermalen per jaar geoogst moet worden wil men een redelijke productie en voederwaarde handhaven. Gras kan niet verbouwd worden als bijv. een gewas snijmais, dat aan het einde van het groeiseizoen geoogst en geconserveerd wordt. Het resultaat van een eenmalige oogst per jaar is in de praktijk een enkele maal te zien langs wegbermen en natuurterreinen, waarbij een product verkregen wordt dat in kwaliteit overeenkomt met ligstro voor vee.

Een belangrijk onderscheid met akkerbouwgewassen is ook dat gras niet elk jaar opnieuw wordt ingezaaid en zich bij een goede bedrijfsvoering gedurende een lange reeks van jaren als zode kan handhaven. Deze instandhouding geschiedt overwegend door zijspuitvorming (vegetatief) en in enkele gevallen soms ook door zaadproductie (generatief). De meeste grassen bloeien alleen in het voorjaar en zijn verder in het seizoen overwegend vegetatief.

Willen we de aspecten van productie en hergroei goed leren verstaan, dan is het nuttig te letten op de groeiwijze, de morfologie van de spruiten in de verschillende delen van het seizoen.

Morfologie van de grasspruit

De meeste van onze grassen hebben een periode met koude en korte dag nodig om te vernaliseren en daarna lange dag om te bloeien. In het vroege voorjaar bevindt het -gevernaliseerde- groeipunt met de knopenstapel zich nog in of vlak boven het grondoppervlak. De eerste groei/productie bestaat nog uit bladeren. Enerzijds zorgen deze voor een verbetering van de lichtonderschepping, anderzijds is de opbrengst ook in deze organen geconcentreerd. Vrij spoedig gaat de knopenstapel zich strekken onder invloed van daglengte en temperatuur.

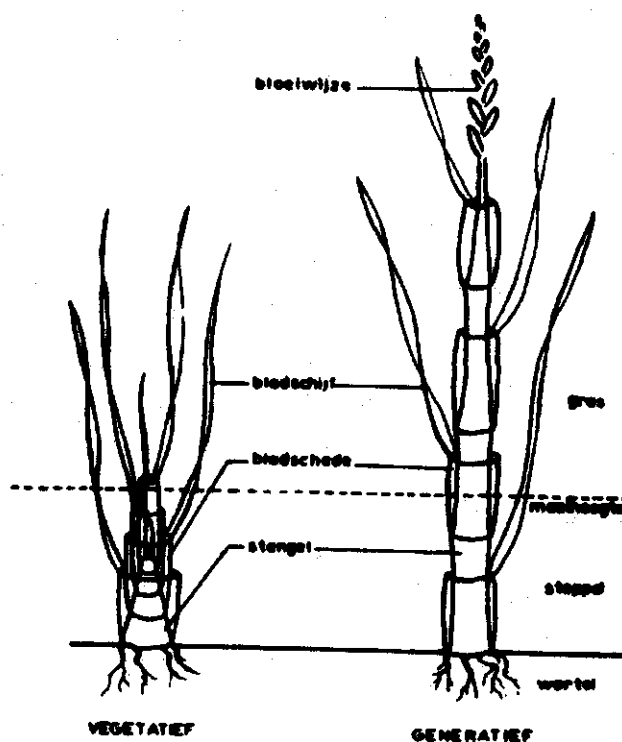


Fig. 1. Morfologische opbouw van een grasspruit in een vegetatief en een generatief stadium.

Bij sommige soorten en typen (bijv. *Alopecurus pratense*) gebeurt dit vroeg (april), bij andere heel laat (juni) en er zijn zelfs typen van Engels raai-gras, die zo'n lange dag behoeven dat ze in Nederland niet gaan bloeien.

Aanvankelijk treedt in het voorjaar nog een goede zijspruitvorming op, zoveel als nodig en mogelijk is om de beschikbare ruimte te vullen. Een aantal spruiten strekt zich (10-40%; granen tot 90%); de andere komen in de verdrukking, worden leeggezogen, en sterven af. Ook de zijspruitvorming stopt als gevolg van de apicale dominantie van de geschoten spruiten.

Na de strekking volgt de bloei, de zaadvorming en zaadvulling. Als in dit stadium wordt geoogst, dan zijn er nog maar weinig goede spruiten met een groeipunt in de stoppel overgebleven en moet er een nieuwe generatie spruiten gevormd worden. Deze spruiten zijn overwegend vegetatief, omdat ze geen koude winter met korte dag hebben gehad. Deze spruiten vormen geen stengel meer en het groeipunt blijft in of vlak boven het grondoppervlak. Ze maken alleen bladeren, die dan ook de opbrengst vormen van de volgende sneden. In de komende winter worden ze pas gevernaliseerd.

De laatste jaren is enige aandacht en zorg geschonken aan enkele afwijkende spruitvormen. Sommige vegetatieve spruiten vertonen toch stengelstrek-

king (internodiën verlenging) zonder dat een bloeiwijze ontstaat. Het optreden van deze verschijningsvorm lijkt gestimuleerd te worden door hoge temperatuur en een zeer ruime stikstofvoorziening. De gevolgen voor de hergroei na maaien zijn even desastreus als bij de generatief gestrekte spruiten zoals naderhand zal blijken.

### Productie

Het spruittype en het seizoen zijn van invloed op de omvang en de aard van de productie van een gesloten grasgewas. Een grasgewas is gesloten als niet meer dan 5 à 10% van de straling het grondoppervlak bereikt. Dit is het geval bij een LAI van ca 5; de opbrengst is dan ongeveer 1500 kg drogestof/ha boven de stoppel.

Alberda et al (1977) hebben gegevens verzameld over de fotosynthese en de productie van jonge, gesloten, goedfunctionerende grasgewassen (Fig. 2).

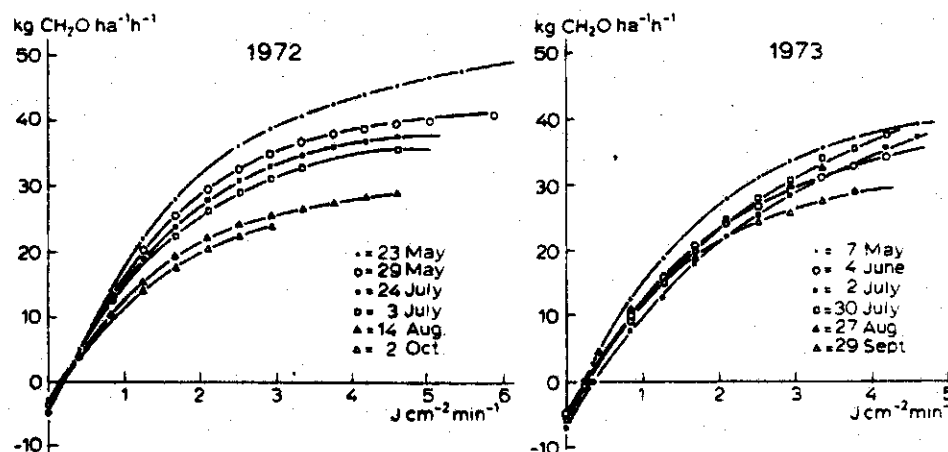


Fig. 2. Fotosynthese - lichtcurven van een jong gewas van Engels raaigras in verschillende delen van het groeiseizoen.

Zo blijkt de fotosynthese het grootst te zijn in het voorjaar als de spruiten generatief zijn. In latere sneden lijkt deze fotosynthese steeds lager te worden en af te dalen tot een zeer laag niveau in de herfst. In ouder gras dus bij opbrengsten boven 3 à 4 ton/ha, is de fotosynthese lager, vooral als het gewas in vegetatieve toestand verkeert (Fig. 3). Dit heeft iets te maken met de ouderdom van de bladeren, maar wellicht veel meer met het bladnummer. Een vegetatieve grasspruit heeft nooit meer dan 3 à 4 levende bladeren, elke week wordt er een gevormd en elke week sterft er een af. En er zijn aanwijzingen, dat bijv. het 8e blad een geringere fotosynthese capaciteit heeft dan het eerste en tweede blad. Het voert te ver om hier nu dieper op in te gaan.

Deze resultaten met gesloten bladerdekken zijn verkregen bij een goede voorziening van water en mineralen en in gezonde toestand.

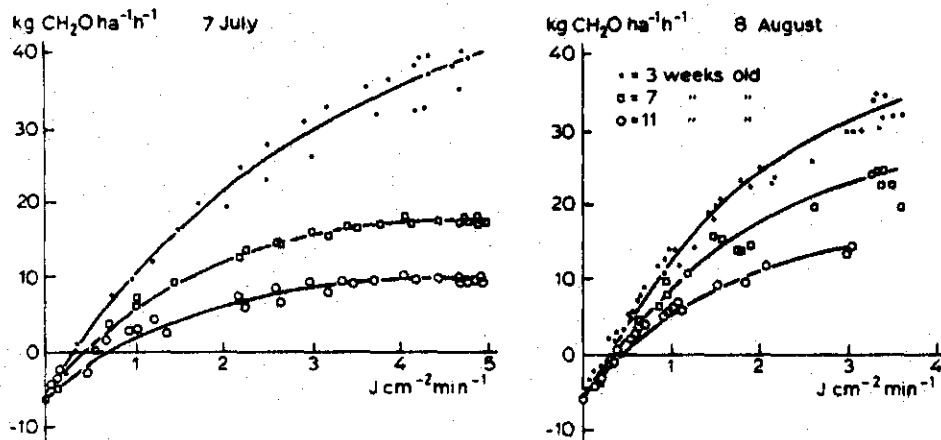


Fig. 3. Invloed van ouderdom van het gewas op de fotosynthese-lichtcurve van het gras.

Naarmate minder is voldaan aan deze voorwaarden zal de fotosynthese en productie lager zijn.

Fotosynthese is het basisproces voor plantaardige productie (Spiertz, Sibma). Van deze basisproducten gaat een deel naar wortel en stoppel, de rest blijft boven het maaiveld en kan geoogst worden. De stralingshoeveelheid wisselt van dag tot dag en daarmee de fotosynthese. Toch lijken de aanspraken voor onderhoud en stoppel en wortelgroei vrij constant. Dat betekent dat op sombere dagen de productiviteit duidelijk beneden de gemiddelde productiecijfers van Sibma ligt en soms zelfs negatief kan zijn. Daarentegen zal op heldere dagen de productiviteit aanzienlijk hoger zijn dan de door Sibma getoonde gemiddelde cijfers.

### Hergroei

Gras wordt meermalen per jaar geoogst, met een maaimachine of door vee. Het aanwezige bladapparaat wordt dan verwijderd, en het gras moet dan gaan hergroeien vanuit de achtergebleven stoppel. Dat is een uitermate kritisch proces.

Een patroon van de productiviteit tijdens de hergroei gedurende het groeiseizoen is vermeld in Figuur 4 (ontleend aan Jagtenberg, 1961). Het vertoont een goede productie in het voorjaar, daarna een dal (dat we aanduiden met midzomerdepressie), vervolgens weer enige verbetering in juli-augustus en tenslotte een daling tot productie-stilstand in de late herfst. Dit beeld laat zich redelijk verklaren uit de hierna te behandelen factoren die van belang zijn voor de hergroei.

Voor het hergroei proces is het nodig, dat er na het oogsten nog groeipunten

zijn waaruit nieuwe bladeren kunnen worden gevormd. Tevens moeten er reserves aan suikers en eiwitten in stoppel en wortel aanwezig zijn om deze groeipunten in het begin te voeden. (Het bladapparaat dat via de fotosynthese

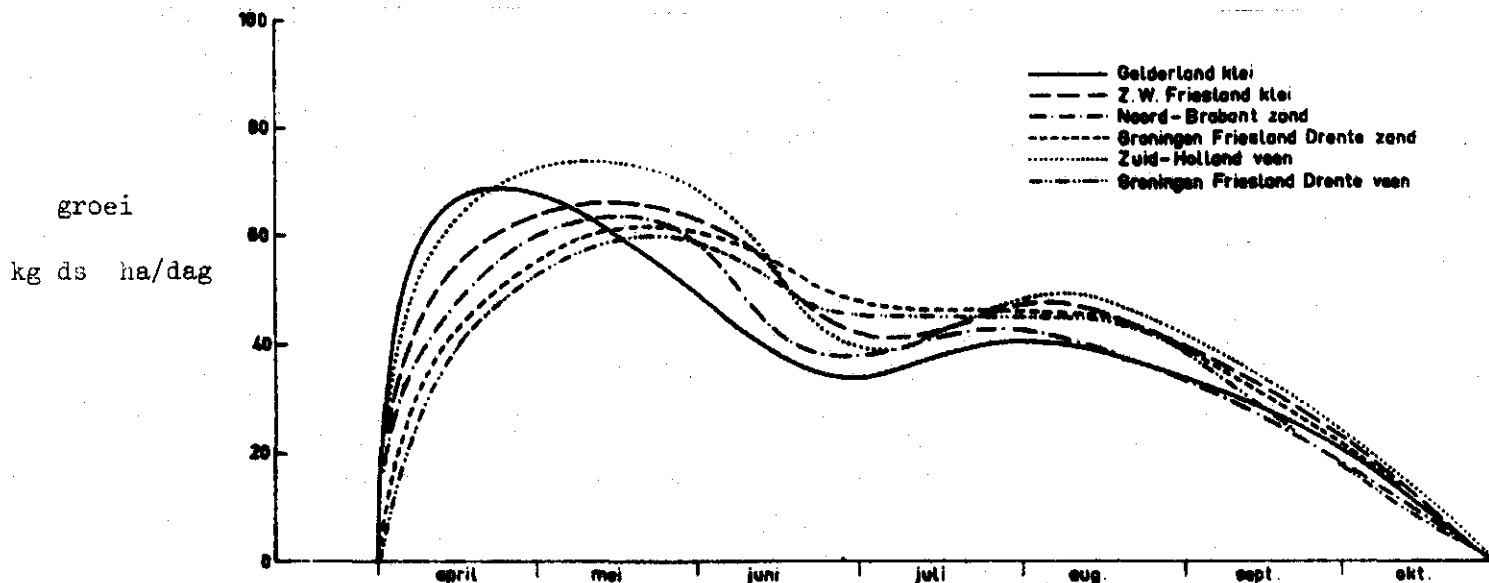


Fig. 4. Groeiverloop van drogestof gemiddeld over 13 jaar in verschillende gebieden van Nederland.

normaal deze groeipunten voedt is immers geheel of grotendeels verwijderd). Naarmate er minder groen blad achterblijft wordt het belang van de reserves groter. In gazons spelen deze reserves een ondergeschikte rol, na een zware snede evenwel een zeer grote rol. Deze reserves zijn ook van betekenis bij het overwinteren.

Uit de genoemde 3 kenmerken, groeipunten, reserves en hoeveelheid resterend blad, zal het duidelijk zijn, dat de zwaarte van de oogst van grote invloed <sup>is</sup> op de hergroei. Na een zware snede is er weinig groen blad in de stoppel, zijn de reserves klein en is het aantal levende groeipunten sterk teruggelopen. De hergroei komt dan ook veel trager op gang, dan wanneer een lichte snede is geogst (fig.5).

Een uitzonderlijke situatie doet zich voor als een generatief gewas wordt geogst. Een groot deel van de groeipunten is dan geschoten en door de apicale dominantie zijn nog meer spruiten afgestorven. Er zijn dan nog slechts weinig actieve groeipunten over. Wel zijn er nog enkele slapende knoppen, die tot leven gewekt kunnen worden. Maar dan ontbreekt het aan de reserves om die goed te voeden. De hergroei komt dan ook zeer traag op gang. Dat is in de praktijk soms ook duidelijk zichtbaar als na de oogst van een zware hooisnede of kuilsnede begin juni, de percelen er soms enkele weken lang bruin bij liggen.

Dit verschijnsel van traag op gang komen van de hergroei wordt gekarakteris-

seerd als de midzomerdepressie. Vroeger was deze depressie zeer heftig en werd ze toegeschreven aan droogte en hoge temperatuur. Daarnaast speelde de

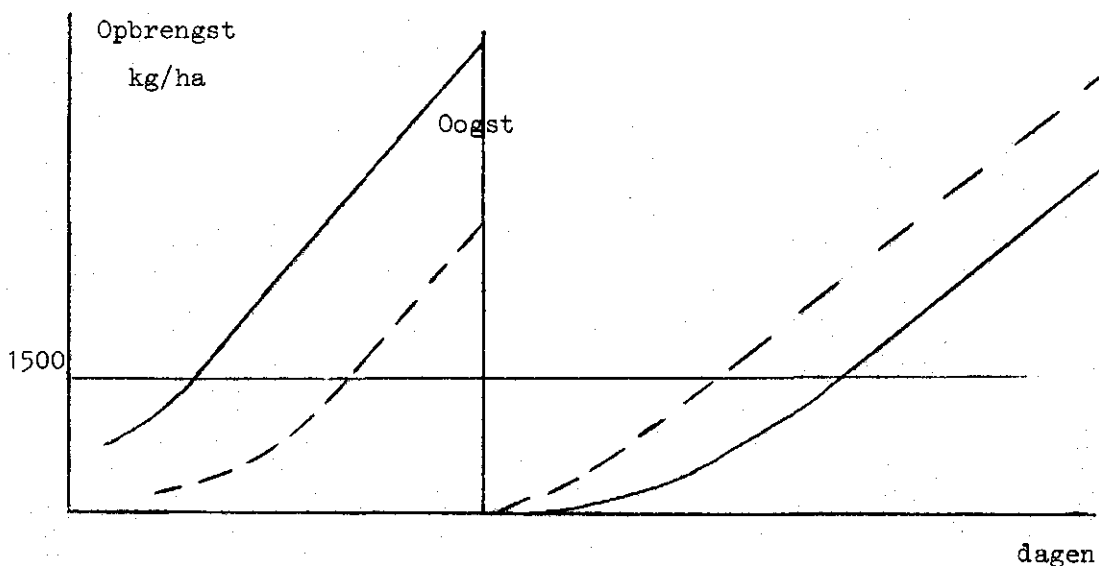


Fig. 5 Hergroeisnelheid van gras na een lichte en na een zware snede.

mineralen-voorziening en de botanische samenstelling een rol. Thans is duidelijk, dat de depressie het gevolg is van het fysiologisch gedrag van de spruiten, stengelstrekking, apicale dominantie en reservestofhuishouding. Ook nu nog kunnen we hinder ondervinden van deze depressie ondanks de betere grassoorten en rassen en de betere verzorgingstoestand.

Wordt in een vroeg stadium van stengelstrekking gemaaid of beweid, op een moment dat de groeipunten juist oogstbaar zijn, dan is er van de midzomerdepressie nauwelijks iets te bespeuren omdat de apicale dominantie en concurrentie hun desastreuze werk nog niet zo sterk hebben verricht.

Algemeen lijkt na beweiden de hergroei wat vlotter op gang te komen dan na maaien, vrijwel zeker doordat er bij beweiding meer groen, actief blad achterblijft. De voeding van de groeipunten ten behoeve van een snelle bladvorming is dan beter.

De beschreven verschijnselen treden het heftigst op als alle grassoorten en -genotypen tegelijk zouden schieten en bloeien. Door soorten en rassenkeuze kan spreiding in doorschieten en bloeidatum worden verkregen en daarmee in het aantal resterende groeipunten en de mate waarin de midzomerdepressie optreedt.

Is na verloop van tijd het gewas uiteindelijk weer gesloten geraakt, dan functioneert het weer als een gewoon gesloten gewas.

#### Enkele toepassingen

Na deze tamelijk fundamentele behandeling van de grasgroei is het nuttig

een enkel voorbeeld te vermelden.

#### Jaaropbrengsten

Alberda (1968) heeft onder geoptimaliseerde groeiomstandigheden jaaropbrengsten verkregen van ca 20 ton ds/ha in een viertal sneden. Deze zware sneden leidden tot een zeer open zode met weinig persistentie d.w.z. de zode was spoedig versleten en een spoedige herinzaai was nodig. De voederwaarde van het geoogste product was zeer gering, waardoor de dierlijke productie te wensen over laat.

In de praktijk worden jaaropbrengsten van 10-15 ton ds/ha verkregen. Daarbij worden de hogere opbrengsten meestal verkregen bij enkele keren maaien en de lagere meestal bij veelvuldig weiden (tot 6 maal per seizoen). Beweiden gebeurt bij voorkeur bij opbrengsten van 1700 tot 2000 kg drogestof/ha, dus spoedig nadat het gewas gesloten is; maaien voor hooi of silage gebeurt meestal bij 3000 tot 4000 kg drogestof/ha. De lagere jaaropbrengsten bij steeds beweiden (maar met goede voederwaarde), zijn waarschijnlijk het gevolg van de korte periodes met volledige lichtonderschepping ondanks de wat snellere hergroei.

#### Maaien - weiden

Bedrijfssystemen met percelen die uitsluitend beweid worden naast percelen die uitsluitend gemaaid worden, worden momenteel nauwelijks gevonden in Nederland. Wel worden allerhande mengvormen gevonden, waarbij binnen het groeiseizoen beweiden en maaien worden afgewisseld.

Dat heeft het voordeel dat na beweiden de versmadede grasrest -geilbossen e.d.- in een volgende maaisnede worden geoogst en geconserveerd, waarna de hergroei weer uit smakelijk gras kan bestaan, dat graag wordt gegeten. Anderzijds heeft een goed uitgevoerde beweiding, ook na maaien, een gunstige invloed op de spruitvorming en persistentie van de graszode.

#### Omweiden - standweiden

Omweiden heeft in Nederland na de oorlog algemeen ingang gevonden. Daarbij is het bedrijf verdeeld in ca 10 percelen, die om beurten gemaaid worden of in korte tijd (3-4 dagen) afgeweid. Na elke beweiding en na maaien wordt stikstof gestrooid en begint een hergroei-periode (rustperiode in de volksmond) van ca 3 tot 4 weken.

Het is een sterke verbetering ten opzichte van de vroegere standweide, waarbij het vee een groot deel van het jaar of zelfs het hele jaar op hetzelfde perceel verbleef en waarbij nauwelijks bemest werd. De moderne standweide (met goede grassen, en voldoende bemesting) blijkt echter in dierlijke opbrengst gelijkwaardig te zijn aan die van een goed omweidingssysteem, zoals nu 3 jaar



achtereen is gebleken op het proefbedrijf van de hogeschool te Swifterbant. Dit veronderstelt ook een gelijkwaardige grasproductie.

Bij standweide mag men aannemen dat er per dag gemiddeld evenveel gras wordt gegeten als geproduceerd. Dit is mogelijk doordat permanent een groen bladerdek wordt gehandhaafd, dat weliswaar niet alle straling onderschept, maar evenmin perioden kent van geringe productie als gevolg van geringe LAI zoals na maaien of scherp afweiden optreedt. Aan beide systemen hebben wij fotosynthese metingen verricht, en somming van de resultaten lijkt inderdaad te wijzen op vergelijkbare productie van beide systemen (Fig. 6.).

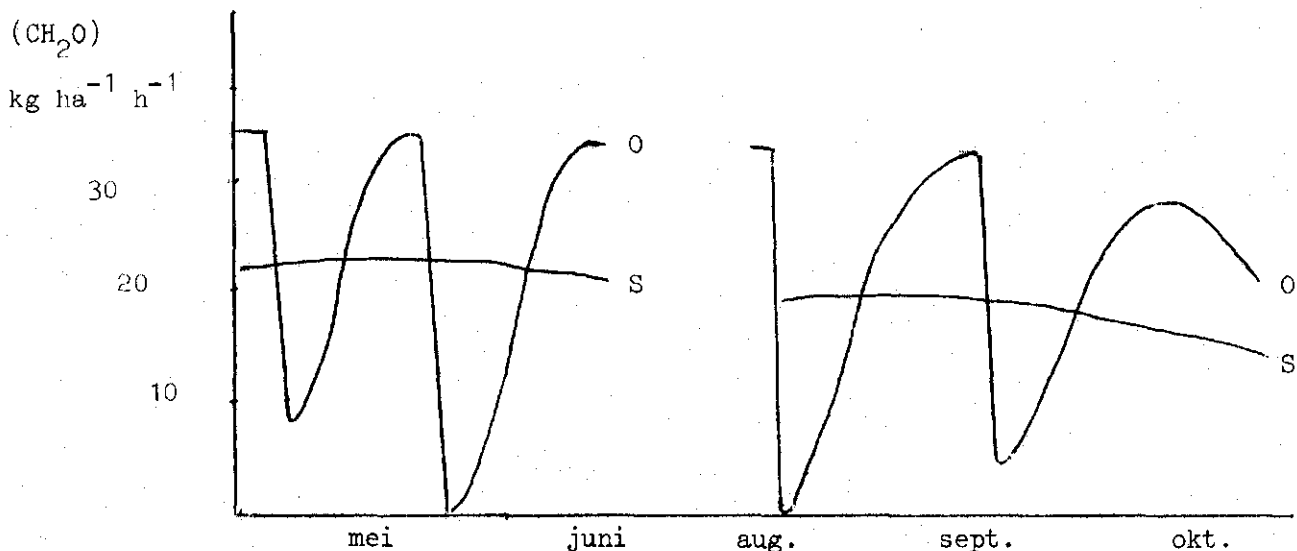


Fig. 6. Verloop van de fotosynthese-snelheid van gras bij omweiden en standweiden gedurende het groeiseizoen van 1979 bij een straling van  $250 \text{ Watt/m}^2$  (= ca 75% van vol zonlicht in juni rond 12 uur).

Via nader onderzoek hopen we nog meer informatie te verzamelen om van daaruit aan te geven hoe beweiding geoptimaliseerd kan worden.

Literatuur

Alberda, Th.

Dry-matter production and light interception of crop surfaces. IV Maximum herbage production as compared with predicted values.

Neth. J. agric. Sci. 16 (1968) pp. 144-153.

Alberda, Th.

Crop photosynthesis: methods and compilation of data obtained with a mobile field equipment.

Agric. Res. Rep. 865 Pudoc Wageningen 45 pp. 1977.

Jagtenberg, W.D.

Vijftien jaar bruto-opbrengstbepaling van grasland.

Verslagen van het CI 203 onderzoek 1943-1958.

Meded. P.A.W. 57, 1961.

31 e Heterosiscursus 1980/1981

STIKSTOF ALS PRODUKTIEFACTOR VOOR GRASLAND

H.G. van der Meer, CABO, Wageningen.

Inleiding

Bij de produktie van gras wordt gestreefd naar een hoge opbrengst van jong bladrijk materiaal. Stikstof is daarbij ongetwijfeld de belangrijkste manipuleerbare produktiefactor. De Wit en medewerkers (1963) geven voor vegetatief Engels raaigras een kritisch organische-stikstofgehalte aan van  $35 \text{ g. kg}^{-1}$  drogestof. Daaronder wordt de grasgroei dus door stikstoftekort beperkt; daarboven zijn andere produktiefactoren limiterend. Voor een hoge grasopbrengst is dus veel stikstof nodig.

Veel onderzoek is gedaan naar de invloed van stikstof op opbrengst en kwaliteit van gras. Een goed overzicht van de huidige inzichten is gegeven in het in 1980 te Wageningen gehouden EGF-symposium "The role of nitrogen in intensive grassland production" (Prins en Arnold, 1980).

In deze bijdrage aan de Heterosiscursus zal aandacht besteed worden aan de invloed van stikstof op de fysiologie en morfologie van de grasplant, aan de invloed van stikstof op de bruto grasopbrengst en aan de benutting van stikstof op weidebedrijven.

De invloed van stikstof op de fysiologie en morfologie van de grasplant

Betrekkelijk weinig is bekend over hoe het effect van stikstof op de grasgroei tot stand komt of, met andere woorden, hoe stikstof de fysiologie en morfologie van het grasgewas beïnvloedt. Powell en Ryle (1978) vergeleken met behulp van met  $^{14}\text{C}$  gemerkte  $\text{CO}_2$  de assimilatenverdeling in *Lolium temulentum* planten die weinig of veel stikstof kregen. Bij planten met veel stikstof ging een veel groter deel van de in het 4<sup>e</sup>, 5<sup>e</sup> en 6<sup>e</sup> blad geproduceerde assimilaten naar zich ontwikkelende zijspruiten. Dit ging vooral ten koste van het assimilatentransport naar het wortelstelsel. Als gevolg hiervan hadden de planten die veel stikstof kregen, een groter aantal spruiten en een 2 tot 3 maal grotere spruit/wortel-verhouding. Deze effecten van stikstofbemesting worden vrij algemeen gevonden (Whitehead, 1970; Ryle, 1970).

Robson en medewerkers (Robson en Parsons, 1978; Robson en Deacon, 1978) gaven aan in potten (voorzien van een opzetstuk van aluminiumfolie) groeiende Engels-raaigraszoden 2 sterk verschillende stikstofgiften nadat

een LAI van 5 was bereikt. Zoden met een ruim stikstofaanbod investeerden daarna meer in het assimilatieapparaat (33 % meer spruiten, iets meer bladeren per spruit en 33 % grotere bladeren) en minder in de wortels dan de stikstofarme zoden. Stikstofrijk blad had bovendien bij lichtverzadiging een ongeveer 50 % hogere fotosynthese per eenheid bladoppervlak dan stikstofarm blad. Hierdoor hadden de zoden met veel stikstof een grotere bruto fotosynthese dan de zoden met weinig stikstof. Ze hadden echter ook een grotere ademhaling, waardoor de totale drogestofproductie (spruit + wortel) aan het eind van de proef slechts 15 % hoger was. Door de verschillende spruit/wortel-verhouding was het verschil in "oogstbaar produkt" tussen de 2 stikstofniveaus echter veel groter.

Ook in enkele recente publikaties (Powell en Ryle, 1978; Bolton en Brown, 1980) wordt een positief effect van stikstof op de fotosynthesecapaciteit van grasblad vermeld. Laatstgenoemde auteurs vonden een positief verband tussen het organische-stikstofgehalte en de netto fotosynthese van het jongste volgroeide blad van rietzwenkgras en guineagrass (*Panicum maximum*). Dit effect was lineair over het gehele onderzochte traject (1 - 5 % organische stikstof in de drogestof) en veel sterker in guineagrass ( $C_4$ -plant) dan in rietzwenkgrass ( $C_3$ -plant). Volgens deze auteurs is de toename van de netto fotosynthese vooral het gevolg van het hogere gehalte aan bij de  $CO_2$ -assimilatie betrokken eiwitten en mogelijk ook van de grotere "sink"-capaciteit van planten met ruime stikstofvoorziening. In dit verband kan ook genoemd worden dat door stikstofbemesting doorgaans het gehalte aan oplosbare koolhydraten in gras wordt verlaagd.

#### De invloed van stikstof op de bruto grasopbrengst

In ons land en daarbuiten zijn veel stikstofbemestingsproeven op grasland uitgevoerd. De uitkomsten daarvan verschillen soms sterk, zoals blijkt uit de aan Wieringa et al. (1980) ontleende Fig. 1, waarin de resultaten van een aantal proeven zijn weergegeven. De figuur toont grote verschillen in opbrengst op de onbemeste objecten, in stikstofeffect (helling van de lijnen) en in stikstofgift waarbij de maximale opbrengst wordt bereikt. Voor verklaring daarvan kan gedacht worden aan de invloed van bodemvruchtbaarheid, weer, maaieregime en dergelijke. Deze figuur geeft echter geen informatie over de oorzaken van de verschillen.

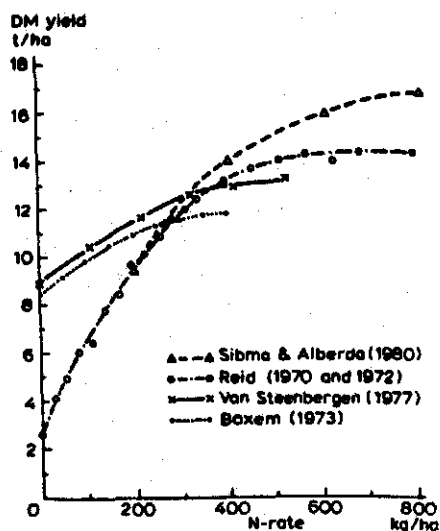


Fig. 1. Invloed van de jaarlijkse stikstofgift op de drogestofopbrengst van grasland onder verschillende omstandigheden.

Verklaring van de referenties:

- Sibma and Alberda: jong Engels raaigras in de Flevopolder.
- Reid: jong Engels raaigras op bouwlandgrond in Schotland.
- Van Steenberg: blijvend grasland op 8 grondsoorten gedurende 10 jaar (PAW 970).
- Boxem: blijvend grasland op 3 grondsoorten gedurende 8 jaar (hoofdzakelijk weiden).

Voor analyse van resultaten van stikstofbemestingsproeven is door De Wit een methode ontwikkeld (zie: Frankena en De Wit, 1958), waarbij in één grafiek worden uitgezet: de stikstofopbrengst in het gewas tegen de stikstofgift (kwadrant IV); de drogestofopbrengst tegen de stikstofopbrengst (kwadrant I) en de drogestofopbrengst tegen de stikstofgift (kwadrant II). Stikstofopbrengst wordt hierbij doorgaans gelijk gesteld aan stikstofopname. Een voorbeeld van een dergelijke grafiek is gegeven in Fig. 2, waarin resultaten van in 1979 uitgevoerde stikstofbemestingsproeven op jonge zeeklei in Zuidelijk Flevoland en 2 ooivaaggronden (stroomruggronden) in de Gelderse Achterhoek worden vergeleken. De resultaten van de ooivaaggronden zijn gemiddeld. De proef in Zuidelijk Flevoland lag op in 1978 ingezaaid Engels raaigras; die in de Gelderse Achterhoek op goed blijvend grasland. In deze proeven zijn tevens bij het begin van de grasgroei in het voorjaar en na de laatste snede (begin november) bepalingen van N-mineraal uitgevoerd. In alle proeven zijn 6 sneden geoogst, met uitzondering van de 0 N-objecten op de ooivaaggronden, die 5 maal werden gemaaid.

Uit kwadrant IV blijkt dat zonder kunstmeststikstof de stikstofopbrengst op het blijvend grasland (ooivaaggrond) groter is dan op het in 1978 ingezaaide Engels raaigras, nl. resp. 246 en 130 kg ha<sup>-1</sup> jaar<sup>-1</sup>. Dit verschil kan voor een deel zijn veroorzaakt doordat in het voorjaar de ooivaaggrond een grotere voorraad N-mineraal had nl. 198 kg ha<sup>-1</sup> tegen 111 kg ha<sup>-1</sup> op de jonge zeeklei (daar deze proeven in 1979 werden aangelegd, is dit de beginvoorraad voor alle objecten op het betreffende proefveld).

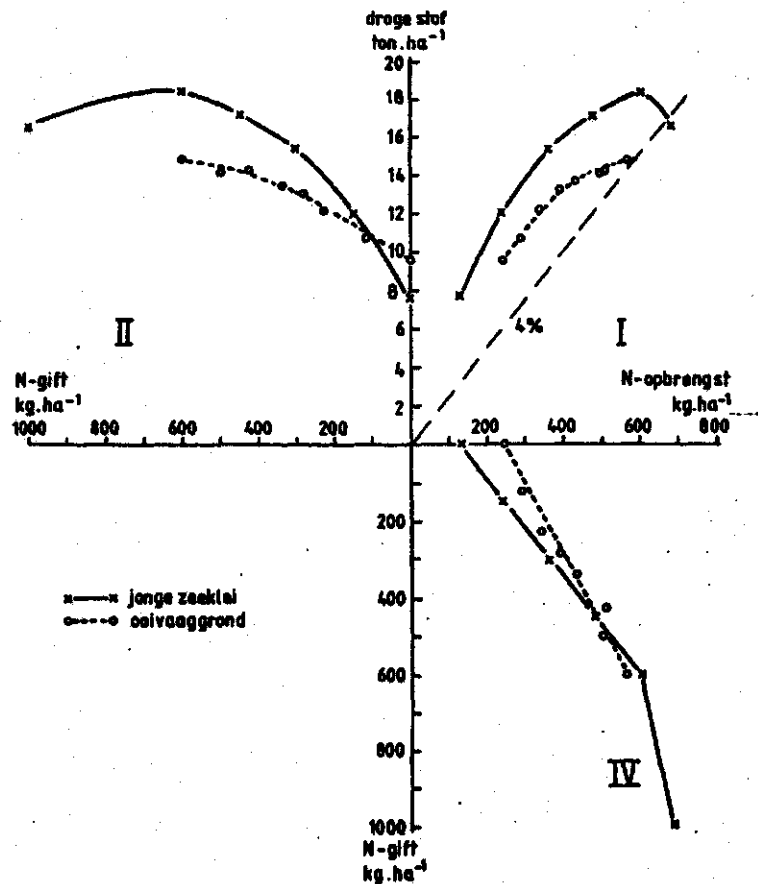


Fig. 2. Invloed van de jaarlijkse stikstofgift op stikstofopbrengst en drogestofproductie van Engels raaigras op jonge zeeklei in Zuidelijk Flevoland en blijvend grasland op ooivaaggrond in de Gelderse Achterhoek. Jaar: 1979; gegevens: CABO.

Na de laatste snede was er op de onbemeste objecten op de ooivaaggrond nog 36 en op de jonge zeeklei nog 7 kg N-mineraal per hectare aanwezig.

Bij een stikstofgift van  $600 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jaar}^{-1}$  is de stikstofopbrengst in het gewas  $567 \text{ kg ha}^{-1}$  op de ooivaaggrond en  $606 \text{ kg ha}^{-1}$  op de jonge zeeklei. Van de aangewende stikstof blijkt in de proef op de ooivaaggrond een kleiner deel in het gewas te worden geoogst dan op de jonge zeeklei, nl. resp. 54 en 79 % (de "N-recovery" of "apparent N-recovery" is dus resp. 54 en 79 %; ga na hoe die wordt berekend !). Het is niet bekend waardoor dit verschil wordt veroorzaakt. Na de laatste snede is er op de 600 N-objecten op de ooivaaggrond nog 144 kg N-mineraal per hectare in de grond aanwezig en slechts  $27 \text{ kg ha}^{-1}$  bij dezelfde stikstofgift op de jonge zeeklei. Het verschil in "N-recovery" lijkt dus niet veroorzaakt te zijn door grotere stikstofverliezen op de ooivaaggrond gedurende het groei-

seizoen. Ga dit na!

Uit kwadrant I van Fig. 2 blijkt dat op de jonge zeelei het gewas meer produceert per kg opgenomen stikstof. Dit duidt waarschijnlijk op betere groeiomstandigheden, doch het is niet bekend om welke factoren het hier gaat.

Het geringere effect van stikstof op de grasopbrengst op de ooivaaggrond (kwadrant II) wordt dus veroorzaakt door geringere opname door het gewas van de gegeven stikstof en minder efficiënte benutting van de opgenomen stikstof. Meer onderzoek naar de factoren die hierbij van invloed zijn is noodzakelijk.

Opmerkelijk is de afname van de drogestofopbrengst bij de hoogste stikstofgift op de jonge zeelei. Op de betreffende veldjes bleek de zodekwaliteit reeds in 1979 duidelijk achteruit te gaan. In 1980 was dit ook het geval op de veldjes die voor het tweede jaar  $600 \text{ kg N ha}^{-1}$  kregen. Bij enkele tellingen bleek het aantal spruiten per  $\text{dm}^2$  hier ongeveer 25 % lager te zijn dan op de 150 en 300 N-objecten, die het hoogste aantal spruiten hadden. Dit verschil leek vooral veroorzaakt te worden door het afsterven van planten op het 600 N-object. De eerste uitkomsten van wortelonderzoek op dit proefveld duiden erop dat de hoeveelheid wortels op de veldjes die voor het tweede jaar met  $600 \text{ kg N ha}^{-1}$  werden bemest, minder dan de helft is van de hoeveelheid die op de 150 en 300 N-objecten aanwezig is. Het is niet duidelijk of het afsterven van planten, dat vooral na het maaien plaatsvindt, wordt veroorzaakt door een te klein wortelstelsel of door een te geringe hoeveelheid reservestoffen in stoppel en wortel (Ennik et al., 1980). Mogelijk spelen beide factoren een rol. Door stikstofbemesting wordt dus de spruit/wortel-verhouding van gras verhoogd en het gehalte aan oplosbare koolhydraten verlaagd (pagina's 1 en 2). Op korte termijn wordt de opbrengst hierdoor verhoogd; op langere termijn kan er onvoldoende persistentie door veroorzaakt worden, wat opbrengstverlagend werkt. Dit zal vooral tot uiting komen onder minder gunstige omstandigheden zoals droogte, vorst en een ongunstig maairegime. Leafe (1978) wijst in dit verband op het belang van een strategische assimilatenbenutting door meerjarige gewassen, die zowel op hoge produktie als op het voortbestaan van het gewas is gericht. Hij veronderstelt dat die door veredeling is aan te passen aan uiteenlopende omstandigheden. Het blijkt inderdaad mogelijk Engels-raaigrasrassen te selecteren die persistenter zijn bij hoge stikstofgiften (Ennik et al., 1980).

De benutting van stikstof op weidebedrijven

In Nederland wordt jaarlijks gemiddeld ongeveer 250 kg kunstmeststikstof per hectare grasland gegeven. Op intensieve bedrijven is de gift aanzienlijk hoger. Behalve de kunstmeststikstof komt ook een aanzienlijke hoeveelheid stikstof door aankoop van krachtvoer op de bedrijven. Slechts een betrekkelijk klein deel van de aangevoerde stikstof wordt in de producten melk en vlees afgevoerd. Dit blijkt uit Tabel 1, waarin een vergelijking is gegeven van de stikstofaanvoer en de stikstofafvoer in melk en vlees op de stikstofproefbedrijven en het bedrijf van Cuperus in Friesland, waar geen kunstmeststikstof wordt aangewend. De cijfers hebben betrekking op het jaar 1975-1976 en zijn berekend uit gegevens van Van Burg (1977), Cleveringa (1978) en Ennik (niet gepubliceerd).

	stikstofproef- bedrijven		bedrijf Cuperus
<u>stikstofaanvoer: kg N ha<sup>-1</sup> jaar<sup>-1</sup></u>			
kunstmest	404		-
biologische stikstofbinding	-		65 <sup>1)</sup>
regen	15		15
krachtvoer (2,75 % N) <sup>2)</sup>	97		17
	Totaal		97
<u>stikstofafvoer: kg N ha<sup>-1</sup> jaar<sup>-1</sup></u>			
melk, 13120 kg à 0,53 % N	70	5867 kg	31
levend gewicht, 374 kg à 2,6 % N <sup>3)</sup>	10	243 kg	6
	Totaal		37
verschil: kg N ha <sup>-1</sup> jaar <sup>-1</sup>	436		60

Tabel 1. Stikstofaanvoer en stikstofafvoer op de stikstofproefbedrijven en het bedrijf van Cuperus in 1975-1976.

- 1) geschat op grond van het klavergehalte en de graslandopbrengst.
- 2) gemiddeld stikstofgehalte van rundveekrachtvoer in Nederland.
- 3) produktie levend gewicht geschat op grond van aanwezige veestapel.

Uit de tabel blijkt duidelijk de produktieverhoging ten gevolge van de intensivering. Van de extra ingebrachte stikstof wordt echter slechts 10 % omgezet in en verkocht als dierlijk eiwit. Deze geringe benutting lijkt vooral veroorzaakt te worden door de volgende factoren:



- Het hoge bemestingsniveau. In het algemeen neemt het stikstofeffect (extra drogestof-productie per extra eenheid aangewende stikstof) af naarmate de stikstofgift hoger is (Fig. 1). In een groot aantal stikstofbemestingsproeven op blijvend grasland (Van Steenberg, 1977), was bij jaarlijkse stikstofgiften tussen 300 en 400 kg ha<sup>-1</sup>, het gemiddelde stikstofeffect slechts 2 kg drogestof per extra kg stikstof. Tussen de grondsoorten waren er in dit opzicht geen duidelijke verschillen en van de 10 jaren, waarin dit onderzoek werd uitgevoerd, was slechts 1 jaar (1967) duidelijk gunstiger.
- De geringe opname door het gewas van de toegediende stikstof (Fig. 2). In stikstofbemestingsproeven op grasland wordt gemiddeld 50 tot 60 % van de gegeven stikstof in het gewas geoogst (Dowdell et al., 1980). Weinig is bekend over de oorzaak van de vaak grote verschillen die hierbij gevonden worden.
- De luxe consumptie van stikstof door het vee. Door toename van de stikstofbemesting is in Nederland het stikstofgehalte van het gras gestegen tot waarden die in het algemeen hoger zijn dan nodig is voor productief melkvee (Kemp et al., 1979; Wieringa et al., 1980). De stikstofgehalten van gras op de stikstofproefbedrijven (Keuning, 1974 en 1980) blijken echter nog aanzienlijk hoger te zijn dan de in bovengenoemde publikaties gebruikte waarden, die ontleend werden aan de proefveldenserie PAW 970.
- De geringe benutting van de door het vee in mest en urine uitgescheiden stikstof. Als oorzaken hiervan kunnen worden genoemd de ongelijke verdeling over het perceel (mest en urine) en het bedrijf (drijfmest), het oppervlakkig uitbrengen van drijfmest en het uitbrengen van drijfmest buiten het groeiseizoen.

Het is onvoldoende bekend wat er op weidebedrijven gebeurt met de stikstof die niet in melk en vlees wordt afgevoerd. Een deel daarvan kan (tijdelijk) in de grond worden vastgelegd, doch aangenomen moet worden dat er vooral op intensieve bedrijven aanzienlijke stikstofverliezen plaats vinden (uitspoeling, denitrificatie, ammoniak-vervluchtiging). Nadelige effecten daarvan op het milieu komen steeds meer in de belangstelling. Bovendien vergt de produktie van kunstmeststikstof betrekkelijk veel, steeds duurder wordende, fossiele energie. Door beide factoren zal de noodzaak tot een efficiënter gebruik van stikstof toenemen. Hier ligt in de komende jaren een duidelijke taak voor het onderzoek.

Literatuur

- Bolton, J.K. & R.H. Brown, 1980. Photosynthesis of grass species differing in carbon dioxide fixation pathways. *Plant Physiol.* 66: 97-100.
- Burg, P.F.J. van, 1977. Nitrogen fertilization of grassland. Proceedings International Meeting on Animal Production from Temperate Grassland (Ed.: B. Gilsenan), Dublin, 104-108.
- Cleveringa, C.J., 1978. De bedrijfseconomische uitkomsten van het "alternatieve" melkveehouderijbedrijf van de familie M. en T. Cuperus te Boksum (1974/75 t/m 1976/77). Landbouw-Economisch Instituut, Mededeling no. 195.
- Dowdell, R.J., J. Morrison & A.E.M. Hood, 1980. The fate of fertilizer nitrogen applied to grassland: uptake by plants, immobilisation into soil organic matter and losses by leaching and denitrification. In: Prins, W.H. & G.H. Arnold (Eds.): The role of nitrogen in intensive grassland production. Proc. int. Symp. Eur. Grassland Fed., PUDOC, Wageningen, 129-136.
- Ennik, G.C., M. Gillet & L. Sibma, 1980. Effect of high nitrogen supply on sward deterioration and root mass. In: Prins, W.H. & G.H. Arnold (Eds.): The role of nitrogen in intensive grassland production. Proc. int. Symp. Eur. Grassland Fed., PUDOC, Wageningen, 67-76.
- Frankena, H.J. & C.T. de Wit, 1958. Stikstofbemesting, stikstofopname en grasgroei in het voorjaar. *Landbouwkundig Tijdschrift* 70: 465-472.
- Kemp, A., O.J. Hemkes & T. van Steenberg, 1979. The crude protein production of grassland and the utilization by milking cows. *Neth. J. agric. Sci.* 27: 36-47.
- Keuning, J.A., 1974. De voederwaarde en de minerale samenstelling van weidegras op de stikstofproefbedrijven in de jaren 1962-1971. *Stikstof* 76: 87-101.
- Keuning, J.A., 1980. Voorkom teveel nitraat in gras, kuilvoer en hooi. *Boerderij, Veehouderij Supplement*, oktober, 15-16
- Leafe, E.L., 1978. Physiological, environmental and management factors of importance to maximum yield of the grass crop. In: Maximising yields of crops. Proc. of a joint ADAS/ARC Symposium, London, 37-49.
- Powell, C.E. & G.J.A. Ryle, 1978. Effect of nitrogen deficiency on photosynthesis and the partitioning of <sup>14</sup>C-labelled leaf assimilate in unshaded and partially shaded plants of *Lolium temulentum*. *Ann. appl. Biol.* 90: 241-248.
- Prins, W.H. & G.H. Arnold (Eds.), 1980. The role of nitrogen in intensive grassland production. Proc. int. Symp. Eur. Grassland Fed., PUDOC, Wageningen, 1-171.
- Robson, M.J. & A.J. Parsons, 1978. Nitrogen deficiency in small closed communities of S24 Ryegrass. I. Photosynthesis, Respiration, Dry Matter Production and Partition. *Ann. Bot.* 42: 1185-1197.
- Robson, M.J. & M.J. Deacon, 1978. Nitrogen deficiency in small closed communities of S24 Ryegrass. II. Changes in the weight and chemical composition of single leaves during their growth and death. *Ann. Bot.* 42: 1199-1213.
- Ryle, G.J.A., 1970. Effects of two levels of applied nitrogen on the growth of S37 cocksfoot in small simulated swards in a controlled environment. *J. Br. Grassld. Soc.* 25: 20-29.

- Steenbergen, T. van, 1977. Invloed van grondsoort en jaar op het effect van stikstofbemesting op de graslandopbrengst. Stikstof 85: 9-15.
- Whitehead, D.C., 1970. The role of nitrogen in grassland productivity. Bull. 48 Comm. Bur. Past. Fld. Crops, Farnham Royal, United Kingdom.
- Wieringa, G.W., H.G. van der Meer & J.H. Geurink, 1980. Production and utilization of energy and protein in grass in relation to nitrogen rate, green crop fractionation and dairy feeding systems. In: Prins, W.H. & G.H. Arnold (Eds.): The role of nitrogen in intensive grassland production. Proc. int. Symp. Eur. Grassland Fed., PUDOC, Wageningen, 103-112.
- Wit, C.T. de, W. Dijkshoorn & J.C. Noggle, 1963. Ionic balance and growth of plants. Versl. Landbouwk. Onderz. 69(15): 1-68.

31e HETEROSISCURSUS 1980-1981

SAMENHANG TUSSEN BODEMVRUCHTBAARHEID  
EN PLANTESOORTEN IN GRASLAND

J.G.P. DIRVEN en J.H. NEUTEBOOM

Vakgroep Landbouwplantenteelt en Graslandkunde  
Landbouwhogeschool  
Haarweg 33, Wageningen

31e HETEROSISCURSUS 1980-1981

SAMENHANG TUSSEN BODEMVRUCHTBAARHEID EN PLANTESOORTEN IN GRASLAND

J.G.P. Dirven en J.H. Neuteboom

Vakgroep Landbouwplantenteelt en Graslandkunde,  
Landbouwhogeschool, Wageningen.

Bij het graslandonderzoek heeft er altijd veel belangstelling bestaan voor de samenhang tussen de bemestingstoestand van de grond en de plantkundige samenstelling van de grasmat. Immers met deze kennis is het mogelijk om uit de grasvegetatie bij benadering de bodemvruchtbaarheid af te leiden en door aanwending van bepaalde meststoffen de grasopbrengst te verhogen. Ten behoeve van de graslandverbetering zijn er dan ook in NW-Europa op een groot aantal uiteenlopende graslandtypen bemestingsproeven uitgevoerd, waarbij een of meer plantevoedende stoffen aan het grasland werden toegediend. Behalve de opbrengsten werden bij dergelijke proeven ook de veranderingen in de plantkundige samenstelling van de grasmat geregistreerd. Een af- of toename in het gewichtspercentage van een bepaalde plantesoort werd in direct verband gebracht met de toegediende plantevoedende stof. Op grond van dergelijke proeven in Duitsland vermeldt Ellenberg (1952) een groot aantal graslandplanten, welke overwegend op kali- en fosfaat,- arme of -rijke gronden worden aangetroffen.

Terecht kan worden opgemerkt, dat bij bovengenoemde proeven de veranderingen in de plantkundige samenstelling van de grasmat sterk afhankelijk zullen zijn van de overige standplaatsfactoren zoals de waterhuishouding en de gebruikswijze, en dus ook van de oorspronkelijke begroeiing van de proefvelden. Als aanvulling op de resultaten van deze onderzoeksmethode is indertijd in Nederland een groots opgezet gecombineerd plantkundig en grondonderzoek aan 1577 graslandpercelen uitgevoerd. Dit correlatief oecologisch onderzoek heeft vele interessante resultaten opgeleverd, doch door koppeling van milieufactoren. werd in vele gevallen slechts een ogenschijnlijk verband tussen het voorkomen van een bepaalde plantesoort en een bepaalde milieufactor verkregen (Kruijne e.a., 1967). In de jaren 1957-1964 is nog getracht om uit de minerale samenstelling van graslandplanten indicaties omtrent het gedrag van plantesoorten ten opzichte van bepaalde voedingsstoffen vast te stellen

(De Vries en Dijkshoorn, 1961). Tot nu toe zijn we er echter niet in geslaagd om op die wijze de distributie van plantesoorten over gronden met een verschillend chemisch-mineralogische samenstelling te verklaren.

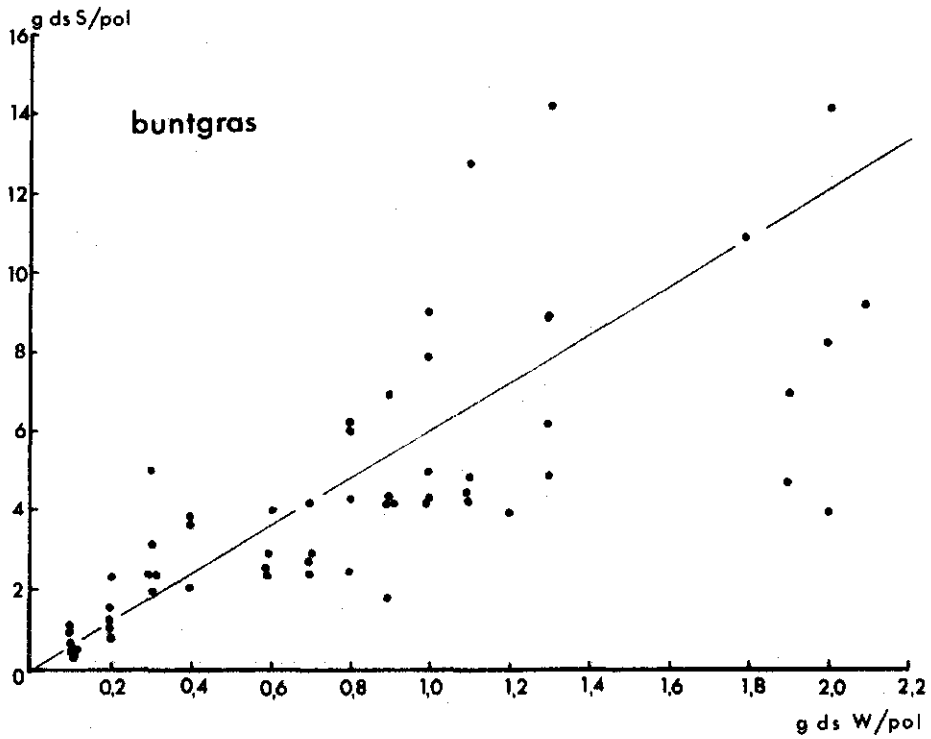
Op grond van het bovenstaande is het voorlopig aantrekkelijk om bij het oecologisch graslandonderzoek het gedrag van de plantesoorten ten opzichte van het gehele vruchtbaarheidsniveau te bezien en ons te beperken tot de vraag, waarom bepaalde plantesoorten op chemisch arme gronden en andere op zeer vruchtbare gronden worden aangetroffen. Deze ruimere vraagstelling past ook beter bij het verschijnsel, dat onder nagenoeg gelijke klimatologische omstandigheden dezelfde plantesoorten elders in de wereld een overeenkomstig gedrag ten aanzien van de bodemvruchtbaarheid vertonen. Bij het onderzoek binnen onze vakgroep is echter duidelijk gebleken, dat bij de interpretatie van het oecologisch gedrag van graslandplanten meer aandacht besteed moet worden aan de morfologische en fysiologische eigenschappen van de plantesoorten zoals beworteling, overwinteringswijze, groeisnelheid, bloeitijdstip, zaadvorming, enz. In het hierna volgende zullen we de bewortelingsaspecten en groeisnelheden van graslandplanten bespreken.

## **I** BEWORTELIINGSASPECTEN VAN GRASLANDPLANTEN (Dirven)

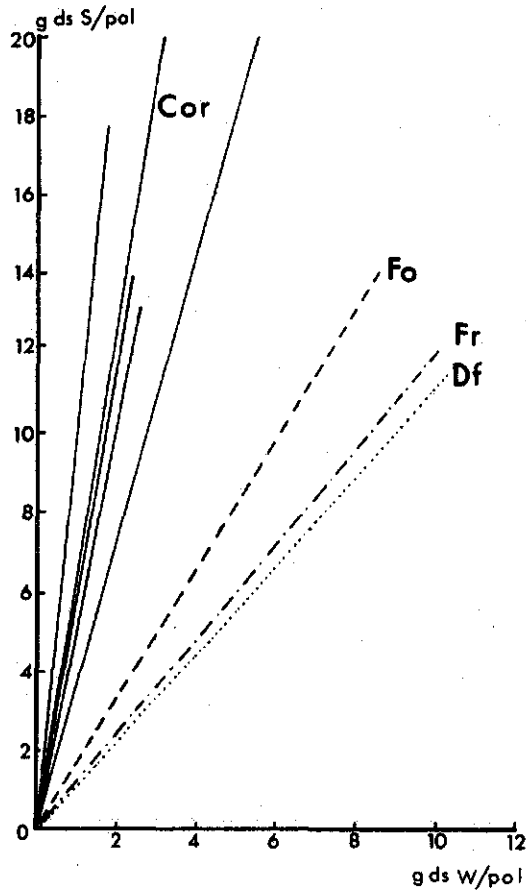
### 1. Inleiding

In 1957 publiceerde Arthur Troughton een uitstekend literatuuroverzicht omtrent de ondergrondse organen van de grassen. Ruim 20 jaar later hield Davidson (1978) op een internationaal symposium in Australië een voordracht getiteld "Root systems - the forgotten component of pastures". Uiteraard is er in de tussenliggende periode wel een een en ander omtrent de wortels van grassen gepubliceerd, doch bij de meeste proeven met grassen zijn de veranderingen in wortelmassa niet bepaald. Er is dan ook weinig bekend omtrent de invloed van weidesystemen op het wortelstelsel!

Ook bij het graslandoecologisch onderzoek doet zich dit tekort aan informatie omtrent de beworteling der graslandplanten voor. Zo rijst de vraag, in hoeverre de grootte van de wortelmassa van invloed is op de persistentie en concurrentiekracht van de in grasland voorkomende plantesoorten. Daarenboven dient uiteraard ook aandacht besteed te worden aan de invloed van ziekten en plagen, welke meer of minder ernstige schade aan het wortelstelsel der graslandplant berokkenen en daardoor op korte of langere termijn haar verdwijning veroorzaken.



Figuur 1: Spruit- en wortelgewichten van buntgraspollen te Kootwijk.



Figuur 2: Spruit- en wortelgewichten van enige grassoorten op verschillende standplaatsen.

Wellicht een belangrijke reden voor het achterwege blijven van wortelonderzoek bij graslandproeven is de arbeidsintensieve, minder nauwkeurige bepalingsmethodiek. Daarbij komt nog, dat het niet eenvoudig is dode en levende wortels te scheiden en een beeld van de activiteit van het wortelstelsel te verkrijgen. Anderzijds geeft de wortelmassa en haar gehalte aan reservestoffen een belangrijke aanwijzing omtrent de potentiële hergroei-mogelijkheden van een ontbladerd grasgewas.

In deze bijdrage worden enkele voorbeelden van ons wortelonderzoek toegelicht en voor zover mogelijk van een oecologisch commentaar voorzien.

## 2. Beworteling van grassoorten op hun natuurlijke standplaats

### 2.1 Open grasvegetaties

In open grasvegetaties vindt geen concurrentie tussen de verspreid voorkomende plantesoorten plaats. Een fraai voorbeeld hiervan vormen de nog actieve zandverstuivingen zoals deze nog op grote schaal in de omgeving van Kootwijk en Drunen voorkomen. Pionierplanten in dit milieu zijn buntgras (*Corynephorus canescens*) en zandzegge (*Carex arenaria*). Zij brengen het zand tot rust en na verloop van tijd vestigen zich op het gestabiliseerde zand blad- en korstmossen. Ook rood zwenkgras (*Festuca rubra*) en schapegras (*Festuca ovina*) kunnen op de zandverstuivingen als pionierplant optreden, doch meestal vindt hun vestiging in een wat later stadium plaats. Geleidelijk aan neemt het aantal plantesoorten toe en wordt de buntgrasgemeenschap vervangen door de struikheide-kruipbremgemeenschap en het eindstadium is een eiken-berkenbos.

Op een aantal actieve en tot rust gekomen zandverstuivingen te Drunen, Hatert, Heelsum en Kootwijk en in de kalkarme duinen op Oostvoorne zijn afzonderlijke buntgraspollen van verschillende grootte bemonsterd en hiervan is op het laboratorium de spruit-wortelverhouding bepaald. Te Kootwijk en Heelsum werden naast buntgras <sup>ook schapegras</sup> respectievelijk rood zwenkgras en bochtige smele (*Deschamsia flexuosa*) verzameld. De bemonsteringen werden uitgevoerd omstreeks medio juli 1969 en 1971, op welk tijdstip buntgras zijn bloeihalmen heeft gevormd.

De verkregen spruit- en wortelgewichten van de afzonderlijke buntgraspollen, afkomstig van Kootwijk zijn in figuur 1 tegen elkaar uitgezet. Door vereffening is de verhouding tussen beide grootheden gevonden en voor buntgras te Kootwijk bedraagt dit quotiënt (S/W) 6,10. De samenhang tussen spruit- en wortelgewichten van buntgras en overige grassoorten op de verschillende standplaatsen is afgebeeld in figuur 2. Daaruit blijkt, dat rood zwenkgras,



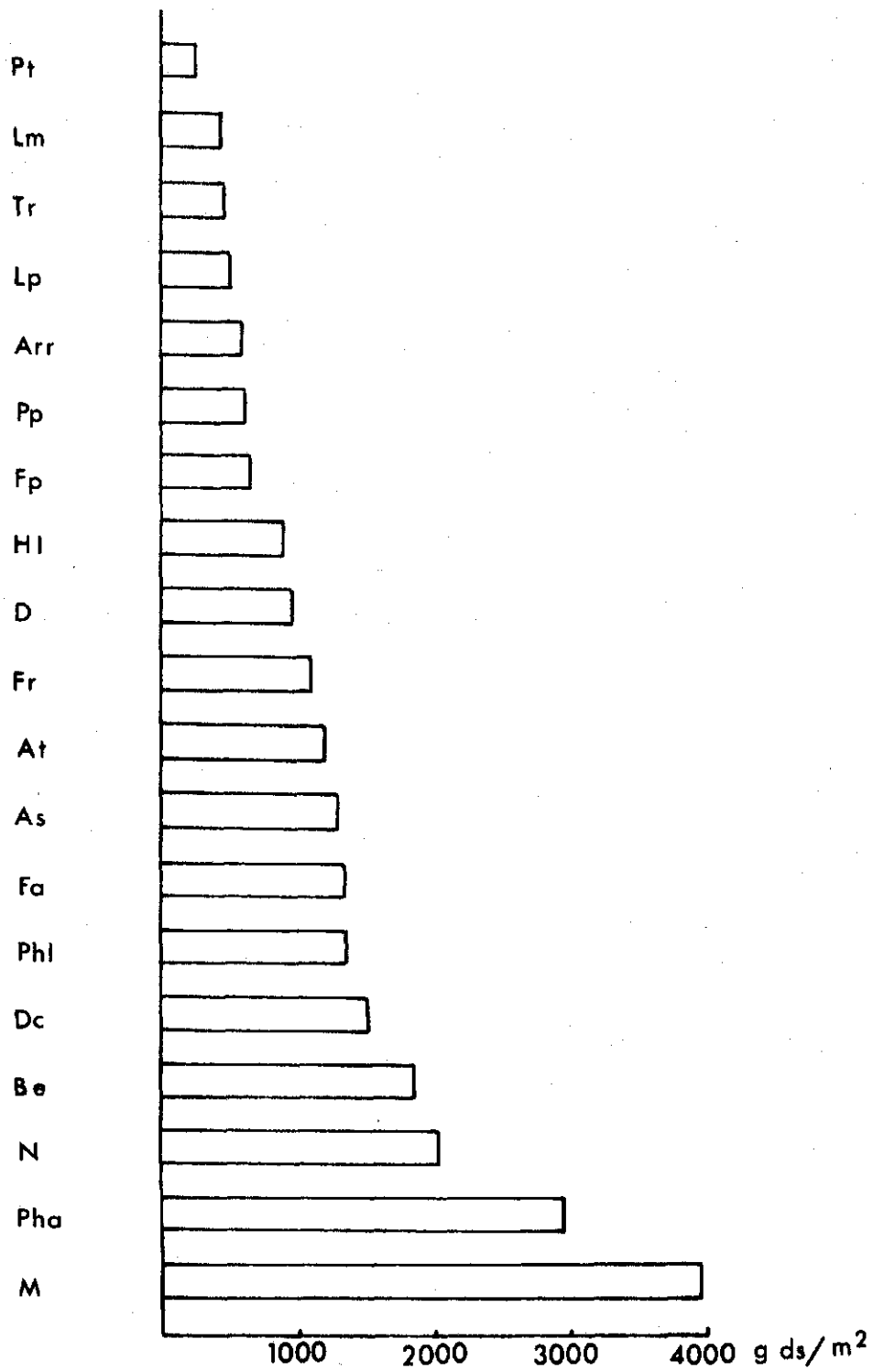
schapegras en bochtige smele een aanzienlijk lagere spruit-wortelverhouding hebben dan buntgras. Dit betekent, dat onder dezelfde omstandigheden de grassoorten, die later in de successie verschijnen een relatief groter wortelstelsel bezitten dan buntgras (Dirven en Wind, 1980). Deze vaststelling mag echter niet tot de conclusie leiden, dat genoemde grassoorten voor een bepaalde bovengrondse productie ook een relatief groter wortelstelsel nodig zouden hebben. Immers, voor wat betreft zijn beworteling gedraagt buntgras zich enigszins als een éénjarige grassoort. Oudere wortels van dit gras verliezen hun schors en wortelharen en zijn nauwelijks meer in staat om de grasplant in leven te houden. Door de vorming van nieuwe adventief wortels ca 1 - 3 cm boven het zandoppervlak, welke bij voldoende zandaanvoer in een vochtig milieu kunnen groeien, kan buntgras zich echter goed in stand houden.

## 2.2 Gesloten grasbestanden

Systematisch onderzoek naar de wortelhoeveelheden van verschillende graslandtypen is in Noordwest Europa slechts in beperkte omvang uitgevoerd. Een uitzondering hierop vormt wellicht het uitgebreide onderzoek van KMOCH (1952) naar de wortelhoeveelheden van cultuur- en natuurlijke graslanden in Duitsland. Daarbij werden 19 graslandtypen met een verschillende dominerende grassoort bemonsterd. Het aantal boorsels (oppervlak  $254 \text{ cm}^2$ ) per graslandtype liep uiteen van 2 tot 11. De bemonsteringsdiepte bedroeg 30 cm (3 lagen van 10 cm). In figuur 3 zijn de wortelhoeveelheden in de laag 0 - 10 cm voor de verschillende graslandtypen in toenemende volgorde van gewicht afgebeeld.

Uit de figuur blijkt, dat over het algemeen de wortelmassa van de natuurlijke grasland hoger is dan die van de cultuurgraslanden. Edoch, een grassoort als bijvoorbeeld timothee past wat dat betreft minder goed in de afgebeelde volgorde. Zowel op zeer droge als zeer natte graslanden kunnen grote wortelhoeveelheden in de zodelaag voorkomen, doch op sterk zure, voedselarme gronden wordt de afbraak van de wortels sterk geremd. Bovendien heeft ook de gebruikswijze van het grasland een grote invloed op de wortelmassa. Bij een toenemende frequentie van ontbladering (maaien, afvreten) en betreding van de bovengrondse spruiten zal de wortelmassa afnemen.

In het zojuist vermelde onderzoek is de invloed van de grasmat en die van het milieu op de gevonden wortelhoeveelheden niet te scheiden. Daartoe zullen in eerste instantie vergelijkende proeven met de verschillende grassoorten onder dezelfde groei-omstandigheden noodzakelijk zijn.



Figuur 3: De wortelhoeveelheden in de laag 0 - 10 cm van grasbestanden met een dominerende grassoort (naar gegevens van KMOCH, 1952).

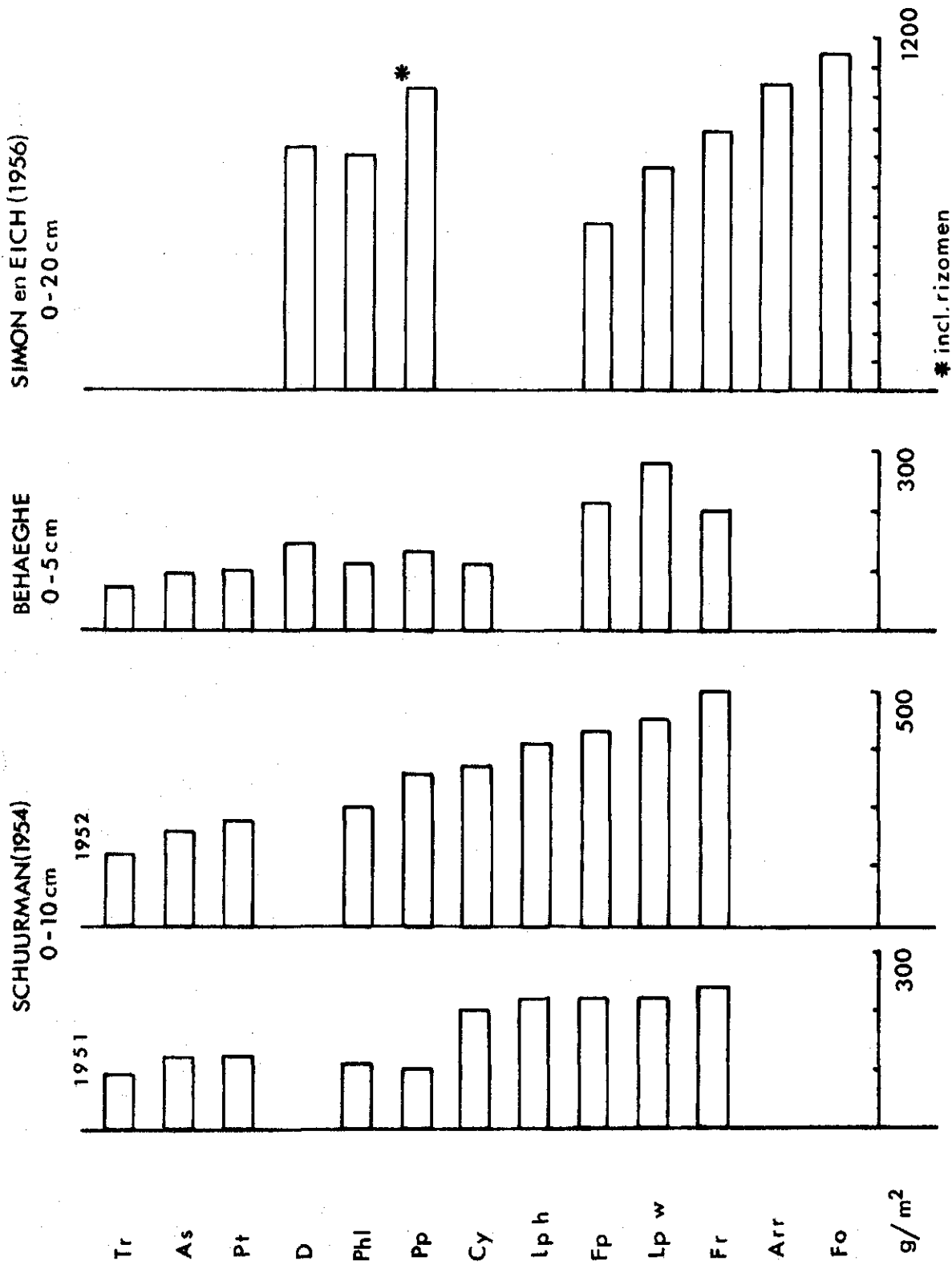


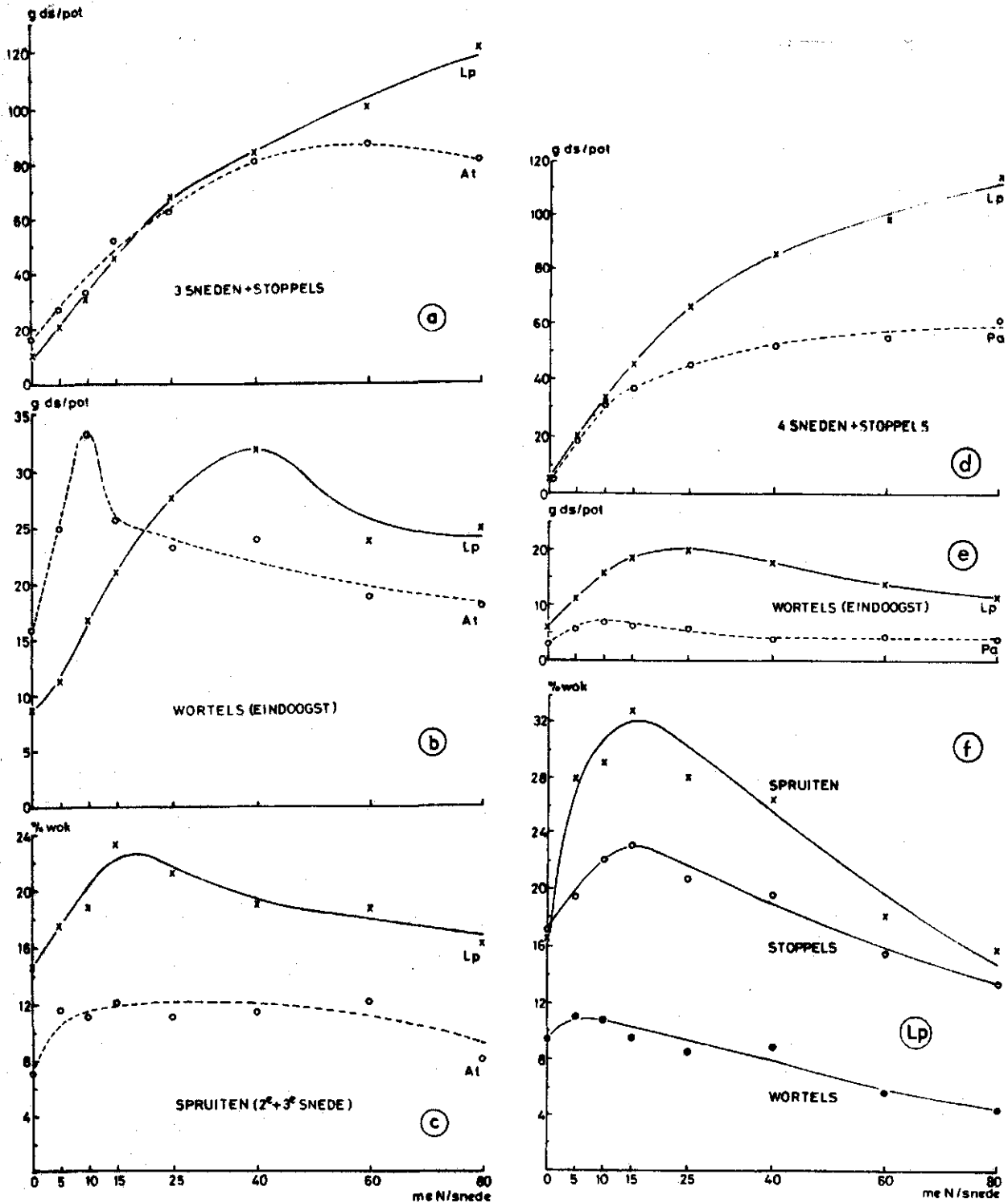
Fig. 4. Wortelgewichten (gram drogestof) van enige grassoorten op een 3-tal proefvelden.

3. Beworteling van verschillende grassoorten op dezelfde standplaats

In figuur 4 zijn de wortelgewichten van enige grassoorten op een 3-tal proefvelden weergegeven. De gegevens in de beide eerste kolommen zijn afkomstig van een proefveld op zandgrond, waar de vermelde grassoorten medio mei 1951 zijn ingezaaid. De bemonsteringen zijn uitgevoerd in oktober 1951 en november 1952 (Schuurman, 1954). De wortelgewichten in de derde kolom werden ter beschikking gesteld door Behaeghe. Deze zijn verkregen uit wortelmonsters van een op zandige leem gelegen proefveld, bestaande uit veldjes met een 10-tal grassoorten, welke bij een bemesting van 300 - 400 kg N/ha 6 à 7 maal per jaar werden geoogst en waarvan gedurende een periode van 1,5 tot 6 jaar ongeveer 60 boormonsters per grassoort werden onderzocht. In de vierde kolom zijn tenslotte de door Simon en Eich (1956) bepaalde wortelhoeveelheden van 8 grassoorten op zandgrond vermeld, welke 33 maanden na inzaai werden bemonsterd. Ofschoon de bemonsteringsdiepte bij genoemde onderzoekingen verschillend was, zijn de verkregen wortelhoeveelheden tussen de grassoorten onderling in samenhang met de verschillende standplaatsen wel vergelijkbaar, omdat de grootste wortelmassa bij de grassen in de bovenste zodelaag wordt aangetroffen.

De volgorde in wortelgewicht van de grassoorten is in de beide eerste kolommen nagenoeg hetzelfde. Dit is te verwachten, aangezien de bemonsteringen op hetzelfde proefveld plaats vonden. De wortelhoeveelheden zijn bij de tweede bemonstering -12 maanden na de eerste bemonstering- echter aanzienlijk hoger. Witte klaver, fiorien en ruw beemdgras behoren tot de groep met een laag wortelgewicht; beemdlanbloem, Engels raaigras en rood zwenkgras tot die met een hoog wortelgewicht. Ook de door Behaeghe gevonden wortelhoeveelheden passen in genoemde indeling, ofschoon de volgorde van de grassoorten naar wortelgewicht enigzins afwijkt van die van Schuurman. De door Simon en Eich gevonden wortelhoeveelheden zijn veel hoger dan die van Schuurman en Behaeghe en passen ook minder goed in het geschetste "volgorde" patroon.

Indien de grassoorten naar indicatie voor toenemende bodemvruchtbaarheid worden gerangschikt, dan blijkt er geen verband te bestaan tussen genoemde rangschikking en de gevonden wortelhoeveelheden. De vermelde standplaatsen der proefvelden kunnen voor factoren als bijvoorbeeld aëratie, waterhuishouding, zuurgraad en bemestingstoestand sterk verschillen en hierop zal de beworteling van elke grassoort op zijn eigen wijze reageren. Voor



Figuur 5 a-c: De invloed van verschillende N-trappen op de bovengrondse opbrengst (a), de hoeveelheid wortels (b) en de gemiddelde gehalten aan wateroplosbare koolhydraten (c) van Engels raai-gras (Lp) en gewoon struisgras (At).

Figuur 5 d-f: Idem op de bovengrondse opbrengst (d) en de hoeveelheid wortels (e) van Engels raai-gras (Lp) en straatgras (Pa); id op de gehalten aan wateroplosbare koolhydraten (f) van Engels raai-gras (Lp) (4e sneede), stoppels en wortels van Engels raai-gras (Lp).

een juiste vergelijking van de beworteling tussen de grassoorten is het dan ook noodzakelijk dit onderzoek bij zoveel mogelijk milieufactoren en een grote variatie binnen de betreffende factor uit te voeren. Een voorbeeld hiervan is een reeks van bemestingstoestanden.

#### 4. Potproeven met verschillende bemestingstrappen

In een tweetal proeven werd de invloed van toenemende hoeveelheden plantevoedende stoffen op de boven- en ondergrondse productie van grassen onderzocht (Dirven en Wind, 1980). In de eerste proef werd de reactie van Engels raaigras (*Lolium perenne*) met die van gewoon struisgras (*Agrostis tenuis*) vergeleken. Het plantmateriaal van beide grassen was afkomstig van een onbemest komkleigrasland en werd na vegetatieve vermeerdering begin april 1975 in potten, gevuld met een humusarme grond, ingeplant. Na een voorsnede en vervolgens na elke snede werd een volledige voedingsoplossing naar rato van 0, 5, 10, 15, 25, 40, 60 en 80 me N per pot toegediend. Bij de eind oogst werden de wortels uitgespoeld. De opbrengsten van boven- en ondergrondse delen zijn evenals de gehalten aan wateroplosbare koolhydraten in figuur 5 abc samengevat.

Uit figuur 5 a blijkt, dat bij de lagere bemestingstrappen de totale bovengrondse opbrengst van gewoon struisgras hoger is dan die van Engels raaigras. Vanaf 20 me N neemt het opbrengstverschil ten gunste van Engels raaigras toe. Bij beide grassoorten stijgt door bemesting de wortelhoeveelheid tot een bepaald maximum, doch bij de hogere bemestingstrappen blijkt de wortelmassa weer te dalen. Interessant is het feit, dat genoemd maximum bij de armoede-indicator gewoon struisgras bij een lagere N-trap gelegen is dan bij Engels raaigras, namelijk bij 10 me N en 40 me N per snede (figuur 5 b). Zoals blijkt uit figuur 5 c nemen door hogere stikstofgiften de gehalten aan wateroplosbare koolhydraten aanvankelijk toe om vervolgens geleidelijk te dalen. Dit gehalte is bij Engels raaigras aanzienlijk hoger dan bij gewoon struisgras.

In een tweede proef werd de invloed van stijgende stikstofgiften op de opbrengst en droge-stof distributie van Engels raaigras en straatgras (*Poa annua*) onderzocht. Hiertoe werden beide grassen medio maart 1976 uitgezaaid. Van Engels raaigras werd het weidetype Lamora gebruikt. De grondsoort, voedingsoplossing en bemestingstrappen waren dezelfde als in de vorige proef. Na de voorsnede op 21 mei 1976 vonden vier oogsten plaats. Bij de laatste oogst

werden de hoeveelheden stoppels en wortels bepaald. De resultaten zijn weergegeven in figuur 5 def.

In de eerste en tweede snede is de opbrengst van straatgras iets hoger en gelijk aan die van Engels raaigras. In de volgende sneden blijft vooral bij de hogere stikstoftrappen de opbrengst van straatgras aanzienlijk achter bij die van Engels raaigras. Als gevolg hiervan is de totale bovengrondse opbrengst van beide grassen tot de mestgift 10 me N per snede ongeveer gelijk. Uit figuur 5 d blijkt, dat bij de hogere bemestingstrappen de totale opbrengst van straatgras slechts langzaam toeneemt, doch die van Engels raaigras bijzonder sterk stijgt. Het algemene verloop van de wortelhoeveelheden ten aanzien van de stikstoftrappen is voor beide grassen min of meer hetzelfde als dat in de vorige proef, met dien verstande dat de wortelmassa bij Engels raaigras beduidend hoger is dan bij straatgras, terwijl bovendien de ligging van het maximum bij beide grassen niet zo duidelijk verschilt (figuur 5 e). Tenslotte blijkt het verloop van het gehalte aan wateroplosbare koolhydraten in de spruiten van Engels raaigras sterker op de mestgiftten te reageren dan in de vorige proef. Genoemd gehalte neemt in de volgorde spruiten, stoppels en wortels af (figuur 5 f).

##### 5. Discussie en conclusie's

Bepaling van de spruit- en wortelgewichten van de afzonderlijke buntgraspollen -afkomstig van actieve en tot rust gekomen zandverstuivingen te Kootwijk- leidt tot de conclusie, dat er tussen beide grootheden een nageoeg constante verhouding bestaat (figuur 1). Genoemde grassoort is in staat zich in dit extreme milieu (hoge temperaturen, gering waterhoudend vermogen en voedselarmoede van de grond) te vestigen en te handhaven. Op de onderzochte standplaatsen Drunen, Hatert, Heelsum, Kootwijk en Oostvoorne is de spruit-wortelverhouding van buntgras verschillend (figuur 2). Dit is niet direct toe te schrijven aan standplaatsverschillen, doch mogelijk een gevolg van het aantal en de grootte van de onderzochte graspollen. Vergeleken met de bochtige smele, rood zwenkgras en schapegras heeft buntgras bij dezelfde hoeveelheid spruiten een aanzienlijk geringere wortelmassa, wat waarschijnlijk moet worden toegeschreven aan de snelle verjonging van haar wortelstelsel. Deze hoge spruit-wortelverhouding komt enigszins overeen met die van een éénjarige gras (zie figuur 5 d-e).

Bezien we de reeks wortelhoeveelheden in figuur 3, dan blijkt bij afnemende bodemvruchtbaarheid -afgezien van enige uitzonderingen- de wortel-

massa in grasland toe te nemen. Uiteraard rijst dan de vraag, of deze grotere wortelmassa een eigenschap is van de betreffende grassoort of een gevolg is van de heersende milieu-omstandigheden. Ten einde dit na te gaan zijn in figuur 4 de wortelhoeveelheden van enige grassoorten bijeengebracht, welke per kolom telkens onder dezelfde uitwendige omstandigheden gegroeid zijn. Tussen de gegevens van Schuurman en Behaeghe bestaat in rangorde wel enige overeenkomst, doch de volgorde in wortelmassa voor Engels raaigras en rood zwenkgras is bij genoemde auteurs juist tegengesteld. De door Simon en Eich gepubliceerde gegevens vertonen een sterker afwijkende rangorde. Indien we rekening houden met de vruchtbaarheidindicatie van de vermelde grassoorten, dan moeten we concluderen, dat de grassen afkomstig van chemisch arme gronden geen absoluut grotere wortelmassa's bezitten. Een juistere evaluatie van de wortelhoeveelheid van de diverse grassoorten kan dan ook het best geschieden bij een reeks van bemestingsniveau's, omdat elke grassoort -voor wat betreft zijn wortelproductie- verschillend op de grootte van de mestgift zal reageren.

In figuur 5 a-f zijn uit de vergelijkende bemestingsproeven van Engels raaigras met gewoon struisgras en straatgras de boven- en ondergrondse opbrengsten en de gehalten aan wateroplosbare koolhydraten afgebeeld. Uit deze gegevens blijkt, dat

- in beide proeven de opbrengst van Engels raaigras bij de hogere stikstofgiften blijft toenemen, doch de wortelhoeveelheden van dit gras na een aanvankelijke stijging bij een verdere verhoging van de bemesting weer gaan dalen. Door de hogere stikstofgiften worden de koolhydraten in de spruiten verbruikt, zodat er voor de wortelgroei onvoldoende hoeveelheden koolhydraten ter beschikking komen.
- de hoeveelheid wortels bij het éénjarige straatgras in verhouding tot de bovengrondse productie gering is. Vergelijk spruit-wortelverhouding bij buntgras.
- gewoon struisgras zijn maximale wortelmassa bij een lager bemestingsniveau bereikt dan Engels raaigras. De opvatting dat grassoorten eigen aan chemisch arme gronden over het algemeen een lage spruit-wortelverhouding hebben wordt slechts bevestigd bij de lagere bemestingstrappen.
- bij toenemende bemesting het gehalte aan wateroplosbare koolhydraten in de verschillende componenten van de grassen in eerste instantie stijgt en vervolgens vrij sterk daalt. Dit gehalte is in Engels raaigras aanzienlijk



hoger dan in gewoon struisgras.

Vanuit een landbouwkundig gezichtspunt is het de vraag, of door de huidige hoge stikstofgiften op ons grasland en daardoor de frequente ontbladering van het grasgewas, de wortelmassa in de zodelaag niet zodanig is verminderd, dat de concurrentiekracht en de persistentie van ons meest geëerde cultuurgras, Engels raaigras, is verzwakt waardoor éénjarige plantesoorten als straatgras en vogelmuur zich in de grasmat kunnen vestigen. Uit onderzoek van Baan Hofman en Ennik (1980) is evenwel gebleken, dat er klonen van Engels raaigras bestaan, welke naast een hoge bovengrondse productie ook een grote wortelmassa bezetten. In verband daarmee is het van belang te weten, op welke wijze -door een grotere wortelmassa of door een grotere spruitdichtheid- het best de veronkruiding van de grasmat voorkomen kan worden.

#### Afkortingen plantennamen

Arr	- Arrhenatherum elatius	Hl	- Holcus lanatus
As	- Agrostis stolonifera	Lm	- Lolium multiflorum
At	- Agrostis tenuis	Lp h	- Lolium perenne hooitype
Be	- Bromus erectus	Lp w	- Lolium perenne weidetype
Co	- Corynephorus canescens	N	- Nardus stricta
Cy	- Cynosurus cristatus	M	- Molinia caerulea
D	- Dactylis glomerata	Pha	- Phalaris arundinacea
Dc	- Deschampsia cespitosa	Phl	- Phleum pratense
Df	- Deschampsia flexuosa	Pa	- Poa annua
Fa	- Festuca arundinacea	Pp	- Poa pratensis
Fo	- Festuca ovina	Pt	- Poa trivialis
Fp	- Festuca pratensis	Tr	- Trifolium repens
Fr	- Festuca rubra		

## II. GROEISNELHEID VAN GRASLANDPLANTEN (Neuteboom)

### 1. Inleiding

Graslanden van mineraalarme gronden als blauwgraslanden en bijvoorbeeld typische *Nardus*-graslanden hebben een laag produktieniveau en voorts komt hun produktie pas laat in het voorjaar op gang. Deze trage groei en lage produktiviteit zullen deels het direkte gevolg zijn van de geringe bodemvruchtbaarheid maar zouden ook kunnen samenhangen met een lage relatieve groeisnelheid als typische eigenschap van de daar voorkomende plantesoorten. Onder de relatieve groeisnelheid (relative growth rate, RGR) verstaan we hierbij dan de toename in plantgewicht per éénheid van plantgewicht per tijdséénheid met de volgende notatie van Fisher (Hunt 1978):

$$RGR = \frac{1}{W} \cdot \frac{dW}{dt} \quad (\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{week}^{-1})$$

Bradshaw e.a. (1964) vonden in een pottenproef een trage groei en nauwelijks een positief opbrengsteffect van stikstof bij een "arme" soort als *Nardus stricta* t.o.v. grassoorten van rijkere gronden als *Agrostis stolonifera* en *Lolium perenne*. Higgs en James (1969) vonden een lage relatieve groeisnelheid en geen duidelijke reactie van een grotere bodemvruchtbaarheid bij *Nardus stricta* en *Sieglingia decumbens* t.o.v. *Lolium perenne* en *Agrostis tenuis*. Een lage relatieve groeisnelheid zou de plant op arme gronden kunnen beschermen tegen een te opportunistische groei omdat deze ten koste kan gaan van haar instandhouding op langere termijn. Een hoge relatieve groeisnelheid zou van selektief voordeel kunnen zijn in hoogproduktieve vegetaties waarin alleen snelgroeiende soorten zich in de konkurrentie om licht en mineralen kunnen handhaven.

De belangstelling voor relatieve groeisnelheid als eigenschap bij de aanpassing van plantesoorten aan arme en rijke gronden is recentelijk sterk toegenomen door een onderzoek van Grime en Hunt (1975). Zij vergeleken onder optimale groeiomstandigheden de relatieve groeisnelheid van 130 plantesoorten in de periode tussen 2 en 5 weken na de kieming en vonden bij deze soorten in grote lijnen een relatie tussen de maximale waarde van hun relatieve groeisnelheid ( $R_{max}$ ) en de vruchtbaarheid van hun standplaats. Een dergelijke samenhang lijkt interessant in het licht van de pogingen om plantesoorten op grond van hun eigenschappen naar de standplaats in te delen. We zullen in het volgende deze relatie met name wat nader bekijken

voor de typische graslandplanten, waarbij echter zal blijken dat we toch enige twijfel hebben omtrent de betekenis van de  $R_{max}$  van Grime en Hunt. We zullen eerst de methode van hun onderzoek toelichten en ook aangeven hoe zij tot de berekening komen van  $R_{max}$ .

## 2. Methode ~~en~~ onderzoek

In het onderzoek van Grime en Hunt in Sheffield werden individuele vrij-van-konkurrentie groeiende kiemplanten in speciale groeikamertjes opgekweekt bij een dag/nacht temperatuur van  $15/20^{\circ}\text{C}$ , een daglengte van 18 uur en bij voldoende vocht en een ruime minerale voeding. Deze minerale voeding was voldoende voor optimale groei van de meest produktieve soorten en zou niet te hoog zijn geweest voor de traag-groeiende soorten. De planten groeiden onder een betrekkelijk lage lichtintensiteit ( $58,95 \text{ cal.cm}^{-2} \text{ dag}^{-1}$ ) maar ook deze zou niet beperkend zijn geweest voor optimale groei (kiemplanten!). De keuze van zijn dagtemperatuur verdedigt Grime door te stellen dat voor veel soorten in een klimaatgebied als in Sheffield de optimumtemperatuur voor de groei rond  $20^{\circ}\text{C}$  zal liggen, de lagere nachttemperatuur werd gekozen om in de donkere periode gewichtsverlies door verademing tegen te gaan.

Van ieder soort werden na 2,3,4 en 5 weken volgend op de kieming steeds 5 planten geoogst d.w.z. 20 planten in totaal. Gezien de grote spreiding welke veelal tussen de gewichten van individuele planten optreedt is dit aantal betrekkelijk laag. De kans op veel spreiding zal daarbij nog zijn vergroot, doordat kiemplanten uit petrischalen werden overgepoot, waarbij ze in het uiteindelijke groeimedium (de groeikamertjes) niet even gemakkelijk zullen zijn aangeslagen. Men kan zich voorts afvragen of wel in alle gevallen de potentiële groeiprestatie van een soort voldoende door de relatieve groeisnelheid in de periode tussen 2 en 5 weken na de kieming wordt gekarakteriseerd.

## 3. Berekening van de relatieve groeisnelheid en $R_{max}$

Blackman (Hunt, 1978) beschrijft de groei van de plant volgens de formule

$$W_2 = W_1 \cdot e^{R(T_2 - T_1)}$$

Hierbij wordt uitgegaan van een exponentiële groei.  $W_2$  en  $W_1$  zijn de plantgewichten op de momenten  $T_2$  en  $T_1$ .  $R$  wordt de relatieve groeisnelheid RGR (relative growth rate) genoemd.

$$R_{1-2} = \frac{e^{\log W_2} - e^{\log W_1}}{T_2 - T_1}$$

Hunt geeft aan dat dit in feite ~~niets als~~ de gemiddelde <sup>rel.</sup> groeisnelheid  $\bar{R}$  is. Immers (fig.6)  $\bar{R}$  is de tangens A die, indien  $e^{\log W}$  niet lineair verandert met de tijd, verschilt van de "momentane" R-waarden (Hunt: "instantaneous" relative growth rate), die op de momenten  $T_2$  en  $T_1$  bere-

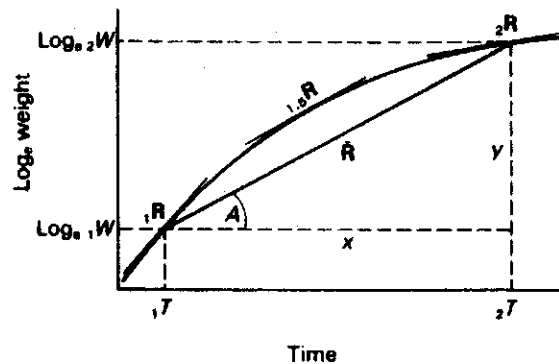


Fig. 6 Voorbeeld van een niet-lineaire verandering van de relatieve groeisnelheid ( $R$ ) met de tijd (Hunt, 1978).

kend kunnen worden. De momentane  $R$ -waarden op  $T_1$  en  $T_2$  zijn de tangenswaarden van de hoeken welke de raaklijnen aan de groeicurven met de horizontale as maken. Om deze waarden te bepalen is het nodig dat we een groeifunctie ontwikkelen welke de verandering van het log-plantgewicht in de tijd beschrijft; een groeifunctie van de algemene vorm

$$e^{\log W} = f(T)$$

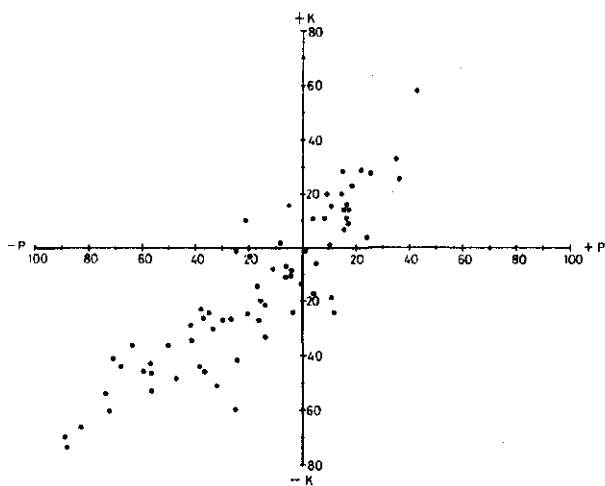


Fig. 8 De samenhang tussen de indicatiegetallen voor fosfaat (P) en die voor kali (K) van de 70 belangrijkste graslandplanten.

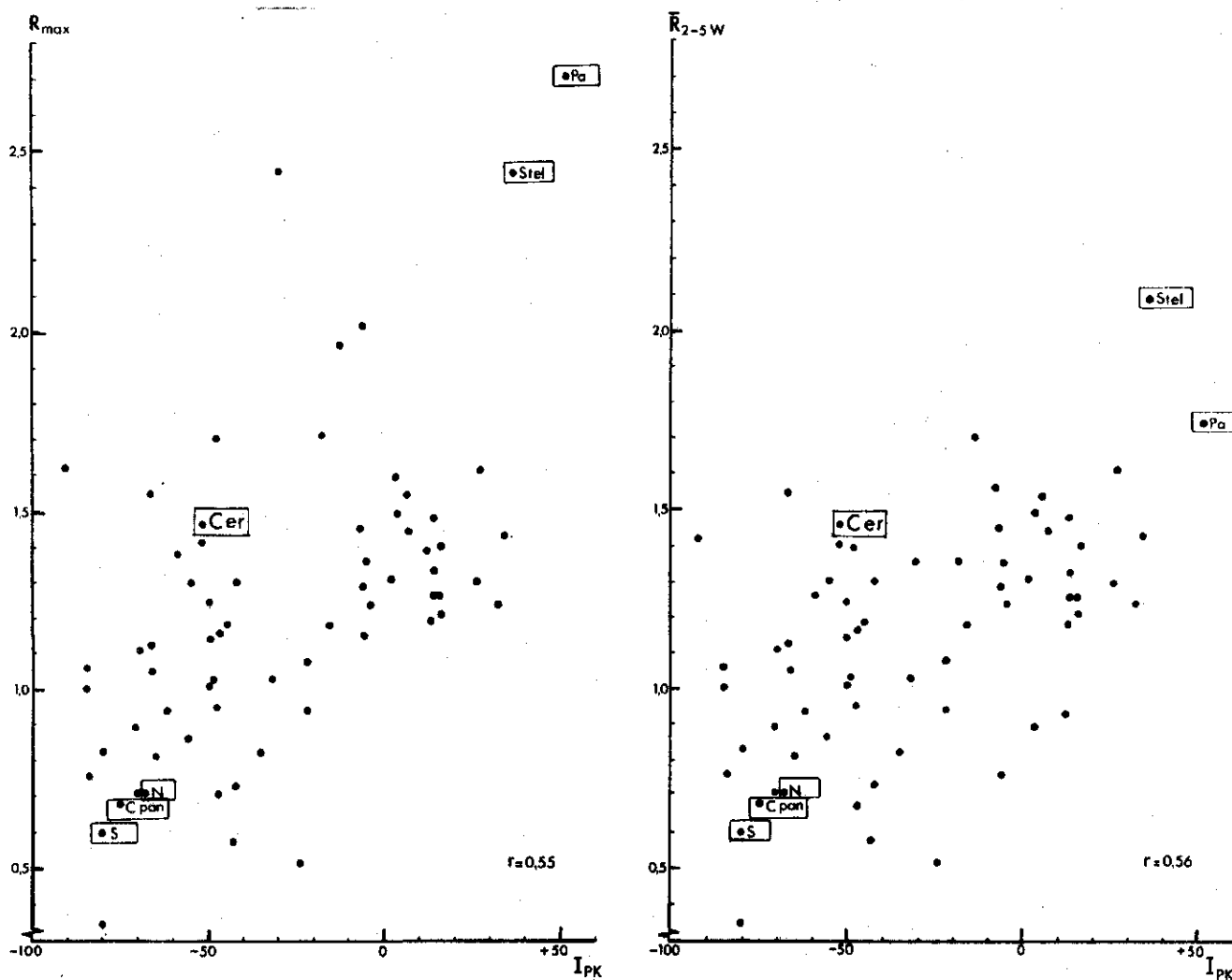


Fig. 9 Samenhang tussen de relatieve groeisnelheid (volgens Grime en Hunt) en het gemiddelde PK-indicatiegetal (volgens Kruijne e.a.) van graslandplanten. Links  $R_{max}$ , rechts  $R_{2-5W}$ .

Dit kan een lineaire functie zijn van de vorm

$$e_{\log W} = a + b T$$

maar ook een kwadratische of een kubische functie

$$e_{\log W} = a + b T + c T^2$$

$$e_{\log W} = a + b T + c T^2 + d T^3$$

Er zijn computerprogramma's die de meest passende functie bij de log-opbrengsten op opeenvolgende tijdstippen beschrijven. Voor het opnemen van een kwadratische ( $T^2$ ) of een kubische component ( $T^3$ ) in de formule wordt als eis gesteld dat deze component nog een betrouwbaar deel van de variatie in de log-opbrengsten in de tijd verklaart. Als criterium wordt hiervoor door Hunt en Parsons (1974) een betrouwbaarheid van 95% aangehouden ( $p < 0,05$ ). Op de precieze berekeningswijze wordt hier niet verder ingegaan, omdat dit te ver voert. Volstaan wordt met het aangeven van het principe. In de figuren 7a en 7b zijn uit gegevens van een kasproef voorbeelden van een kwadratische en een lineaire functie gegeven. Het betreft hier gegevens van Arrhenatherum elatius<sup>45</sup> en Lolium perenne. De opbrengsten werden bepaald na 2, 3, 4 en 5 weken groei na de kieming (in de formules overeenkomend met resp. de tijdstippen  $T = 1$ ,  $T = 2$ ,  $T = 3$  en  $T = 4$ ).

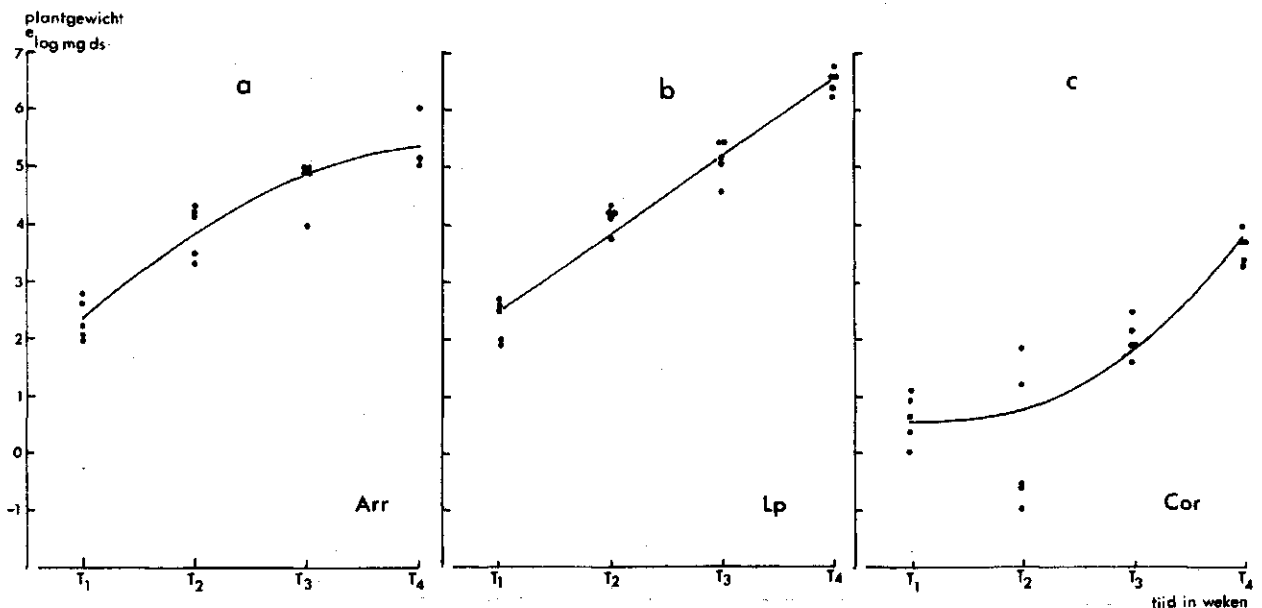


Fig. 7 Groeicurven van Arrhenatherum elatius (Arr), Lolium perenne (Lp) en Corynephorus canescens (Cor).

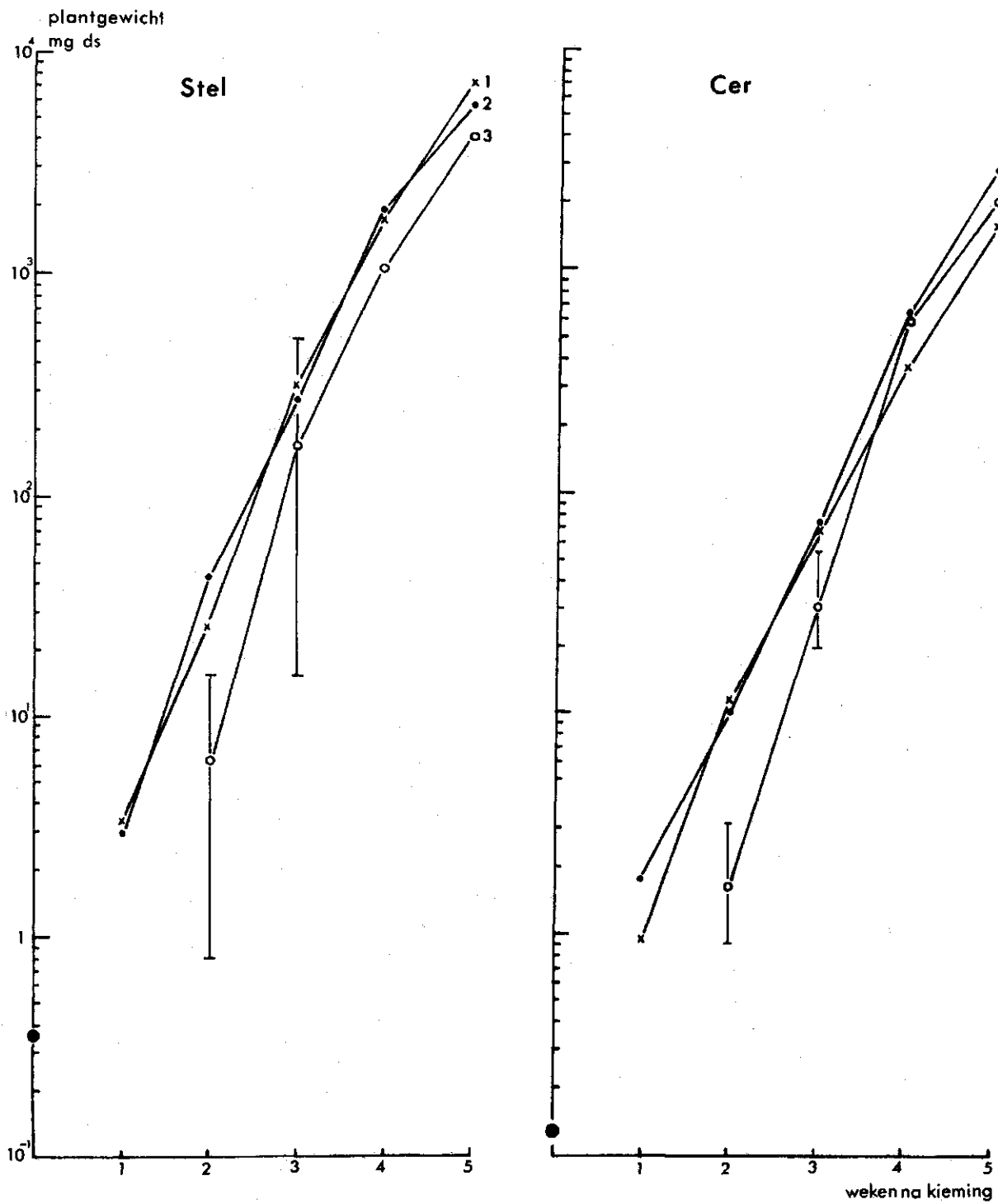


Fig. 10 Groeicurven van *Stellaria media* (Stel) en *Cerastium fontanum* (Cer) in 3 fytotronproeven (proeven 1, 2 en 3).

- zaadgewicht
- hoogste en laagste waarde

Keren we terug naar figuur 6, dan zien we dat de RGR op tijdstip  $T_1$  de hoogste waarde heeft. We noemen deze R-waarde de  $R_{\max}$  (maximale RGR). De  $R_{\max}$  kan ook op een later tijdstip worden gevonden zoals het geval is bij *Corynephorus canescens* uit dezelfde proef in fig 7c.

De RGR (R) en de  $R_{\max}$  kunnen op elk moment tijdens de groei worden berekend door de vergelijking te differentiëren (Hunt en Parsons, 1974).

$$R = \frac{d(e_{\log W})}{d T}$$

$$e_{\log W} = y$$

$$R = y'$$

Lp	$y=1,3513T+1,1806$	$y'=1,3513$	$R_{\max} = \bar{R} = (\text{constant})$
Arr	$y=2,1406T-0,2271T^2+0,4465$	$y'=2,1406-0,4542T$	$R_{\max} = 1,6864(T_1)$
Cor	$y=-1,2524T+0,4614T^2+1,3690$	$y'=-1,2524+0,9228T$	$R_{\max} = 2,4388(T_1)$

#### 4. Enkele resultaten

De relatie welke Grime en Hunt (1975) vonden tussen de relatieve groeisnelheid en de vruchtbaarheid van de standplaats van hun plantesoorten kunnen we gedeeltelijk ook toetsen door gebruik te maken van de fosfaat- en kali-indicatiegetallen welke Kruijne, de Vries en Mooi (1967) voor Nederlandse grasplanten berekenden. Zoals uit figuur 8 blijkt zijn deze beide getallen redelijk gecorreleerd, waardoor het geoorloofd lijkt om ze per soort te middelen (Dirven en Neuteboom, 1975). In figuur 9 zijn nu de  $R_{\max}$  en de gemiddelde R ( $\bar{R}_{2-5 \text{ weken}}$ ) van Grime en Hunt voor deze soorten uitgezet tegen de gemiddelde waarden van de fosfaat- en kali-indicatiegetallen uit het onderzoek van Kruijne, de Vries en Mooi (1967).

Er blijkt een samenhang tussen  $R_{\max}$ , respectievelijk  $\bar{R}$  en het berekende PK-indicatiegetal te bestaan als is in beide samenhangen de spreiding groot (fig. 9). Opmerkelijk is dat de  $R_{\max}$  hier geen betere samenhang oplevert dan  $\bar{R}$ . Immers de correlatie met het PK-indicatiegetal is voor beide grootheden dezelfde ( $r = 0.55, 0.56$ ) terwijl de waarnemingen van  $\bar{R}$  daarbij homogener zijn verdeeld.

De beide figuren tonen een grote middenmoot van soorten met weinig uiteenlopende relatieve groeisnelheden, maar linksonder en rechtsboven her-



Tabel 1:  $R_{\max}$  en  $\bar{R}_{2-5w}$  in de proeven 1, 2 en 3 en volgens Grime en Hunt (1975)

S = *Stellaria media* C = *Cerastium fontanum*

	$R_{\max}$		$\bar{R}_{2-5w}$	
	S	C	S	C
proef 1	1.75	1.99	1.75	1.99
proef 2	2.69	1.67	1.93	1.67
proef 3	2.31	3.64!	2.31	<del>1.93</del> 2.43
Grime, Hunt (1975)	2.43	1.46	2.09	1.46

Tabel 2: 1000 korrelgewicht, gem. plantgewicht na 5 weken en  $\bar{R}_{2-5w}$ , resp.  $R_{\max}$  van de plantesoorten in proef 3, van dezelfde soorten ook  $\bar{R}_{2-5w}$  en  $R_{\max}$  volgens Grime en Hunt (1975). De soorten zijn gerangschikt naar hun 1000 korrelgewicht (\*,  $R_{\max} > 2.00$ )

	PROEF 3				GRIME, HUNT (1975)	
	1000 korrel- gew. (mg)	plant- gewicht 5 weken (mg d.s.)	$R_{\max}$	$\bar{R}_{2-5w}$	$R_{\max}$	$\bar{R}_{2-5w}$
<i>Elytrigia repens</i>	2.853	2284.	1.42	1.42	1.21	1.21
<i>Lolium perenne</i>	2.450	3172.	1.63	1.63	1.30	1.30
<i>Sieglingia decumbens</i>	2.000	67.2	0.97	0.97	0.60	0.60
<i>Rumex obtusifolius</i>	1.733	3523.	1.77	1.77	1.49	1.49
<i>Dactylis glomerata</i>	1.2915	2258.	1.80	1.80	1.31	1.31
<i>Taraxacum species</i>	0.722	1798.	2.07*	2.07	1.19	1.19
<i>Hypochaeris radicata</i>	0.648	1460.	3.05*	2.02	-	-
<i>Nardus stricta</i>	0.500	16.8	0.83	0.83	0.71	0.71
<i>Rumex acetosella</i>	0.423	1344.	3.58*	2.05	1.55	1.55
<i>Stellaria media</i>	0.360	4000.	2.31*	2.31	2.43*	2.09
<i>Molinia caerulea</i>	0.247	47.	1.09	1.09	-	-
<i>Cerastium fontanum</i>	0.125	2138.	3.64*	2.43	1.46	1.46
<i>Phleum pratense</i>	0.059	997.	2.49*	1.43	-	-

kennen we toch een aantal typische soorten van respectievelijk arme- en relatief vruchtbare gronden; respectievelijk de soorten *Nardus stricta*, *Sieglingia decumbens* en *Carex panicea* en de soorten *Stellaria media* en *Poa annua*. De laatste 2 soorten zijn éénjarige soorten waarvoor Grime en Hunt in het algemeen hogere relatieve groeisnelheden vonden.

We hebben echter met name enige moeite met de  $R_{\max}$ , omdat uit een aantal eigen proeven sterk de indruk wordt verkregen dat in de periode tussen 2 en 5 weken een hoge relatieve groeisnelheid ook kan optreden als vervolg op een trage start na de kieming. Dit wordt geïllustreerd in fig. 10. Hier zijn gemiddelde plantgewichten van *Stellaria media* (Vogelmuur) en *Cerastium fontanum* (Gewone hoornbloem) uitgezet tegen de tijd. Het betreft hier gegevens uit 3 proeven waarin de relatieve groeisnelheid van deze soorten werd bepaald onder dezelfde groeiomstandigheden als bij Grime en Hunt (dag/nacht-temperatuur  $20^{\circ}/15^{\circ}\text{C}$ , daglengte 18 uur en niet beperkende lichtintensiteit ( $30 \text{ J.cm}^{-2}.\text{uur}^{-1}$ ) en - minerale voeding). Evenals in het onderzoek van Grime en Hunt werden pas-gekiemde zaden in potjes geplant. In de proeven 1 en 2 werden 1,2,3,4 en 5 weken na de kieming steeds 10 planten geoogst, in proef 3 beschikten we over 5 planten per oogst, terwijl hier evenals bij Grime en Hunt alleen geoogst werd na 2, 3, 4 en 5 weken.

Gaan we uit van de zeer konstante zaadgewichten dan zien we dat t.o.v. de proeven 1 en 2, in proef 3 in de eerste twee weken na de kieming een trage groei optrad, welke echter bij beide soorten weer werd gevolgd door een zeer snelle groei. Dit leidde bij *Cerastium* zowel in de 3e als in de 4e week en bij *Stellaria* in de 3e week tot een zeer hoge relatieve groeisnelheid en bij *Cerastium* tot een zeer hoge  $R_{\max}$ . Deze  $R_{\max}$ -waarden van de periode tussen 2 en 5 weken na de kieming zijn tezamen met die van Grime en Hunt voor *Stellaria* en *Cerastium* weergegeven in tabel 1.

Bij *Stellaria* zou de hoge relatieve groeisnelheid in de 3e week ( $R_{2-3 \text{ weken}}$ ) mede het gevolg kunnen zijn geweest van één enkel zeer laag plantgewicht bij de eerste oogst na twee weken, maar bij *Cerastium* is dit niet het geval (fig. 10). Overigens waren in proef 3 nog 11 andere soorten opgenomen, waarvan er 3 eveneens een hoge tot zeer hoge  $R_{\max}$ -waarde lieten zien: *Hypochaeris radicata*, *Rumex acetosella* en *Phleum pratense* (tabel 2). Bij deze soorten was evenals bij *Cerastium* de spreiding bij de individuele oogsten op de log-schaal normaal (fig. 11). De in totaal 13 soorten in proef 3 zijn in tabel 2 gerangschikt naar hun 1000-korrelgewicht waarbij

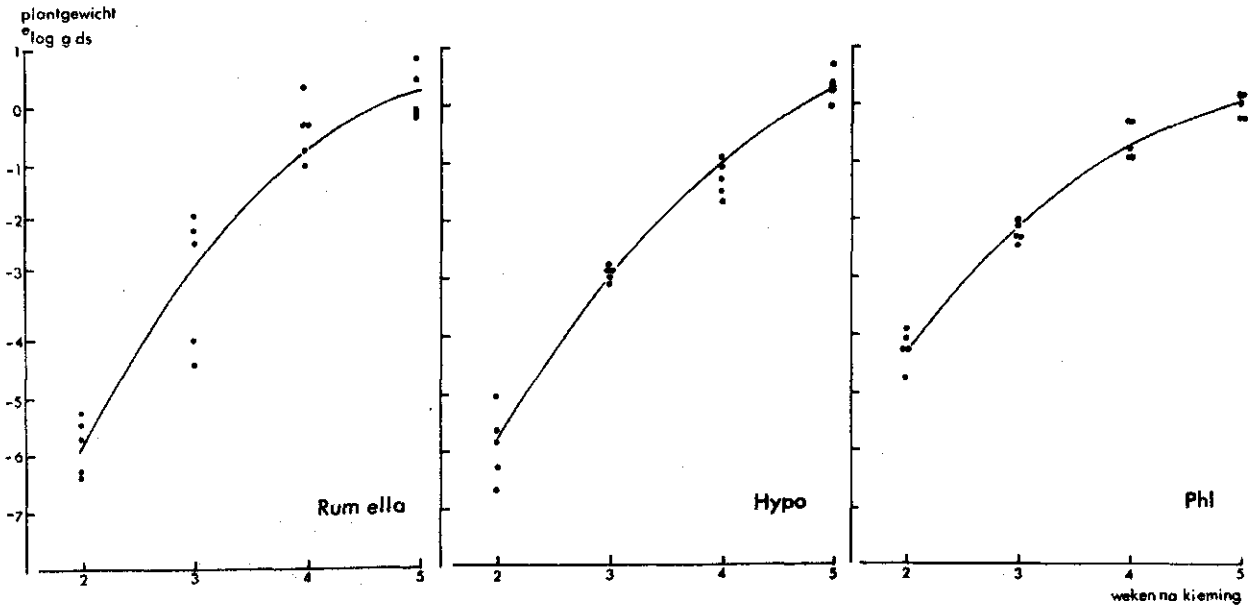


Fig. 11 Groeicurven van *Rumex acetosella* (Rumella), *Hypochaeris radicata* (Hypo) en *Phleum pratense* (Phl) in proef 3.

opvalt dat vooral enkele soorten met lichte zaden een veel hogere  $R_{max}$ -waarde hebben dan bij Grime en Hunt. Deze  $R_{max}$ -waarden van Grime en Hunt zijn eveneens in de tabel vermeld. Mogelijk is daarom in proef 3 de vochtvoorziening in de eerste twee weken na de kieming niet optimaal geweest. Volgens tabel 2 reageren twee soorten met lichte zaden (*Nardus stricta* en *Molinia caerulea*) na twee weken niet met een hoge  $R_{max}$ . Dit zijn soorten met een zeer trage groei welke mogelijk niet gemakkelijk hun groeisnelheid kunnen opvoeren.

Uiteraard kan men opmerken dat proef 3 niet goed werd uitgevoerd. Anderzijds treden zelfs bij de grootste zorgvuldigheid, door kleine fouten direkt na de kieming erg gemakkelijk groeivertragingen op. Samenvattend kunnen we in ieder geval stellen dat met name  $R_{max}$  zoals ze door Grime en Hunt gemeten wordt tussen 2 en 5 weken na de kieming, zeer gevoelig lijkt voor kleine onregelmatigheden in de proefomstandigheden. Haar waarde als soortskarakteristiek neemt hierdoor sterk af. Bovendien blijkt uit onze soms zeer hoge  $R_{max}$ -waarden dat sommige plantesoorten een veel grotere incidentele groeiprestatie kunnen leveren dan door de  $R_{max}$  ("maximum potential relative growth rate") van Grime en Hunt wordt gesuggereerd.

De hoogste  $R_{\max}$ -waarde in het onderzoek van Grime en Hunt bedroeg 2.70 en werd gevonden voor *Poa annua* ( fig. 9 ).

*Stellaria media* en *Cerastium fontanum* verschilden in de proeven 1 en 2 niet systematisch in hun gemiddelde relatieve groeisnelheid ( $\bar{R}_{2-5}$  weken) maar wel in hun uiteindelijke plantgewicht na 5 weken (fig. 10, tabel 2). Dit verschil moet daarom waarschijnlijk worden toegeschreven aan hun verschil in 1000-korrelgewicht. *Stellaria media* had bij een hoger 1000-korrelgewicht duidelijk hogere plantgewichten dan *Cerastium fontanum*. Omdat beide soorten sterk overéenkomen in groeiwijze zou de snellere begingroei van *Stellaria media* als gevolg van haar hogere 1000-korrelgewicht deels kunnen verklaren waarom deze soort veel sterker naar voren komt in intensieve graslanden. *Cerastium fontanum* komt volgens het onderzoek van Kruÿne, de Vries en Mooi (1967) gemiddeld in graslanden met een lagere vruchtbaarheid voor. Beide soorten vormen bosjes van vertakte spruiten en vormen geen stolonen, rhizomen of bijzondere wortelorganen.

#### Samenvatting

Grime en Hunt ( 1975 ) vinden een samenhang tussen de maximale waarde van de relatieve groeisnelheid van plantesoorten - gemeten tussen 2 en 5 weken na de kieming onder optimale groeiomstandigheden - en de vruchtbaarheid van de standplaats. Deze samenhang lijkt inderdaad wel op te gaan als we afgaan op een aantal soorten van uiterste standplaatsen ; soorten als *Nardus stricta*, *Sieglingia decumbens*, *Carex panicea* en *Molinia caerulea* van zeer arme gronden en bijvoorbeeld *Poa annua* en *Stellaria media* welke vooral in zeer vruchtbare bemeste graslanden naar voren komen. Echter, voor een zeer grote groep van soorten lijkt deze samenhang maar zwak. De oorzaak hiervan zou ondermeer kunnen zijn dat de relatieve groeisnelheid en met name de maximale waarde daarvan ( $R_{\max}$ ) bij meting in de periode tussen 2 en 5 weken na de kieming niet altijd even constant is, omdat ook door kleine storingen in de groeiomstandigheden direct na de kieming, zelfs voor soorten met een betrekkelijk lage gemiddelde relatieve groeisnelheid ( $\bar{R}_{2-5w}$ ) bij Grime en Hunt, soms zeer hoge  $R_{\max}$ -waarden kunnen worden verkregen. Dit op-zich betekent ook, dat bepaalde plantesoorten incidenteel een veel grotere groeiprestatie kunnen leveren dan door de  $R_{\max}$  van Grime en Hunt wordt gesuggereerd. Bij de vestiging van plantesoorten in grasland speelt mogelijk ook het 1000-korrelgewicht een belangrijke rol omdat dit sterk van invloed kan zijn op de groeisnelheid in de eerste weken na de kieming.

### Literatuur

- Baan Hofman, T and G.C. Ennik, 1980. Investigation into characters affecting the competitive ability of perennial rye grass (*Lolium perenne* L.) Neth. J. agric. Sci. 28: 97-109
- Bradshaw, A.D., M.J. Chadwick, D. Jowett and R. Snaydon, 1964. Experimental investigations into the mineral nutrition of several grass species IV. Nitrogen level. J.Ecol. 52, 665-675
- Davidson, R.L., 1978. Root systems - the forgotten component of pastures. In: Plant Relations in Pastures. CSIRO, Australia
- Dirven, J.G.P. en K. Wind, 1980. De beworteling van enige grassoorten bij verschillende bodemvruchtbaarheid. Stikstof 95/96, band 8, 354-359.
- Dirven, J.G.P. en J.H. Neuteboom, 1975. Bemesting en plantkundige samenstelling van grasland. Stikstof 80, 224-231.
- Ellenberg, H., 1952. Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Bewertung. Eugen Ulmer-Stuttgart/z.Z. Ludwigsburg.
- Grime, J.P. and R. Hunt, 1975. Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. J. Ecol. 63: 393-422.
- Higgs, D.E.B. and D.B. James. Comparative studies on the biology of upland grasses. I. Rate of dry matter production and its control of four grass species. Journal of Ecology 57: 553-563.
- Hunt, R. and I.T. Parsons, 1974. A computer program for deriving growth-functions in plant growth analysis. J. Appl. Ecol. 11: 297-307.
- Hunt, R., 1978. Plant growth analysis. Studies in Biology no. 96. Edward Arnold, London.
- Knoch, H.G., 1952. Über den Umfang und einige Gesetzmässigkeiten der Wurzelmassenbildung unter Grasnarben. Zeitschr. f. Acker- u. Pflanzenbau 95, H 4, 363-380.
- Kruijne, A.A., D.M. de Vries en H. Mooi, 1967. Bijdrage tot de oecologie van de Nederlandse graslandplanten. Versl. landbouwk. Onderzoek no 696.
- Schuurman, J.J., 1954. Enkele resultaten van een vergelijkend onderzoek naar de wortelontwikkeling van een aantal grassoorten. Landbk. Tijdschr. 66, 27-31.

- Simon, W. und D. Eich, 1956. Probleme und Methoden der Wurzeluntersuchungen. Zeitschr. f. Acker- u. Pflanzenbau 100: 179-198.
- Troughton, A., 1957. The underground organs of herbage grasses. Bulletin 44 C.A.B., Hurley, England.
- Vries, D.M. de und W. Dijkshoorn, 1961. Einige Probleme in Bezug auf den Mineralstoffgehalt von Grünlandpflanzen. In: Neue Ergebnisse futterbaulicher Forschung. DLG-Verlag, Frankfurt (Main), 88-96.

## 31e HETEROSISCURSUS 1980-1981

Invloed van uitwendige factoren op de kwaliteit van gras

B. Deinum

Definitie van kwaliteit

Het begrip kwaliteit is op vele wijzen in te vullen. In deze bijdrage zullen we het niet hebben over de kwaliteit van de grasmat t.b.v. sportbeoefening, wegbermen e.d. Wel zal het gaan over de kwaliteit in de betekenis van voederwaarde voor vee. Daarbij gaat het niet alleen om het gehalte aan voedende bestanddelen in het voer, maar ook over de hoeveelheid die de dieren ervan kunnen en willen eten.

Hoe zit gras in elkaar?

Naast een morfologische beschrijving van de grasplant zoals is getoond in mijn vorige bijdrage, kan ook een anatomische beschrijving worden gegeven. Een eenvoudige, maar uitermate zinvolle beschrijving is die van een onderscheid tussen celinhoud en celwand. De celinhoud bestaat uit eiwit, mineralen, suiker, vetten en organische zuren, de celwand uit cellulose, hemicellulose en lignine (Fig. 1).

cellular contents (44%)					cell-wall constituents (56%)		
crude protein	ash	sol. carbo-hydrates	org acids	hemicellulose	lignin	cellulose	
15	8	2	10	9	26	5	25
15	8	2	49			5	26
crude protein	ash	sol. carbo-hydrates	nitrogen-free extract			lignin	crude fibre

Fig. 1. Gemiddelde samenstelling van gras in Nederland volgens de Weender analyse (onder) en volgens de zinvolle opsplitsing volgens Van Soest (boven).

Naast deze zinvolle opsplitsing is ook nog vermeld de chemische samenstelling van gras volgens de 120 jaar oude Weender analyse. De opsplitsing volgens van Soest geeft een veel juister beeld van de beschikbare en niet-beschikbare stoffen in de plant voor alle diersoorten.

#### Vertering in verschillende diersoorten

Algemeen kan gesteld worden dat de stoffen uit de celinhoud voor alle diersoorten beschikbaar zijn. Verder kunnen éénmagige dieren nauwelijks iets van de celwandbestanddelen verteren, tenzij ze in de blinde darm of dikke darm beschikken over een bacterieflora, die celwanden kan afbreken. Zo moeten de kip, de gans, het varken en de mens leven van celinhoud. Sommige muize-soorten en het konijn kunnen iets van de celwanden verteren via de bacteriën in de blinde darm. De microflora in de grote blinde darm van het paard doet dat al beter. Het beste celwandverteringssysteem vinden we echter in de drie voormagen van de herkauwers, inclusief de koe en het schaap. Daardoor kunnen laatstgenoemde dieren celwandrijk ruwvoer verwerken, terwijl de eerstgenoemde dieren celwandarm krachtvoer moeten hebben om in leven te blijven. Tussen de verschillende herkauwers zijn er nog wat verschillen maar in het vervolg richten we ons op de koe als ruwvoerconsument.

#### Vertering in de koe

Het opgegeten gras en ander voer komt in de voormagen terecht en wordt daar afgebroken door de bacterieflora, zowel de celinhoud als de celwand. Daarbij is de celwandvertering slechter naarmate het lignine gehalte hoger is. Het dier leeft daarbij van de afbraakproducten en van het bacterie-eiwit. Dit houdt in dat de eiwitkwaliteit voor herkauwers van weinig belang is. De bacteriën maken tevens de nodige vitamines. De energie komt via de afbraakproducten uit de verteerde celinhoud en celwand beschikbaar voor het dier.

Deze verteerbaarheid is als volgt te schrijven:

$$V_{os} = \frac{100 \times \% \text{ celinhoud} + V_{cw} \times \% \text{ cw}}{100} - \text{Endogene excretie}$$

$V_{os}$  = schijnbare verteerbaarheid van organische stof

Celinhoud = 100 - % celwand (cw)

Endogene excretie = gal, onverteerde bacterieflora e.d.

$V_{cw}$  = verteerbaarheid van celwanden (varieert van 20-95%).

In getallen voor goed gras:

$$75 = \frac{100 \times 50 + 70 \times 50}{100} - 10$$



Op zulk gras met een verteerbaarheid van 75% en de daarbij behorende goede grasopname kan ca 20 liter melk geproduceerd worden boven het onderhoud. Oud gras en ander slecht ruwvoer met een verteerbaarheid van 50% is juist geschikt voor onderhoud zonder productie.

In het laboratorium kunnen we deze vertering in de 3 voormagen uitstekend nabootsen met behulp van de bacterien uit het penssap dat we via een fistel uit de koe halen

Vanuit deze verteerbaarheid kan verder gerekend worden naar netto energiesystemen als Zetmeelwaarde (ZW), voedereenheden melk (VEM) ed. In de bedrijfs-laboratoria wordt de verteerbaarheid, ZW en VEM minder nauwkeurig geschat uit het ruwe celstofgehalte.

In het dier neemt het gras nogal wat ruimte in als gevolg van de stevige structuur van de celwanden. Door herkauwen en verteren neemt het volume af, een proces dat ca 48 uur duurt (passage tijd in gans is 4 uur). Aangezien de ruimte in het dier vaak de beperkende faktor is, is het logisch dat de voederopname beter is naarmate het celwandgehalte lager is en de celwanden sneller verteerd worden.

Deze fysische beperking van de opname treedt niet op als het gras een heel hoge voederwaarde heeft ( $V_{os} > 80$ ). Dan regelt het dier de opname via de samenstelling van het bloed.

Met deze voorkennis is het mogelijk een inzicht te verkrijgen in de omvang en de wijze waarop verschillende factoren de kwaliteit van gras beïnvloeden. Hierna worden enkele hiervan behandeld.

#### Invloed van diverse factoren

Bij de behandeling van verschillende uitwendige factoren, moet steeds bedacht worden dat ze in de praktijk meestal gecorreleerd zijn. Zo gaat bijv. een hoge temperatuur meestal samen met veel straling en watergebrek. In veldproeven zijn de effecten van deze factoren dan ook moeilijk te ontrafelen. Dat lukt alleen goed in kassen en klimaatcellen waar de verschillende klimaatsfactoren afzonderlijk kunnen worden ingesteld. Veel van de te beschrijven informatie is op deze wijze verkregen.

#### Ouderdom/levensloop van de spruit

Het beeld van de verteerbaarheid bij veroudering van het gras in het voorjaar is weergegeven in fig. 2.

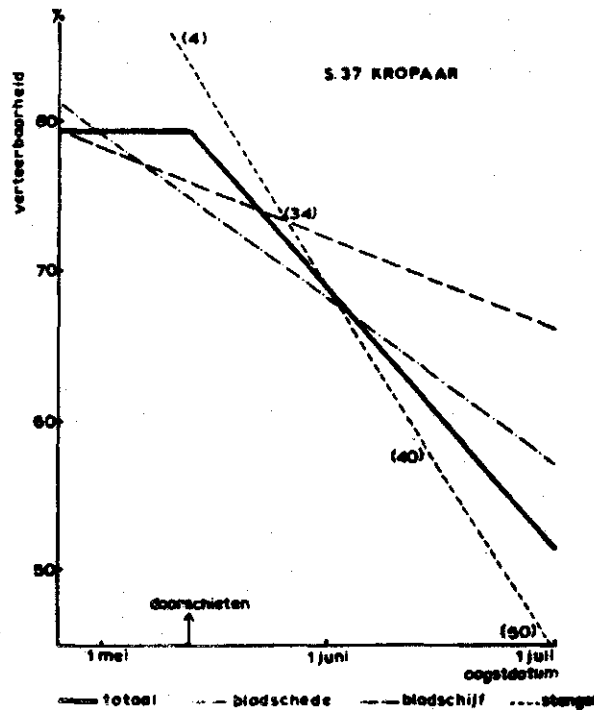


Fig. 2. Verloop van de verteerbaarheid in vitro van de droge-stof van verschillende organen van kropaar in het voorjaar. De cijfers tussen ( ) vermelden het stengelpercentage.

Uit deze figuur blijkt dat aanvankelijk de verteerbaarheid vrijwel gelijk blijft of iets daalt bij veroudering. In het vroege voorjaar worden alleen nog maar -goed verteerbare- bladeren gevormd. Gaat de stengel doorschieten en naderhand bloeien dan daalt de verteerbaarheid van het gras snel als gevolg van de zeer snelle daling van de verteerbaarheid van de stengel (sterke toename van het celwandgehalte van de stengel en van het lignine gehalte van de celwanden). Alle grassen vertonen dit algemene beeld, maar vroegbloeiende soorten en rassen eerder dan latere typen.

Bij een redelijke stikstof bemesting is het eiwitgehalte in het jonge gras hoog en in het oude gras laag. Dit is niet zozeer het gevolg van veroudering, maar veel meer van uitputting. De aanwezige stikstofvoorraad in de grond wordt gemakkelijk en snel opgenomen. Daardoor is het eiwitgehalte hoog in de nog geringe opbrengst van het jonge gras. Bij het ouder worden neemt de opbrengst toe maar de stikstofvoorraad in het gras weinig, dus daalt het eiwitgehalte door verdunning.

Het beeld van fig. 2 geldt voor de eerste snede, als de grassen doorschieten en gaan bloeien. Als in de daarop volgende sneden de spruiten weer overwegend

vegetatief zijn, dan treedt alleen veroudering op van bladschijven en bladscheden, dan is de daling van de verteerbaarheid met de ouderdom ook veel kleiner.

### Temperatuur

Het algemeen gevonden effect van de temperatuur op de verteerbaarheid komt tot uiting in Tabel 1.

Tabel 1: Invloed van temperatuur op de voederwaarde van de tropische grassoort Brachiaria ruziziensis.

Temperatuur dag/nacht °C	23/18	33/28
gr ds/pot	45.7	127.8
% stengel	35.8	55.7
% cw blad	47.2	53.7
% cw stengel	62.0	71.6
V <sub>cw</sub> blad	81.1	68.0
V <sub>cw</sub> stengel	70.2	55.2
V <sub>os</sub> totaal	77.7	64.5
% ruw eiwit	22.4	13.0

Bij de hoge temperatuur is in doorschietend gras het stengelaandeel groter, blad en stengel zijn rijker aan celwand en de verteerbaarheid van de celwanden is zeer sterk verlaagd (door een sterke lignine-vorming bij de hoge temperatuur). Het gevolg is een sterke verlaging van de verteerbaarheid. Ook is het eiwitgehalte lager door de grotere verdunning en de grotere stengeligheid.

Dit effect van de temperatuur heeft aanzienlijke invloed op de voederwaarde van het gras. Zo is in hetzelfde groeistadium de verteerbaarheid van gras het hoogste in het koele voorjaar en het laagste in juli/augustus. Evenzo is de verteerbaarheid van het gras in ons kille klimaat aanmerkelijk hoger dan in de hete tropen. Daarmee is de opname van het gras in de hete gebieden ook minder, met als gevolg dat in die streken de dieren gemiddeld juist in hun onderhoud kunnen voorzien en in onze streken tot aanzienlijke productie kunnen komen.

### Straling, stikstofbemesting en droogte

Algemeen geldt dat bij hogere lichtsterkte de fotosynthese groter is en daarmee de productie. Dit uit zich meestal in een lager eiwitgehalte (verdunning) en hoger oplosbaar koolhydraat gehalte, een iets lager celwand en ruwe celstof-

gehalte en een iets betere verteerbaarheid.

Daarentegen geeft een ruimere stikstofbemesting een hoger eiwitgehalte ten koste van de oplosbaar koolhydraten, terwijl het celwandgehalte en de verteerbaarheid soms iets lager of hoger zijn of geen effect tonen. Tropische grassen zijn arm aan koolhydraten zodat daar een ruimere stikstofbemesting meestal tot een lager celwand en een betere verteerbaarheid leidt.

Onder droge omstandigheden is de productiviteit vertraagd. Het gevolg is dat het eiwitgehalte wat hoger is en de verteerbaarheid soms wat beter.

### Soortverschillen

Er bestaan interessante soort- en rasverschillen.

Zo is gebleken dat Engels en Italiaans raaigras een hoge verteerbaarheid hebben ten opzichte van andere soorten. Kropaar, rietgras en roodzwenkgras en grote vossestaart hebben over het algemeen een veel lagere verteerbaarheid, terwijl andere in Nederlandse weilanden gangbare soorten tussen beide groepen in liggen.

Mondiaal gezien is Engels raaigras een buitenbeentje vanwege de goede verteerbaarheid van de celwanden, maar dat valt in Nederland niet zo sterk op doordat het grootste bestanddeel van onze weilanden door deze soort wordt ingenomen.

Ook bestaan er rasverschillen, niet zozeer in het goed verteerbare Engels raaigras, maar wel in verschillende slecht verteerbare soorten. Zo heeft men in het subtropische Cynodon dactylon (Bermudagrass) rassen gemaakt die 10% beter verteerbaar zijn en daardoor een 30% hogere dierproductie mogelijk maken. In verschillende andere belangrijke soorten zoekt men ook naarstig naar voedzamer typen.

De laatste jaren komt er steeds meer informatie beschikbaar over giftige bestanddelen in diverse grassen en andere voedergewassen. Hieronder vallen de tanninen, glucosiden, alkaloiden, oestrogenen, nitraat en mycotoxinen, die remmend/verstarend kunnen werken op de bacterieflora in de pens, verschillende lichaamsfuncties, vruchtbaarheid en voortplanting ed. De mycotoxinen komen van schimmels die op het gras groeien.

Sommige soorten en rassen zijn rijk aan zulke stoffen, andere arm. Alom selecteert men op typen met geringere gehalten, wanneer de betreffende soorten anderszins diverse gunstige eigenschappen bezitten.

### Conservering

De tot nu toe gepresenteerde informatie had betrekking op vers gras, zoals

dat gegroeid is en door ons netjes verzameld, gedroogd en geanalyseerd is. Daardoor is de getoonde informatie van toepassing op gras zoals het door het vee in de weide of bij zomer-stalvoeding op stal wordt gegeten. Het overschot aan gras dat niet in verse toestand wordt gegeten wordt geoogst en geconserveerd voor de slechte tijd (winter bij ons, droge tijd in sommige andere landen). Dit conserveren gaat altijd gepaard met verliezen, zowel in drogestof als in kwaliteit zodat de voederwaarde altijd achteruitgaat. De geringste verliezen treden op bij kunstmatig drogen, maar dit is tegelijk de duurste methode. Bij inkuilen (conserveren door zuurstofgebrek) bestaan de verliezen uit veldverliezen (bladspoeling) perssap, (met veel voedingsstoffen), onbruikbare randen, broei na het openen e.d. Bij hooien zijn de veldverliezen vaak aanzienlijk: bladverlies, schimmel, uitspoelen na regen, terwijl naderhand in de hooiberg broei kan optreden. De omvang van deze verliezen bij inkuilen en hooien belooft al gauw 25 à 30%. Daarbij moet niet vergeten worden dat bij beweiding en zomerstalvoeding de verliezen ook ongeveer dezelfde omvang hebben doordat gras door bevuilen, mestflatten e.d. onsmakelijk is en geweigerd wordt.

#### Samenvattende tabel

In tabel 2 worden de effecten van de verschillende uitwendige factoren in kwalitatieve zin nog eens samengevat.

Tabel 2: Invloed van de diverse factoren op de chemische samenstelling en voederwaarde van gras binnen redelijke grenzen.

	Licht-intensiteit	N-bemesting	Temperatuur	Droogte	Stengelvorming	Ouderdom
droge-stofproductie	+	+	+	-	+	+
droge-stofgehalte	+	-	±	+	±	+
% ruw eiwit	-	+	-	+	-	-
% opl. koolhyd.	+	-	-	-	±	±
% cw en rc	-	±	+	-	+	+
V <sub>os</sub>	±	±	-	+	-	-

+ = positief

- = negatief

± = effect klein en daardoor onduidelijk.

31e HETEROSISCURSUS 1980-1981Invloed van stralingsintensiteit en temperatuur op het productiepatroon en de kwaliteit van snijmais

P.C. Struik

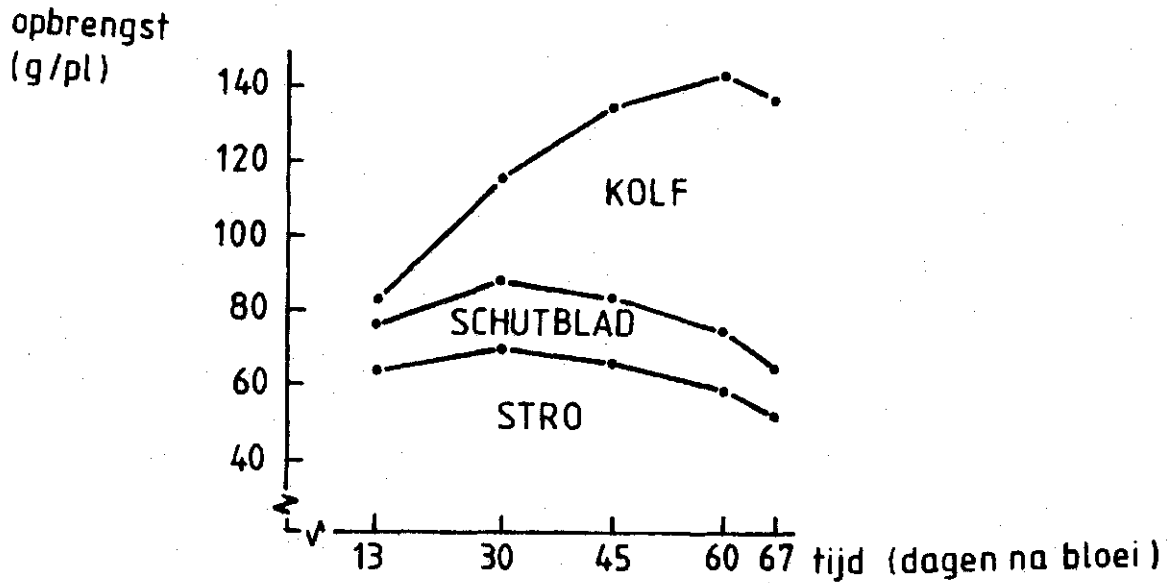
Algemeneinleiding

Mais is een (sub)tropisch gewas, waarvan het areaal zich de laatste jaren sterk naar het noorden heeft uitgebreid. Dankzij de inspanning van de veredelaars kwamen hybriden beschikbaar, die geschikt waren voor gebieden met kortere groeiseizoenen. Daardoor werd korrelproductie mogelijk tot in zuid-Canada, Frankrijk en zuid-Duitsland. Bovendien werd in de laatste decennia de teelt van mais als kuilvoer zeer snel populair in nog noordelijker gelegen streken, waaronder noordwest-Europa. De oecologische aangepastheid is aan de randen van het verspreidingsgebied natuurlijk niet optimaal. Dit komt het best tot uiting in de reactie op temperatuurverhogingen van de bodem in het voorjaar en in de effecten van lage lichtintensiteiten in het najaar. Zie hiervoor tabel 1 resp. figuur 1a en 1b.

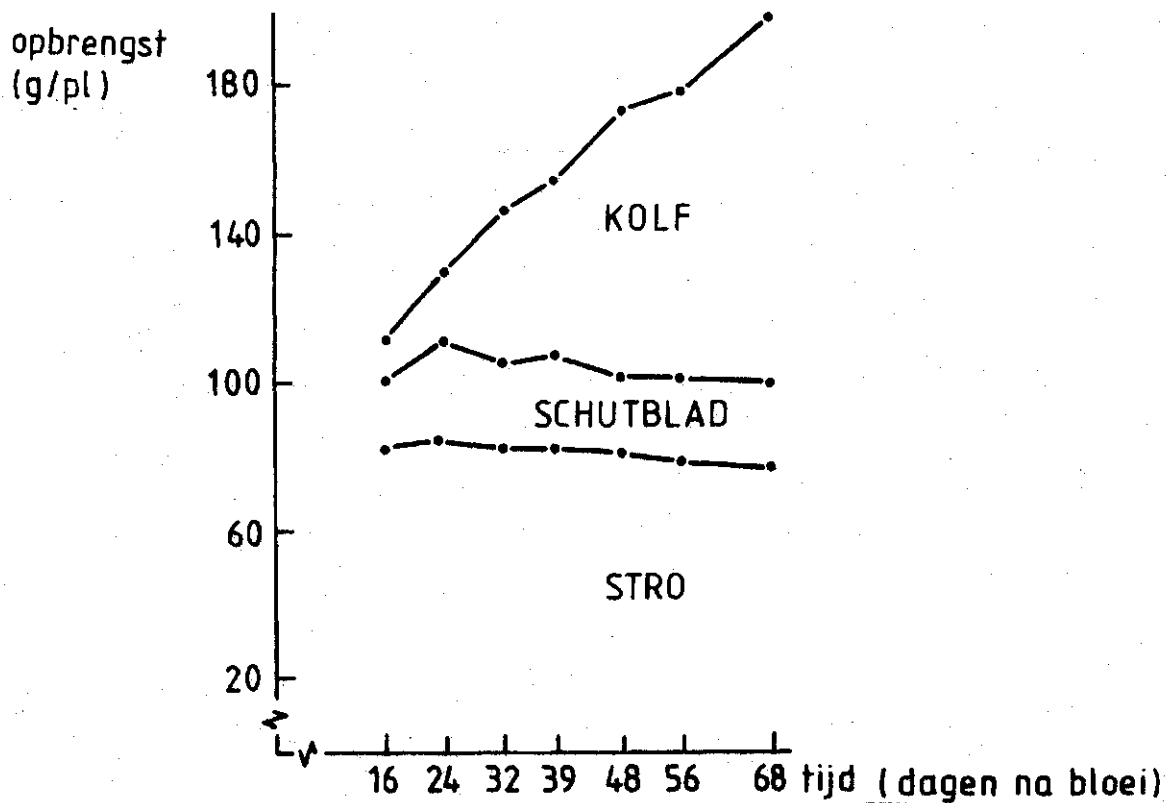
	stro-opbrengst	kolfopbrengst	totaal opbrengst
	ton/ha	ton/ha	ton/ha
controle	8.7	7.2	15.9
foliebedekking	9.4	8.9	18.4

Tabel 1. Opbrengstvergelijking van veldjes met verhoogde bodemtemperaturen in het voorjaar door een bedekking met transparant plastic folie en de controle (eindogst 10 oktober, Wageningen, 1977).

Let vooral op de daling van de stro- en schutbladopbrengsten in figuur 1a. Opbrengsten mogen dan in Nederland niet zo hoog zijn, de kwaliteit van het totale gewas is veel beter dan in de oorspronkelijke gebieden, juist dankzij lagere temperaturen in bepaalde fasen van de ontwikkeling. N.B. Voor een beschrijving van het begrip kwaliteit en zijn meetmethoden zie de voordracht van dr.ir. B. Deinum; "Invloed van uitwendige factoren op de kwaliteit van gras". In deze voordracht zal ingegaan worden op de opbrengst, samenstelling en kwaliteit van een snijmaïsgewas en de invloed, die temperatuur en licht hierop hebben.



Figuur 1a. Productiecurve na de bloei bij relatief weinig straling, kenmerkend voor Nederlandse omstandigheden.



Figuur 1b. Productiecurve na de bloei bij relatief veel straling.

#### 1. Samenstelling bij de eind oogst

Een snijmaïsgewas bestaat bij de eind oogst uit een mengsel van een aantal delen, die sterk uiteenlopende eigenschappen bezitten. De verhouding en de

samenstelling daarvan zijn afhankelijk van klimatologische, teeltkundige en genetische factoren.

Als voorbeeld staat in tabel 2 de samenstelling vermeld van twee rassen, die op de Nederlandse rassenlijst voorkomen. De zaaidichtheid in deze proef was overigens vrij laag: 7 planten/m<sup>2</sup>.

De verschillen in kwaliteit tussen deze beide rassen zijn (behalve in de korrels) groter dan de verschillen in aandeel. De verteerbaarheid van het totale gewas blijkt dan in dit geval voornamelijk samen te hangen met de kwaliteit van de vegetatieve delen en niet met de verhouding van de samenstellende delen.

	ETA IPHO		CIRCE	
	ds-aandeel	V <sub>os</sub>	ds-aandeel	V <sub>os</sub>
FRACTIE	(%)	(%)	(%)	(%)
Pluim	1.31	44.0	1.28	47.6
Kolfspil	11.52	59.1	10.14	68.4
Korrel	46.28	88.1	43.51	88.6
Schutblad + kolfsteel	10.72	63.1	11.75	65.5
Middennerf	2.02	46.4	2.12	56.3
Rest van de bladschijf	7.43	71.6	9.20	76.7
Bladschede	5.43	47.7	4.50	55.6
Stengelrand	9.94	44.9	13.21	54.4
Stengelmerg	5.35	65.3	4.29	73.6
Totaal gewas	100.00	71.6	100.00	75.4

Tabel 2. Het droge-stofaandeel (ds-aandeel) en de schijnbare verteerbaarheid van de organische stof (V<sub>os</sub>) van twee rassen (Bennekom, 1979; 7 pl/m<sup>2</sup>).

Zoals gezegd kunnen klimaatsfactoren de verhouding en de kwaliteit van de delen sterk beïnvloeden. Een sprekend voorbeeld hiervan is daglengte: lange dag zal bij gevoelige rassen het aandeel van de vegetatieve delen verhogen en het aandeel van de kolfspil en de korrel verlagen. Dit wil overigens niet automatisch zeggen dat de kwaliteit van het gehele gewas daardoor lager zal zijn.



## 2. Invloed van straling

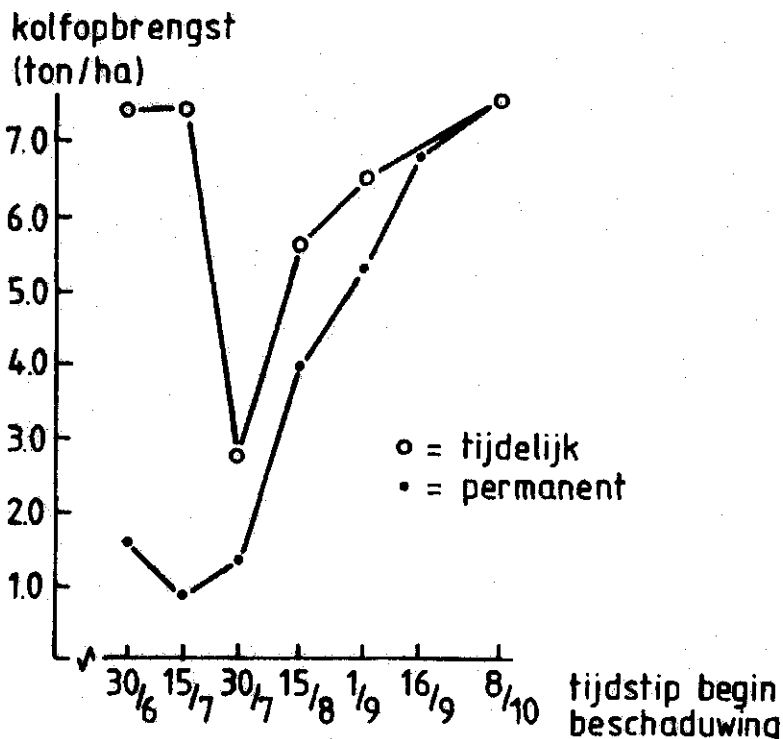
### 2.1. Opbrengst.

Mais wordt laat in het voorjaar gezaaid en heeft bovendien een zeer trage beginontwikkeling in vergelijking tot andere gewassen. Het gewas heeft ook pas het veld vol als de langste dag al weer voorbij is. Lichtgebrek is dus gezien de hoge lichtintensiteiten, de geringe lichtonderschepping en de lage temperaturen niet erg waarschijnlijk in de maanden mei en juni.

In 1980 werd in Achterberg een onderzoek gedaan naar de effecten van weinig licht gedurende korte en lange perioden vanaf 30 juni tot aan de eind oogst. De behandelingen met weinig licht werden gerealiseerd door netten boven de veldjes op te hangen, die een deel van het licht onderschepten. In bijgaand schema staan de behandelingen en enige effecten weergegeven.

In de figuren 2 en 3 is het verloop van de kolf- en de totaal opbrengst uitgezet tegen het begintijdstip van de beschaduwing. Bij tijdelijke beschaduwing is er een maximaal effect tijdens de bloei. Permanente beschaduwing heeft het meeste effect indien deze voor de bloei al begint.

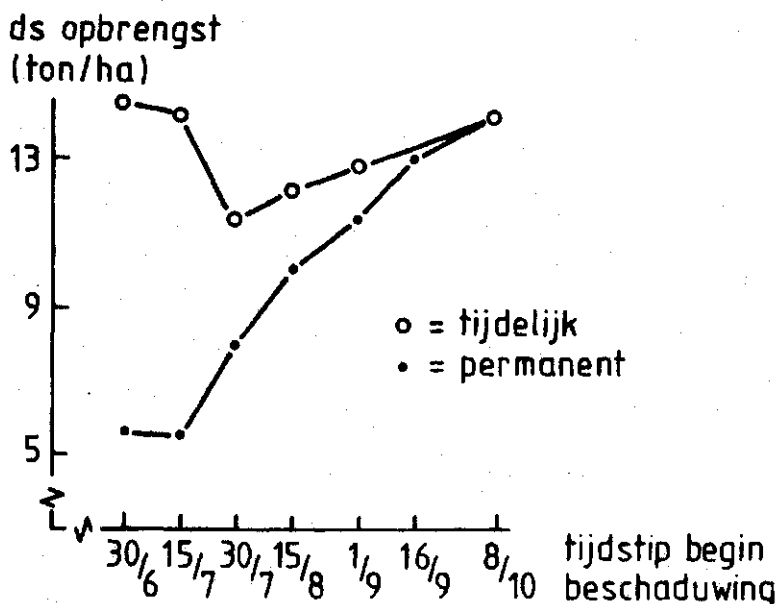
De relatief hoge producties bij langdurige beschaduwingen werden in verschillende jaren en zowel in veldproeven als in kasproeven gevonden.



Figuur 2. Het verloop van de kolfopbrengst uitgezet tegen het begintijdstip van tijdelijke en permanente beschaduwingen.

Er bestaat een sterk verband tussen de kolfopbrengst en het aantal gevulde korrels of de kolflengte. Verder is de correlatie tussen kolfopbrengst en

totaal opbrengst zeer hoog, hoewel de punten voor de beide behandelingen, die op 30/7 zijn gestart, enigzins van de lijn afwijken. Het is gebleken, dat de variatie in opbrengst van de vegetatieve delen vrij gering is en in dezelfde richting bevorderd wordt. (Hellingshoek van de regressielijn is echter slechts 1.2)



Figuur 3. Het verloop van de totaal opbrengst uitgezet tegen het begintijdstip van tijdelijke en permanente beschaduwingen. (Achterberg, 1980).

## 2.2. Kwaliteit.

Na de bloei stopt de mineraalopname en de celwandvorming spoedig vrijwel geheel. De gewichtstoename komt daarna geheel voor rekening van de koolhydraten, die als zetmeel in de kolf of als korte koolhydraten in het stro worden opgeslagen. De verteerbaarheid blijft vrijwel gelijk na de bloei: het gehalte van volledig verteerbare niet-structurele koolhydraten neemt toe, daardoor neemt het gehalte aan minder verteerbare celwanden af, maar de kwaliteit van die celwanden neemt door verhouting (lignine) ook af. Lichtintensiteit na de bloei beïnvloedt zeer duidelijk de aanmaak van de niet-structurele koolhydraten en daarmee het celwandgehalte, maar de teruggang in kwaliteit van de celwanden slechts onder extreme omstandigheden. Zie hiervoor tabel 3.

Periode	periode schematisch	fysiologische karakterisering	invloed van beschaduwing op plantkenmerken	productie 1)
30/6 - 15/7	—	bladafsplitsing/sten-geïstrekking/vorming bloeiwijzen	kortere en dunnere stengel/lagere LAI	22.3
30/6 - 8/10	—			24.6
15/7 - 30/7	—	voltooiing van het vegetatieve apparaat/	lagere LAI/bloei- vertra- ging en steriliteit van beide bloeiwijzen	22.8
15/7 - 8/10	—	voltooiing van bloei- wijzen		12.1
30/7 - 16/8	—	bloei en korrelzet- ting	kleinere kolf en minder korrels	-27.8
30/7 - 8/10	—			27.2
16/8 - 1/9	—	begin korrelvulling	korrelabortie/kleinere korrels	25.4
16/8 - 8/10	—			61.9
1/9 - 16/9	—	korrelvulling	snellere afsterving/ grotere gevoeligheid voor Fusarium	62.5
1/9 - 8/10	—			52.5
16/9 - 8/10	—	korrelvulling en afsterving	snellere afsterving/ grotere gevoeligheid voor Fusarium	--

1) cijfers geven voor tijdelijke beschaduwing:

productie na de beschaduwing - productie van de controle in  
dezelfde tijd uitgedrukt in kg/ha/dag.

cijfers geven voor langdurige beschaduwing:

(werkelijke opbrengst - opbrengst voorspeld uit tijdelijke  
beschaduwing)/aantal dagen na behandeling, eveneens uitge-  
drukt in kg/ha/dag.

		$V_{os}$	$V_{cw}$	cw-%
1979	ULA 100%	78.1	70.8	38.2
	ULA 45%	75.7	70.7	45.5
	CLARA 100%	77.4	71.1	40.8
	CLARA 45%	75.4	71.4	47.8
1980	KWS 765 100%	77.7	74.0	38.1
	KWS 765 35%	73.8	65.8	45.2

Tabel 3. De verteerbaarheid van de organische stof ( $V_{os}$ ) en van de celwanden ( $V_{cw}$ ) en het celwandgehalte (cw-%) van drie rassen met twee lichtintensiteiten gemiddeld over drie temperaturen (kasproef 1979 en 1980).

Binnen elk ras bestaat er een zeer goed verband tussen celwandgehalte en verteerbaarheid (correlatiecoëfficiënt variërend van 0.91 tot 0.94;  $n = 6$ ). Voor de bloei beïnvloedt de lichtintensiteit de stengeldiameter, de planthoogte en de bladhoeveelheid. De veranderingen in de uiteindelijke gehalten van het structuurweefsel zijn hierdoor echter gering, waardoor de kwaliteit ook niet sterk verandert.

Lage stralingsintensiteit tijdens en vlak voor de vrouwelijke bloei is catastrofaal voor de opbouw van de kolf en beperkt daardoor de opslagmogelijkheid voor koolhydraten. Een deel van de na de bloei beschikbaar komende energie zal dan aangewend worden voor de productie van extra celwanden. Er treedt echter ook versnelde afsterving op (althans onder Nederlandse omstandigheden). Het celwandpercentage zal derhalve zeer hoog zijn en de verteerbaarheid laag.

### 3. Invloed van de temperatuur

#### 3.1. Opbrengst.

Zoals gezegd is mais een warmteminnende soort, die in ons klimaat met recht een koude start heeft. Een temperatuurverhoging tijdens de beginontwikkeling zal dan ook opbrengstverhogend werken. Een hogere temperatuur na het zesbladstadium versnelt echter de generatieve ontwikkeling meer dan de productie, waardoor de droge-stofopbrengst op het moment van de bloei geringer zal zijn (bij een bepaalde lichtintensiteit). Immers de periode van zesbladstadium tot bloei is bij hogere temperatuur korter, nog afgezien van de grotere verliesposten (bijv. door respiratie) en de geringere bladoppervlakte. Het raseffect op de temperatuurreactie is echter groot.

Na de bloei geeft een hogere temperatuur een versnelde korrelvulling en veroudering, leidend tot een geringere opbrengst op het moment van hardrijpheid van de korrels. Omdat in Nederland het gewas altijd onrijp geoogst wordt is een hogere temperatuur dan normaal echter zonder meer gunstig.

In het onderstaande schema worden enkele temperatuureffecten samengevat.

Periode	Temperatuurinvloed
zaai - opkomst	minimum temperatuur $\pm 9^{\circ}\text{C}$ , optimum temperatuur $30^{\circ}\text{C}$ tijdens de kieming kan de latere ontwikkeling ook beïnvloed worden.
opkomst - pluimaanleg	bladaantal en bladoppervlakte van de onderste bladeren bladafsplittingsnelheid duur van deze fase vermindering daglengtegevoeligheid
pluimaanleg - vrouwelijke bloei	bladoppervlakte ontwikkelingssnelheid pluimomvang kolfomvang synchronisatie van de beide bloeiwijzen planthoogte stengeldiameter
vrouwelijke bloei-oogst	korrelvullingsnelheid bladoppervlakte duur rijpheid bevruchting abortie
algemeen	fotosynthese transportsnelheden celgroei transpiratie respiratie ontwikkeling

Er bestaan ook aanzienlijke effecten van temperatuurritmes bij mais: hierop zal echter niet ingegaan worden.

### 3.2. Kwaliteit.

De temperatuur beïnvloedt de kwaliteit voornamelijk via:

1. lagere hoeveelheid volledig verteerbare koolhydraten door grotere onderhoudsverliezen.
2. de kwaliteit van de celwanden, die lager is ten gevolge van een zeer sterke temperatuurafhankelijkheid van de lignificatie.
3. versnelde ontwikkeling van het gewas,
4. ook relatief veel kortere levensduur van het blad.

Gebleken is dat een hogere temperatuur na de korrelzetting de kwaliteit van de meeste celwanden slechts matig beïnvloedt. De veroudering gaat weliswaar wat sneller, de afname in celwandverteerbaarheid daarmee ook, maar de uiteindelijke waarde bij rijpheid van het gewas is niet lager voor de hogere temperaturen. Zie tabel 4.

	30/24	24/18	18/12	gemiddeld
ULA (1979)	72.2	71.7	68.5	70.8
CLARA (1979)	71.7	72.5	69.2	71.1
KWS 765 (1980)	73.6	72.2	76.1	74.0
Gemiddeld	72.6	72.1	71.3	

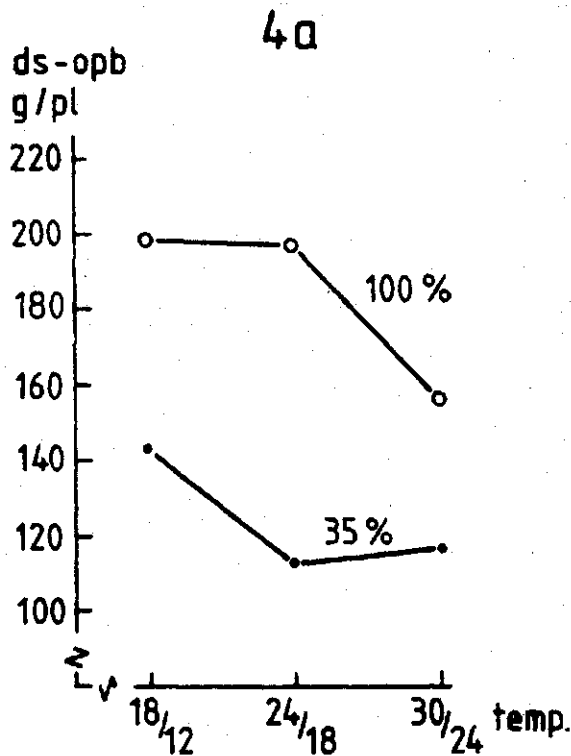
Tabel 4. De verteerbaarheid van de celwanden van het gehele gewas (in procenten), zoals die voor drie rassen bij drie verschillende temperaturen na de korrelzetting gevonden werd.

Hieruit valt af te leiden, dat de grote verschillen in kwaliteit tussen tropische en Nederlandse mais moeten ontstaan tijdens de aanmaak van de celwanden in de vegetatieve delen voor de bloei. Een bepaald enzym, dat betrokken is bij celwandverhouding, is inderdaad zeer temperatuurgevoelig. De verteerbaarheid bij verschillende temperaturen tijdens de stengelstrekking is nog punt van onderzoek.

### 4. Interactie tussen temperatuur en straling

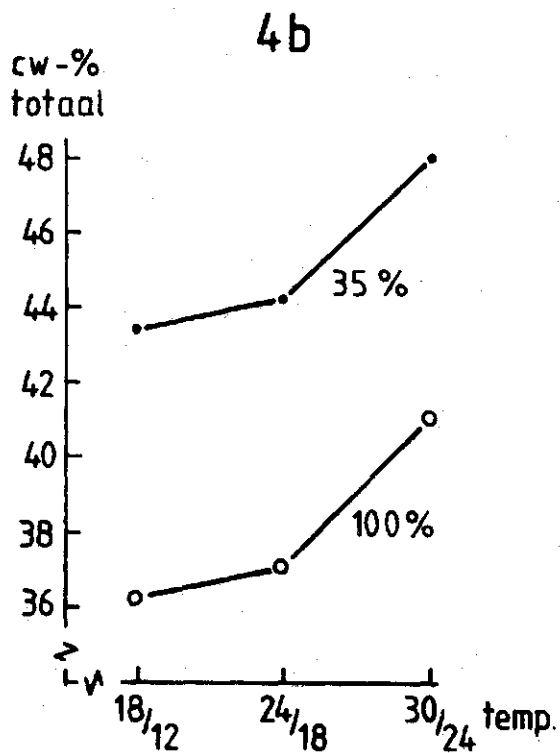
De effecten van temperatuur en straling zijn niet los van elkaar te zien.

In de praktijk is een hoge temperatuur vaak gekoppeld aan een hoge stralingsintensiteit en omgekeerd. Bovendien hebben beide een belangrijke invloed op de hoeveelheid beschikbare energie. In een fytotron zijn beide factoren wel te scheiden. Wij hebben slechts gekeken naar de interacties tijdens de korrelvulling. In die periode blijkt er een duidelijke -rasafhankelijke- interactie aanwezig te zijn voor de droge-stofopbrengst. Zie figuur 4a. Ten aanzien van de kwaliteit is deze interactie echter meestal afwezig. Zie figuren 4b en 4c.

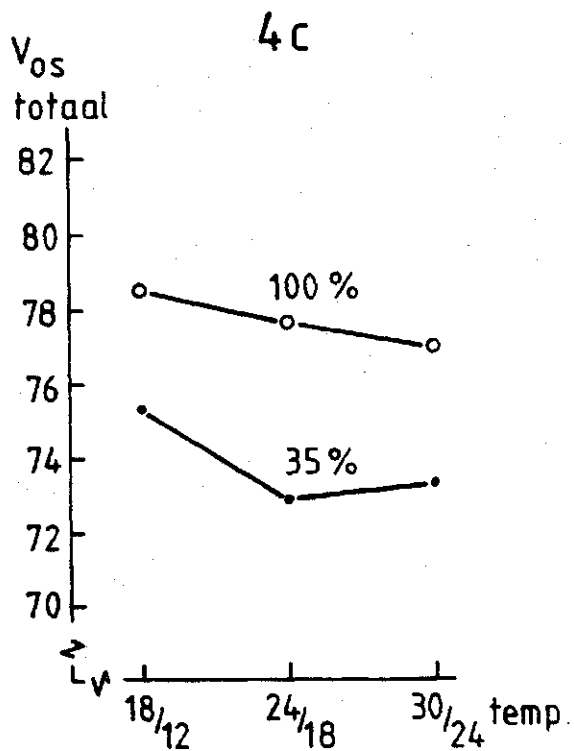


Figuur 4a. Het effect van de temperatuur op de totale droge-stofopbrengst na de korrelzetting, bepaald bij twee lichtniveaus. Als voorbeeld is genomen ras KWS 765, kasproef 1980.





Figuur 4b. Het effect van de temperatuur op het celwandgehalte van het gehele gewas, indien de temperatuurbehandeling na de korrelzetting start en plaatsvindt bij twee lichtniveaus.



Figuur 4c. Het effect van dezelfde temperatuurbehandelingen op de verteerbaarheid van het gehele gewas.

## 31e Heterosiscursus 1980/'81

Veronkruiding van grasland; oorzaken en maatregelen

Ir. M. Hoogerkamp (CABO, Wageningen)

Wat is onkruid?

De betekenis van het woord onkruid levert bij velen weinig problemen op. Problemen komen echter vaak wel wanneer men precies moet definiëren wat onder onkruid wordt verstaan. Een korte definitie is "een plant of groep planten die op de plaats waar ze voorkomen niet wordt gewenst". Een andere, eveneens korte definitie is: "een plant of groep planten die de beheerder stoort in zijn doelstelling".

Essentieel is in dit verband dat onkruid een antropocentrisch en subjectief begrip is; dat wil zeggen dat de mens en wel in het bijzonder de beheerder van een stuk grond of water bepaalt welke planten als kruid en welke als onkruid worden bestempeld. Een enkele keer bepalen anderen dit; bijvoorbeeld, de wetgever (distelverordeningen).

Om te kunnen zeggen wat in grasland onkruid is moeten eerst de doelstellingen van de beheerder geformuleerd worden. Het maakt namelijk een groot verschil of hij zoveel mogelijk kwalitatief goed ruwvoer per oppervlakte-eenheid wil produceren, of dat met minder kan worden volstaan; dit laatste kan bijvoorbeeld het geval zijn wanneer de veebezetting per ha gering is. Andere belangrijke aspecten die hierbij een rol kunnen spelen zijn: de manier van stikstofvoorziening (meststoffen of leguminosen), de landschappelijke waarde (bergweiden, grasland in landschapsparken ed.) en de biologische waarde (vogel- en/of plantenreservaat).

In het volgende zal uitsluitend worden ingegaan op intensief gebruikt grasland, dat veel en goed ruwvoer moet produceren.

Waardering van grasland

Van de zeer vele plantesoorten die in grasland kunnen voorkomen is slechts een zeer beperkt aantal niet geschikt als veevoer, bijvoorbeeld omdat ze giftig zijn voor het vee (moeraspaardestaart - Equisetum palustre), omdat ze de kwaliteit van de melk verminderen (kraailook - Allium vineale) of omdat ze door

.../2

het vee (vrijwel geheel) gemeden worden (distelsoorten - Cirsium spp. en brandnetels - Urtica spp.). De overige soorten zijn vrijwel allen geschikt als veevoer; er zijn echter zeer grote verschillen in waarde als graslandplant. Sommige soorten worden slecht opgenomen door het vee (smele - Deschampsia caespitosa), geven problemen bij het maaien (pollen van rietzwenkgras - Festuca arundinacea), geven grote verliezen bij het hooien (paardebloem - Taraxacum officinale) of produceren weinig (straatgras - Poa annua).

In het verleden is op allerlei manieren getracht deze verschillen in waardering te objectiveren. In Nederland wordt veelal gewerkt met de door De Vries e.a. (1942) gegeven waarderingscijfers; in tabel 1 worden hiervan enkele voorbeelden gegeven.

Tabel 1. De waarderingscijfers van enkele graslandplanten (een hoger cijfer betekent een grotere waarde als graslandplant).

Engels raaigras ( <u>Lolium perenne</u> )	10
beemdlangbloem ( <u>Festuca pratensis</u> )	9
witte klaver ( <u>Trifolium repens</u> )	8
witbol ( <u>Holcus lanatus</u> )	5
pinksterbloem ( <u>Cardamine pratensis</u> )	3
madeliefje ( <u>Bellis perennis</u> )	1

Om allerlei redenen zijn deze waarderingscijfers echter minder absoluut dan wel wordt gedacht; redenen hiervoor zijn bijvoorbeeld:

- a) de waarde van een soort kan mede bepaald worden door het aandeel dat wordt ingenomen in het bestand en soms ook door het verspreidingspatroon. Een gering percentage witte klaver kan bijvoorbeeld een positieve invloed hebben op de voederkwaliteit van het ruwvoer, terwijl een hoog percentage schadelijk kan zijn. Eenzelfde percentage kweek (Elytriga repens) is bij verspreid voorkomen minder schadelijk dan bij voorkomen in haarden.
- b) bij vrijwel alle soorten komen rassen (oecotypen) voor, die in allerlei opzichten van elkaar kunnen verschillen.
- c) de waarde van een graslandplant kan, al naar de omstandigheden sterk verschillen. Wordt kweek in een jong stadium beweid, dan wordt ze veel beter door het vee gevreten dan in een ouder stadium.

Met behulp van de waarderingscijfers kan de hoedanigheidsgraad van het grasland worden berekend. Daartoe worden de gewichtspercentages waarmee de soorten in het bestand voorkomen vermenigvuldigd met hun waarderingscijfers; het geheel wordt opgeteld en gedeeld door 100. Een grasmat bestaande uit 50% Engels raaigras en 50% witbol heeft dus een hoedanigheidsgraad van

$$\frac{50 \times 10 + 50 \times 5}{100} = 7.5.$$
 Door deze hoedanigheidsgraad te vermenigvuldigen met de bedekkingsgraad en dit te delen door 10 kan men tenslotte nog het waarderingsgetal berekenen.

### Groeiomstandigheden

Bij oud(er) grasland wordt de botanische samenstelling in sterke mate bepaald door een aantal groeiomstandigheden; N-bemesting, P- en K-voorziening, ontwateringstoestand, gebruikswijze en zuurgraad zijn hier voorbeelden van. De aanwezigheid van veel Engels raaigras wijst erop dat betreffend grasland intensief wordt gebruikt (vooral beweiding) en, landbouwkundig gezien, een goede zuurgraad en vocht- en voedingszoutenvoorziening heeft. Veel duizendblad (Achillea millefolium) wijst daarentegen op droogte en veel kruipend struisgras (Agrostis canina) op hooilandgebruik en een arme en zure grond (zie voor meer gegevens: Kruijne ea, 1967).

Vele factoren, die de botanische samenstelling van de grasmat beïnvloeden, kunnen ook direkt een invloed hebben op de landbouwkundige waarde van het grasland. Droogte bijvoorbeeld kan duizendblad, een soort met een laag waarderingscijfer, geven en bovendien een slechte groei van de grasmat veroorzaken.

### Graslandverbetering

Graslandverbetering kan gericht zijn op de verbetering van allerlei in het minimum verkerende factoren zoals: perceelsvergroting, egalisatie van het oppervlak, vergroting van de draagkracht en verbetering van de botanische samenstelling. Verbetering van de botanische samenstelling geeft een verhoging van het waarderingsgetal. Door echter tevens de factor, die de oorzaak is van het voorkomen van de ongewenste soorten te verbeteren wordt het effect van de verbetering aanzienlijk vergroot. Indien bijvoorbeeld de ontwateringstoestand en de botanische

samenstelling te wensen overlaten, geeft ontwatering gecombineerd met herinzaai in allerlei opzichten voordelen:

- het ingezaaide Engels raaigras produceert meer en beter voer dan de oude vegetatie;
- Engels raaigras produceert bij een goede ontwatering meer dan bij wateroverlast;
- door ontwatering wordt de draagkracht veelal vergroot;
- het Engels raaigras zal zich op een goed ontwaterde grond langer kunnen handhaven dan op een slecht ontwaterde grond.

Een eerste stap bij de verbetering van de botanische samenstelling van grasland is dus het opsporen van de factoren die de oorzaak vormen van de ongewenste situatie. Deze liggen soms voor de hand (wateroverlast), doch soms ook niet (het ontbreken van een actieve bodemfauna). Verbetering van groeiomstandigheden is soms gemakkelijk en door een individuele boer uit de voeren (opheffen van fosfaatgebrek); soms is ze moeilijk en is een veel ruimere aanpak nodig (de ontwatering van een polder).

#### Verbetering van de botanische samenstelling

Al naar mate van het tempo waarin men de verbetering wenst door te voeren kunnen verschillende methoden worden toegepast:

##### a) Verbetering langs natuurlijke weg.

Naarmate de groeiomstandigheden voor een soort beter zijn, is de concurrentiekracht ten opzichte van de overige soorten groter. Bij een intensief gebruik en een goede bemesting, watervoorziening en verzorging van de grasmat kunnen de, landbouwkundig gezien, goede soorten zich ontwikkelen ten koste van de overige soorten. Op deze manier is het in principe mogelijk de botanische samenstelling van grasland te verbeteren, uitsluitend door verbetering van de groeiomstandigheden. De snelheid waarmee de botanische samenstelling verbetert is afhankelijk van onder andere het aandeel en de aard van de ongewenste soorten en de mate waarin de groeiomstandigheden optimaal worden gemaakt voor de gewenste soorten.

Verbetering langs natuurlijke weg kan een positieve uitwerking hebben op de kwaliteit van het grasland op korte termijn (betere groei- en/of gebruiksomstandigheden) en dit effect kan naderhand worden versterkt doordat

de botanische samenstelling zich geleidelijk verbetert. Dit laatste proces kan soms lang (10 à 20 jaar) duren.

Soms is verbetering van de groei- en gebruiksomstandigheden niet of nauwelijks mogelijk zonder dat de grasmat vernietigd wordt; diepploegen, bezanden en egalisatie zijn hiervan voorbeelden.

b) Selectieve onkruidbestrijding

Bij de verbetering langs natuurlijke weg worden de ongewenste soorten (het "onkruid") door de gewenste soorten verdrongen. Bij onkruidbestrijding worden de ongewenste soorten gedood. Een enkele keer is een dergelijke ingreep vooral gericht op de doding van een bepaalde soort (giftige planten of planten die de melk bederven); soms ook op ongewenste soorten, die zich snel kunnen uitbreiden (de akkerdistel - Cirsium arvense). De onkruidbestrijding heeft echter meestal tot doel het voor de gewenste soorten gemakkelijker te maken zich uit te breiden. Kunnen de gewenste soorten de open gevallen ruimte niet bezetten, dan heeft de ingreep, landbouwkundig gezien, meestal weinig zin omdat dan dezelfde of andere onkruiden terug zullen komen.

Verschillende onkruiden zijn mechanisch (afmaaien, uitsteken) en/of chemisch te bestrijden, zonder dat de aanwezige goede grassen noemenswaard geschaad worden. Met het huidige assortiment aan bestrijdingsmethoden zijn vrijwel alle dicotyle onkruiden en ook verschillende schijngrassen te bestrijden; ten aanzien van de ongrassen zijn de mogelijkheden, ondanks intensief onderzoek, nog steeds zeer beperkt.

c) Bijzaai

Indien de grasmat onvoldoende goede soorten bevat zou dit in theorie verbeterd kunnen worden door gras- en/of klaverzaad in de grasmat te zaaien. Het probleem is echter dat de zaden in een bestaande grasmat meestal een slecht kiembed aantreffen en dat eventueel toch nog ontstane kiemplanten vaak zoveel concurrentie van de oude grasmat ondervinden, dat ze weinig kans krijgen zich verder te ontwikkelen. Door het graszaad te mengen met een kiemsubstraat, de grond oppervlakkig te bewerken en/of het zaad met speciale zaaimachines ("sod seeders") in de grond te brengen heeft men getracht deze techniek te verbeteren.

d) Doorzaai

Een aantal alles dodende herbiciden biedt de mogelijkheid de grasmat te doden zonder dat de grond hoeft te worden bewerkt. Het uitzaaien van

(gras)zaad in de aldus gedode grasmat geeft, door het ontbreken van een goed kiembed, echter zelden goede resultaten. De eerder genoemde "sod seeders" maken het mogelijk om met doorzaaien goede resultaten te bereiken. Vooral op gronden die zich minder goed lenen voor herinzaai is dit van praktisch belang.

e) Herinzaai

Bij herinzaai wordt de grasmat vernietigd, een zaaibed gemaakt en graszaad ingezaaid. Herinzaai kan direct na de vernietiging van de grasmat plaatsvinden; maar op hiervoor geschikte gronden kunnen ook eerst één of meer tussengewassen worden geteeld. De voordelen hiervan ten aanzien van het grasland kunnen zijn dat de oude grasmat beter vernietigd kan worden en/of andere noodzakelijke werkzaamheden (bijvoorbeeld egalisatie) beter kunnen worden uitgevoerd.

De grasmat kan mechanisch worden vernietigd, waarbij de ploeg, de frees en de overtopfrees de meest gebruikte werktuigen zijn. Bij het voorkomen van wortelonkruiden (kweek) moeten vaak extra bewerkingen worden uitgevoerd.

In dit laatste geval kunnen echter ook daartoe geschikte herbiciden (glyfosaat, dalapon) worden ingezet, waarna met de genoemde werktuigen een zaaibed wordt gemaakt.

Zaadmengsels

De voor het bij-, door-, en herinzaaien gebruikte zaadmengsels verschillen, wat betreft hun soortensamenstelling, vrij sterk. De voornaamste variabelen waarmee bij de samenstelling rekening wordt gehouden zijn de gebruikswijze van het grasland, de vochthoudendheid van de grond en de wenselijkheid om witte klaver in het bestand te hebben. In de jaarlijks verschijnende Beschrijvende Rassenlijst voor Landbouwgewassen worden de belangrijkste mengsels beschreven.

In vrijwel alle mengsels komt veel Engels raaigras voor; in de jonge grasmat domineert deze soort veelal zeer sterk.

Literatuur

Kruijne, A.A., D.M. de Vries en H. Mooi (1967) Bijdrage tot de oecologie van de Nederlandse graslandplanten  
Versl. Landbouwk. Onderz. 696.

W7

Vries, D.M. de, M.L. 't Hart en A.A. Kruijne (1942) Een waardering van gras-  
land op grond van de plantkundige samenstelling  
Landb.k. Tijdschrift 54: 245-265.



31<sup>e</sup> Heterosiscursus 1980/81

STAND EN PERSPECTIEVEN VAN "REMOTE SENSING" VOOR  
LANDBOUWGEWASSEN

door

ir. Th.A. de Boer

(Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek, Wageningen)

Inleiding

Tegenwoordig komt men geregeld de woorden Remote Sensing tegen. Iedereen heeft daar zijn eigen interpretatie bij. Letterlijk vertaald uit het Engels, zouden we het "voelen of aftasten op afstand" moeten noemen. In Frankrijk gebruikt men de woorden "tele detection", dus opsporen op afstand. Sommige Nederlanders gebruiken dan ook de term "tele detectie". De Duitsers gebruiken het woord "Fernerkundung", dus iets op afstand vertaalen. Tot nu toe is er geen gangbaar Nederlands woord, zodat wij de voorkeur geven aan de internationaal meest gangbare worden "Remote Sensing" (RS). Wat uiteraard niet betekent, dat in artikelen en voordrachten andere omschrijvingen, die in gangbaar Nederlands het begrip omschrijven, ook wel te gebruiken zijn.

De meest voorkomende RS is het met de ogen waarnemen van organismen of objecten. Iedereen die in het onderzoek waarnemingen aan landbouwgewassen of andere begroeiingen doet, maakt gebruik van zijn ogen. Men noemt dit over het algemeen visuele waarnemingen. We noemen b.v. het vast stellen van de diverse groeistadia als bladstadium, in aar komen, in bloei komen, etc. Ook worden waarnemingen over de kleur van het gewas, de bedekking, welke plantesoorten er in grasland en andere vegetaties voorkomen, visueel gedaan.

Om dergelijke visuele waarnemingen vast te leggen maken we meestal gebruik van een aantekenboekje of een cassetterecorder.

Een andere wijze van RS is gebruik maken van een fototoestel, zodat de informatie in een emulsie wordt vastgelegd en door een chemisch proces (ontwikkelen) in beeldvorm zichtbaar wordt gemaakt.

Wanneer men een camera onder een vliegtuig hangt kan men beelden (luchtfoto's) van veel grotere oppervlakten en van begroeiingen maken. Het voordeel is dat men de begroeiingen door er bovenop te kijken met veel minder afstandsverschillen kan "bekijken" dan dat men er op de grond staande van opzij

tegenaan kijkt. Door de foto's zgn te onthoeken heft men geometrische vertekeningen zelfs op. Hierdoor mag men onafhankelijk van de plaats op het beeld de begroeiingen meer met elkaar vergelijken.

Op afstand kan men in één beeld zaken met elkaar vergelijken, die men op de grond niet naast elkaar kan vergelijken. Men ziet patronen, die op de grond moeilijk zijn te overzien, op afstand krijgt men een synoptisch beeld. Bij de fotografie vanuit vliegtuigen maakt men gebruik van zwartwit films en kleurenfilms. Naast zwartwit films die alleen gevoelig zijn voor het zichtbare licht, heeft men dergelijke films die voor het nabij infrarood (NIR) gevoelig zijn. Dit is een golflengteband (700-900 nanometer), die aansluit op het zichtbare rood, waarvoor ons oog niet gevoelig is. De hiervoor gevoelige kleurenfilm heeft het voordeel dat hij naast een emulsielaag die gevoelig is voor het NIR, dat in rood wordt weergegeven, ook nog een groengevoelige en een roodgevoelige laag heeft, die deze kleuren echter niet in de oorspronkelijke kleuren weergeeft, maar respektievelijk als blauw en groen. Vandaar dat deze film met de naam "false colour" wordt betiteld.

Deze film heeft het voordeel dat hij met de NIR-gevoelige laag de mate van reflectie van genoemd spectraal gedeelte kan tonen. Deze mate van reflectie wordt voor begroeiingen in belangrijke mate bepaald door de bedekking en bij volledige bedekking tot een bepaalde grens door het aantal lagen bladeren.

Deze wijze van vastleggen op film van intensiteit van reflectie in verschillende banden van het spectrum heeft bepaalde voordelen, echter ook nadelen. Voordelen zijn dat het ruimtelijk scheidend vermogen groot is, zeker met de moderne optiek en filmemulsie.

Een nadeel is dat de spektrale scheiding niet volledig is, men heeft met een zekere overlap per emulsielaag te maken. Ook is de verhouding van de reflectieverschillen niet evenredig met de verschillen in densiteit die in de emulsielagen erdoor worden veroorzaakt, met andere woorden het verloop is niet lineair. Hierdoor ontstaat informatieverlies.

Maakt men gebruik van foto-elektrische wijze van vastleggen van de reflectie van het aardoppervlak, in plaats van de foto-chemische, zoals bij een film, dan vermijdt men deze nadelen. Bovendien kan men een veel groter gebied van het elektromagnetisch spectrum vastleggen, met name verder in het NIR, het thermisch IR en het microgolfg gebied.

Ook heeft men de informatie in de vorm van een hoeveelheid elektrische

stroom, die lineair samenhangt met de gereflekteerde of geëmitteerde energie door het aardoppervlak. Een voordeel is dat vanuit een satelliet via een zender deze hoeveelheden elektriciteit naar een ontvangststation op aarde overgebracht kan worden. Dit geeft de mogelijkheid met computers grote hoeveelheden informatie op te slaan, doelgericht te bewerken en te vergelijken met andere informatie.

#### Doel van het onderzoek

Het doel van het onderzoek dat de laatste jaren aan begroeiingen is verricht, is het nagaan op welke wijze gebruik kan worden gemaakt van het goede spektraal scheidend vermogen van de foto-elektrische sensoren en de hoge frequentie van waarneming van eenzelfde gebied, dat een satelliet per definitie kan verrichten.

Daarbij realiseren we ons, dat het doel bij het toepassen van een remote sensing techniek sterk afhankelijk is van de aard en bestemming van de betrokken begroeiing. Zo zal men van een akkerbouwgewas andere zaken willen weten dan van een steppevegetatie of een bos.

Toch zijn deze zaken wel te herleiden tot bepaalde botanische parameters, waaruit men de gewenste informatie omtrent de betrokken begroeiing via bekende relaties (model) kan schatten. Voorbeelden van dergelijke botanische parameters zijn bedekkingspercentages, het totaal bladoppervlak per  $m^2$ , bladstandverdeling en gehalte aan droge stof en plantaardige pigmenten. Hierbij is informatie over het verloop van de kwantitatieve waarden van genoemde parameters eveneens van belang, daar dit uitsluitsel geeft over de gang van bepaalde fysiologische processen die bijvoorbeeld de opbrengst bepalen.

Ook willen we de plantesoort (gewas) of mengsel van plantesoorten (vegetatietype) kennen.

#### Wijze van onderzoek

Om bovenstaand doel te bereiken moeten we inzicht verkrijgen in de samenhang van genoemde botanische parameters en de mate van reflectie en emissie in de verschillende spektrale banden van de ingestraalde elektromagnetische energie. Deze kan afkomstig zijn van de zon of van een andere stralingsbron, zoals bijvoorbeeld radar.

Wil men weten welke delen van het elektromagnetisch spectrum relevant zijn

om informatie te verkrijgen over bepaalde botanische parameters, dan moet men inzicht hebben over de relatie van deze met fysische parameters die invloed op reflectie en emissie hebben. Hierover is uit bestaande kennis van eco-fysiologisch onderzoek van planten en gewassen reeds veel te zeggen, zoals verderop in dit artikel zal worden geschetst.

Om meer inzicht te verkrijgen in de samenhang tussen genoemde botanische parameters en de mate en spektrale samenstelling van reflectie zijn in Wageningen op het Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO) diverse meetprogramma's uitgevoerd. Dit onderzoek gebeurt in volledige samenwerking met het Fysisch Laboratorium TNO, het Laboratorium voor Microgolven van de TH-Delft en het Nationaal Lucht- & Ruimtevaartlaboratorium (NLR) te Amsterdam.

Hierbij wordt gebruik gemaakt van op de grond opgestelde apparatuur, zoals een veldspektrometer en een radarinstallatie. Tot nu toe is op deze wijze geen onderzoek aan het thermisch IR gedaan bij begroeiingen.

De metingen gebeuren aan proefvelden met uiteenlopende gewassen en wel op regelmatige tijdstippen van opkomst tot de oogst van akkerbouwgewassen en van gras gedurende het gehele groeiseizoen.

Van de begroeiingen werden metingen aan de genoemde botanische parameters verricht en werden regelmatig de biomassa en de eindopbrengst van het oogstproduct bepaald.

Wanneer de begroeiing geen 100 % bedekking had werd ook het vochtgehalte in de bovenste bodemlaag bepaald.

Een en ander werd getest met "Multi Spektrale Scanning" (MSS) en "Side Looking Airborn Radar" (SLAR) apparatuur vanuit vliegtuigen en met informatie verkregen van satelliet MSS.

Alvorens op een aantal resultaten van dit onderzoek in te gaan, laten we eerst een algemene beschouwing volgen over de reflectie door het plantendek van een aantal golflengtegebieden.

#### Algemene beschouwingen van reflectie door planten

Van de elektromagnetische energie die van de zon op het plantendek valt van het golflengtegebied van zo'n 400 tot 2500 nanometer (n.m) kunnen we globaal een drietal gebieden onderscheiden, wat de aard van de interactie betreft.

Wat het zichtbare licht betreft tot  $\pm$  700 n.m. wordt de reflectie voornamelijk

lijk beïnvloed door het chlorophyl en xanthophyl en de carotine in de plantecellen. Bij gezonde bladeren wordt dit voor het belangrijkste deel bepaald door de absorptie van blauw en rood licht door het chlorophyl (zie figuur 1). De energie in deze banden wordt gebruikt voor elektronenverplaatsing, waardoor de synthese van  $\text{CO}_2$  uit de lucht met water tot suikers mogelijk is.

Als gevolg van de absorptie in het blauw en het rood en de overgevoelbaarheid van ons oog voor groen, doet het plantendek zich in diverse tinten groen aan ons oog voor. Bladeren met een waslaagje reflekteren meer van het zichtbare licht, dan die met een bebaard oppervlak.

De reflectie in het golflengtegebied van 700 tot ongeveer 1300 n.m. wordt voornamelijk bepaald door afwezigheid van absorptie door pigmenten (zie figuur 2) en door verschillen in de anatomie van het blad, waarbij vooral het verschil in brekingsindex bij overgangen van lucht naar celwanden bepalend is. Deze situatie doet zich voor op plaatsen waar luchtkanalen tussen cellen voorkomen. Men heeft dit experimenteel kunnen aantonen door deze luchtkanalen met een vloeistof te vullen en daarna opnieuw de reflectie te meten, die in belangrijke mate was afgenomen. Ook bleek bij het indrogen van bladeren eerst de reflectie in het golflengtegebied van 700-1300 n.m. toe te nemen (zie figuur 2), door het ontstaan van scheuren tussen de cellen, waardoor het aantal overgangen lucht-celwand toenam. Verder heeft men waargenomen, dat de reflectie in genoemd golflengtegebied bij een blad aan de bovenzijde groter is, dan aan de onderzijde, wat uit de anatomische opbouw van het blad bij de meeste plantesoorten te verklaren is.

Samenvattend kunnen we zeggen, dat voor het nabij infraroodgebied tot  $\pm 1300$  n.m. bij een enkelvoudig blad slechts een gedeelte wordt gereflekteerd en de rest wordt doorgelaten (zie figuur 1) en daarna op het eronder liggende blad terecht komt. Uit metingen is gebleken, dat naarmate er meer bladeren onder elkaar voorkomen, de reflectie in genoemd golflengtegebied toeneemt. Afhankelijk van de bladstandverdeling in de ruimte kan de reflectie tot  $\pm 5$  à 6 bladeren onder elkaar nog toenemen. Men heeft dit ook gedemonstreerd door het opstapelen van bladeren in het laboratorium en meting van de reflectie met een spektrometer (zie figuur 2).

Van het derde golflengtegebied nl. van 1300 tot 2500 n.m. wordt nogal wat energie geabsorbeerd door het water, dat zich in de plantecellen bevindt (zie figuur 1).

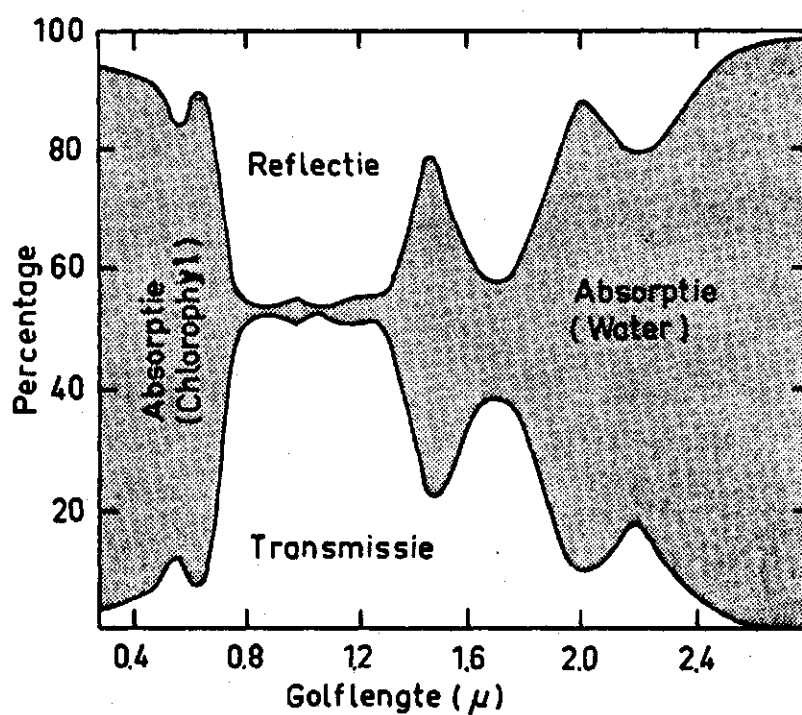


Fig. 1. Gemiddeld verloop van reflectie, absorptie en transmissie door een groen gezond plantebblad in percentage van het uitgestraalde licht.

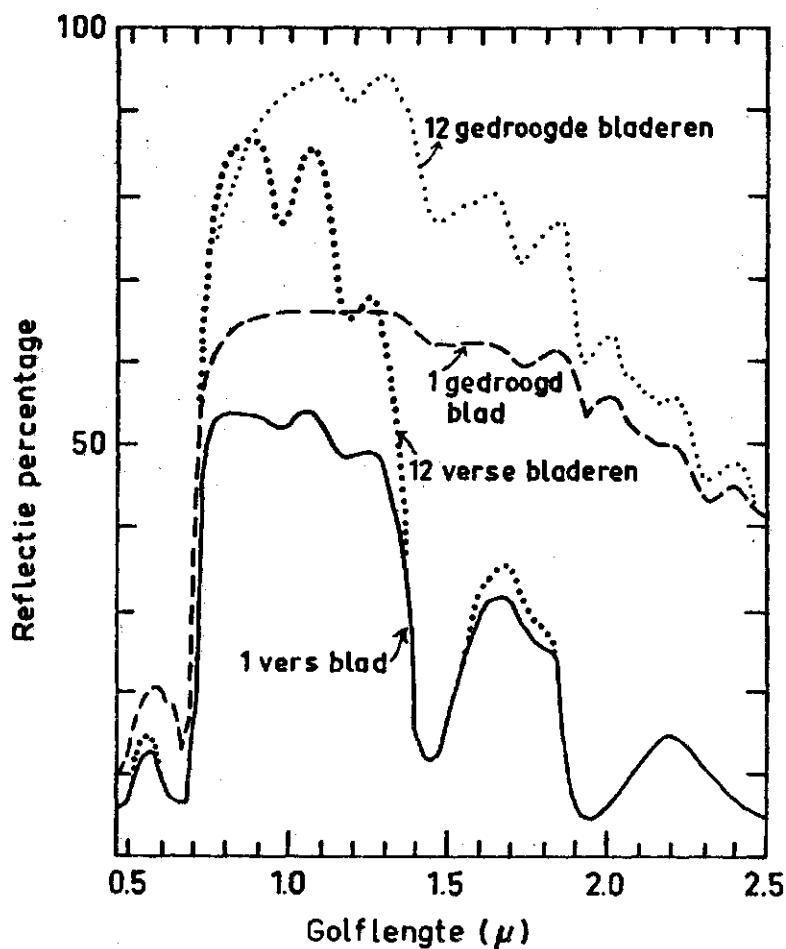


Fig. 2. Totale reflectie van verse en gedroogde blad(eren) met laboratorium spectrometer gemeten'.

Samenvattend kunnen we zeggen, dat het plantebblad binnen het zichtbare licht veel absorbeert en gebruikt als energiebron. Van het nabij infrarood, waarin de meeste zonne energie het aardoppervlak bereikt, absorbeert de plant maar weinig, waardoor hij zijn temperatuur goed kan beheersen. Voor het verre infrarood is de plant een goede uitstraler, hetgeen zijn temperatuurhuishouding ook ten goede komt.

Wat betreft het microgolfgebied, zoals dit bij radar wordt gebruikt, neemt men op theoretische gronden aan dat de reflectie vooral wordt bepaald door de dichtheid en de verdeling van het water in de verschillende lagen van het plantendek. Naarmate de golflengte langer is, dringt de raderpuls dieper het gewas in. In het thermische gebied is de mate van sluiting van de huidmondjes een botanische parameter, die de bladtemperatuur beïnvloedt. Dit kan door allerlei oorzaken zoals watergebrek bij de plant, maar ook door virusziekten.

#### Discussie van enkele onderzoeksresultaten

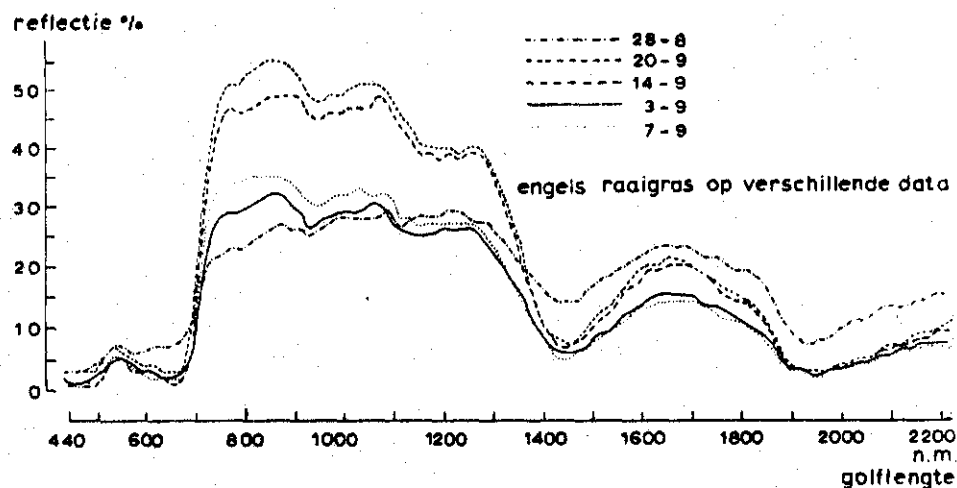
Wat hiervoor over de reflectie van het zichtbare licht en het nabij infrarood is gezegd, is gebaseerd op onderzoek aan het enkele blad.

We gaan nu in op de resultaten die we hebben gevonden door de metingen met de veldspektrometer aan begroeiingen te veld.

In figuur 3 zien we een goed voorbeeld van metingen die gedaan zijn aan een veld ingezaaid met Engels raaigras, dat 13 augustus gemaaid is en waaraan op 28 augustus en daarna met uiteenlopende tussenpozen tot en met 7 september de reflectie is gemeten. We kunnen hieraan verschillende zaken waarnemen, die ons iets te zeggen hebben over de mogelijkheden van het gebruik van satellietwaarnemingen.

We zien dat 15 dagen na het maaien, toen het gras 6 cm lang was en 45 % van de grond bedekt was, er 7 % van het ingestraalde rode licht bij 655 n.m. (= 0,665 m) wordt gereflektieerd en dat dit op 3 september, toen de bedekking 80 % en de hoogte 9 cm was, al tot meer dan de helft was teruggelopen. Mede door de absorptie in het blauw betekent dit dat we met ons oog door het overheersen van het gewasaandeel het perceel als groen zien.

Veel grotere verschillen treden er op bij 750 n.m., wat het begin is van het nabij infrarood. Hier zien we vooral sterke toename van de reflectiecoëfficiënt bij de eerste periode van de hergroei, wanneer de bedekking snel



Figuur 3. Verandering reflektiepercentage van Engels raaigras gewas gedurende de groei.

toeneemt. Is deze 100 % geworden, wat op 14 september het geval is, dan neemt de reflektiecoëfficiënt, vooral rond de golflengte van 870 n.m. nog sterk toe.

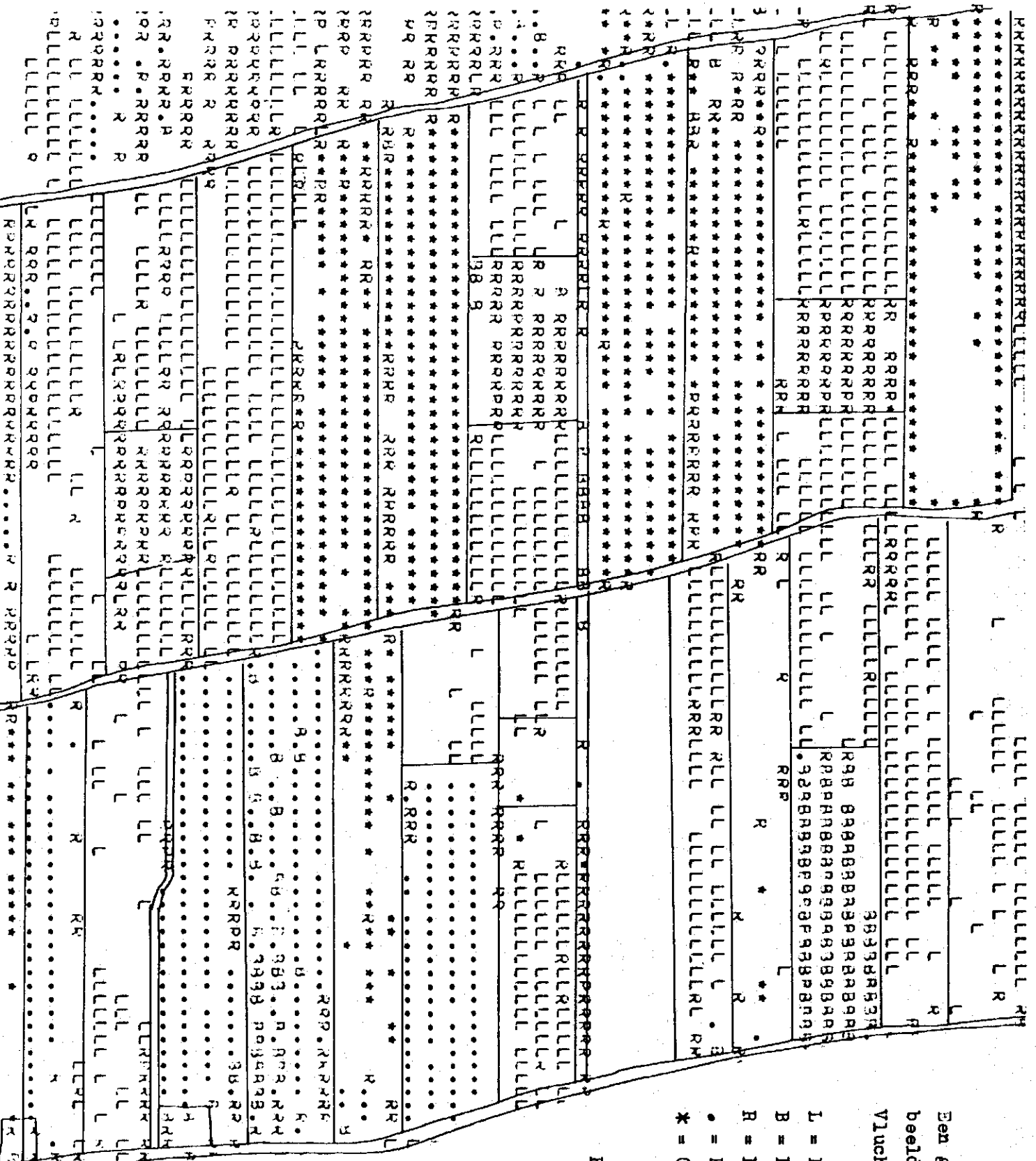
Uiteraard is op 20 September tevens de hoeveelheid gras op het proefveld sterk toegenomen. Vastgesteld wordt dan dat de hoeveelheid droge stof per ha van 28 augustus tot 20 september van 800 kg tot 2100 kg per ha was toegenomen. We vonden een correlatie van 0,98 van de reflektiecoëfficiënt enerzijds met de op die momenten gemeten hoeveelheden droge stof per ha van de tussenoogsten anderzijds.

Ook voor diverse andere grassoorten is deze correlatie vastgesteld en varieerde in die gevallen van 0,91 tot 0,94.

Het betekent dus dat we met een multispektrale scanner zoals deze in een satelliet aangebracht is en die ook in de genoemde golflengte van 850 n.m. (nl. in een bandbreedte van 800-1100 n.m.) de reflectie die van het aardoppervlak komt meet, hoeveelheden te velde staand gras kunnen schatten. We hebben dit via een dergelijke scanner in een vliegtuig al eens getest. Hiervan werd de op magneetband geregistreeerde reflectie in genoemde spektrale banden via een computerprogramma en een lijnprinter tot het in figuur 4 weergegeven beeld geconverteerd in een aantal graslengten uitgedrukt. In feite zijn het 4 klassen nl. net afgemaaid grasland (kale stoppel), hergroei op gemaaid land, land dat beweid wordt en land waarop lang gras (15 cm) staat.

Men ziet in een dergelijk digitaal beeld ook duidelijk dat er hoogte





Een geclassificeerd  
 beeld.  
 Vlucht 28-05-75.  
 L = Lang gras.  
 B = Bouwland.  
 R = Beweid.  
 \* = Gemaid hergroei.

Fig. 4.

verschillen in gras zijn binnen één perceel. Dat is b.v. bij een niet zo lang geleden afgemaaid grasland ook zo, doordat er plaatselijk al weer aangegroeid gras staat. Deze kwantitatieve wijze van afbeelden is zeer goed bruikbaar, bijvoorbeeld bij studies ten behoeve van "rangeland management" of voor de planning van meer efficiënte beweidingssystemen bij nomadische veeteelt in semi-aride gebieden.

Dok zou het in meer kwalitatieve zin gebruikt kunnen worden voor de indicatie van vochtvoorzieningsverschillen omdat hierdoor verschillen in groeisnelheid ontstaan, die een patroon van korter en langer gras geven. Een goed voorbeeld zien we bij een luchtfoto in de Alblasserwaard, genomen van een door het veenlandschap lopende rug.

In en naast de rug zijn er grondwaterstandsverschillen en als gevolg daarvan verschillen in bodemtemperatuur in het vroege voorjaar. Op hun beurt geven deze aanleiding tot verschillen in hoeveelheid gras, wat in dit geval op de voor het nabij infrarood gevoelige false colourfilm is geregistreerd.

Op een satellietbeeld, dat door elektronische optimalisering van de magneetband met de van de satelliet ontvangen signalen werd verkregen van een deel van het graslandgebied in Zuid-Friesland, kregen we in een droge periode in de zomer van 1975 een verschil tussen de NIR reflectie in de dalen van de Friese wouden en de ruggen, door lengteverschil van het gras. Het beeld kon op een schaal 1 : 100 000 worden geproduceerd vanuit signalen van een satelliet die op 600 km hoogte boven Friesland stond.

Van dezelfde magneetband met de door de MSS sensor in de satelliet gemeten reflectieverschillen in 3 banden van het spektrum, nl. 500-600 n.m. (groen), 600-700 n.m. (rood) en 800-1100 n.m. (NIR), zijn via een rekenprogramma door de computer op basis van verschillen in de combinaties van reflectieniveaus van de 3 genoemde spektrale banden, 4 gewassen geklassificeerd en met kleurkoderingen in beeld gebracht. Na controle aan de bestaande gewassenkaart bleek met reflectie-informatie van één tijdstip (volgens de spektrometeronderzoekingen niet het gunstigste tijdstip), reeds 73 % van de gewassen goed geklassificeerd te zijn. Het ging om koolzaad, haver, zomergerst en 2 tarwerassen (Lely en Adamant). Helaas beschikken we in Nederland nog over te weinig geslaagde satellietbeelden gedurende eenzelfde groeiseizoen om na te gaan hoeveel satellietwaarnemingen er nodig zijn om het slagingspercentage van de

gewasklassifikatie op te voeren.

Uit het spektrometeronderzoek en MSS vliegtuigvluchten is naar voren gekomen dat 2 à 3 tijdstippen per groeiseizoen voor een goede klassifikatie voldoende zijn.

Eén van de oorzaken van onvoldoende beschikbaarheid van satellietopnamen is de te lage frequentie van overkomst vooral tegen de achtergrond van het veel voorkomen van bewolking in vele delen van de wereld. Maar men denkt aan hogere frequenties in de toekomst en zelfs aan geostationaire satellieten.

Verder is er een mogelijkheid aan dit probleem te ontkomen door gebruik te maken van radar. Er is reeds aangetoond, dat men met radar uit satellieten kan werken evenals uit vliegtuigen.

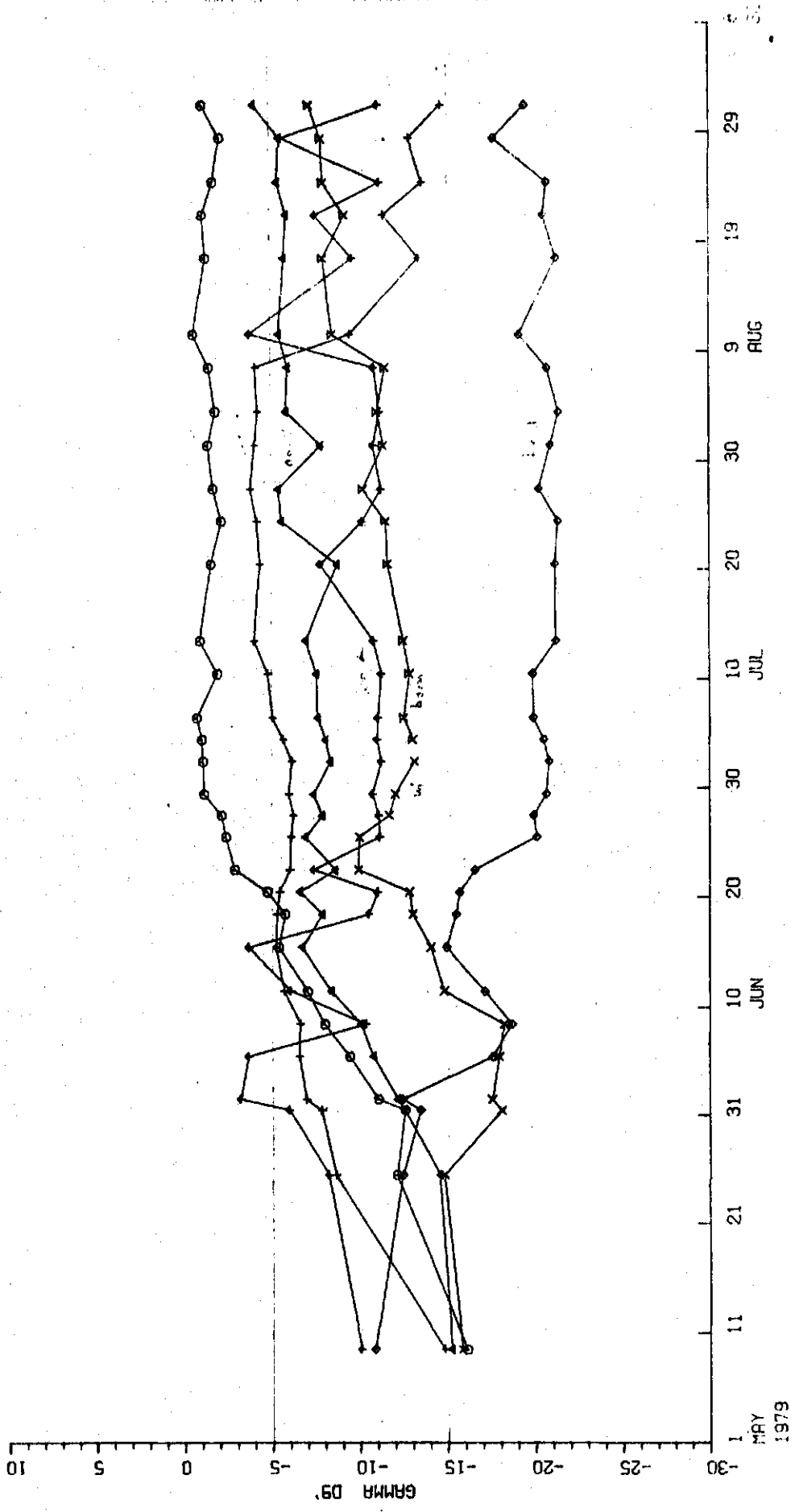
Evenals bij het veldspektrometeronderzoek hebben we met de reeds eerder genoemde radarinstallatie (golflengten 3 cm en 8 mm) aan diverse gewassen gedurende het gehele groeiseizoen reflektiemetingen gedaan. Hierbij is ook de invloed van de invalshoek van de radarbundel en de polarisatierichting op de terugkaatsing bestudeerd.

In figuur 5 zien we een voorbeeld van het verloop van de 3 cm radarreflektie bij horizontale polarisatie bij uitzenden en ontvangen (HH) en een bundelrichting van  $15^{\circ}$  ten opzichte van het horizontale vlak. Dit is een hoek die bij vliegtuigradar (SLAR) ook voorkomt. De hoogteverschillen in de reflektielijnen in figuur 5 zijn te vergelijken met dichtheidsverschillen op de radarbeelden. We zien dat het niveau tot begin juni over het algemeen lager ligt dan in juni. Het is de periode van minder dan 100 % bedekking. De grote variatie per gewas in reflectie gedurende deze periode wordt veroorzaakt door verschil in bodemvochtigheid als gevolg van regenbuien. We zien dat bieten een vrij constant en hoog niveau van reflectie hebben en dat de grassoorten Engels raaigras en Rood zwenkgras een laag niveau hebben. De groep van granen en aardappels zit hier tussen in. Toch lijkt het mogelijk door enige malen radarreflektiewaarnemingen te doen gedurende het groeiseizoen, deze gewassen van elkaar te onderscheiden, zoals een simulatiemodel aangaf. Gedurende de 2de helft van juli neemt de reflectie bij gerst en haver duidelijk af, wat samenvalt met de aarvorming. Dit is in meerdere jaren gevonden.

Ook uit SLAR-beelden blijken deze niveauverschillen en kan men met 2 vluchten  $\pm 85$  % juiste herkenning van gewassen verkrijgen.

Uit onderzoeken in de Verenigde Staten met meer golflengten blijkt dat

THE NETHERLANDS ROVE PROGRAM - RADAR REFLECTION DATA



Figuur 5. Gemeten terugkaatsing van radar uitgedrukt in een relatieve maat (dB) bij eenzelfde proefveld op opéenvolgende tijdstippen. x 12

het percentage juiste gewasklassificaties nog op te voeren is terwijl men ook wat meer over biomassaverschillen kan gaan zeggen. Ook in Nederland kunnen we het volgend jaar met een tweede golflengte bij onze grondradar gaan meten.

Uit onderzoek in Nederland en Italië blijkt dat men in verschillende banden van het spektrum ziekten en beschadigingen door dierlijke parasieten kan waarnemen. Dit speelt zich af in het zichtbare licht en door verschil in bladhoeveelheid en bladstand, in het nabij infrarood. Ook ontstaan er verschillen in bladtemperatuur. Bij rijst heeft men waargenomen dat een virusziekte de temperatuur verhoogt en een schimmelziekte deze verlaagt. Men moet hiervoor, evenals voor detectie van andere zaken, altijd aanvullende grondwaarnemingen doen, om de verschillen in spektrale samenstelling van de reflectie te duiden. De bladtemperatuur kan nl. ook door watergebrek stijgen, omdat ook in dit geval de huidmondjes zich sluiten.

Uit het voorgaande is op te merken, dat met remote sensing in de verschillende spektrale banden in principe alle gegevens voor een oogstvoorspelling van akkerbouwgewassen te verkrijgen zijn, mits men de oorzaken van verschillen in fysische eigenschappen van de gewassen, waardoor reflectie en emissie verschillen ontstaan, eenduidig door aanvullende grondwaarnemingen kan vaststellen.

### Slot

We vatten hier samen wat we kunnen detecteren. Soort en soms variëteit gewas, tijdsduur van opkomst tot 100 % sluiting (begin exponentiële toename biomassa), tijdsduur dat bepaalde bladoppervlakte wordt bereikt en mate van funktionering der huidmondjes (fotosynthese activiteit), enkele ziekten (direkt of indirekt door bladstand, e.d.), moment waarop bepaalde phenologische stadia (bijvoorbeeld te voorschijn komen vlagblad en aar; (begin wortelfase suikerbiet) en detectie zaai-bedtoestand.

De oogstvoorspelling met satellieten is nog niet operationeel en men maakt vaak nog alleen gebruik van de gewasdetectiemogelijkheid en daarnaast van weersgegevens, al dan niet gekombineerd met vliegtuigwaarnemingen. Overigens zijn deze experimenten geslaagd te noemen (USA, Engeland).

De oorzaken van het niet operationeel gebruik van de satellietmogelijkheden zijn reeds genoemd nl. te lage frequentie van opnametijdstippen met bruikbare output en voor gebieden met kleinschalige landbouw te gering ruimtelijk oplossend vermogen. Verder stelt het hele systeem voor automatische relevante

dataverwerking, in samenhang met de steekproefsgewijze dataverzameling op de grond, zeer hoge organisatorische en personele eisen. Ook dit laatste is er de oorzaak van, dat er nog geen sprake is van operationeel gebruik bij oogstschattingen.

Technologisch is een en ander echter op te lossen, zodat het aarzelend begin, dat men in enkele landen kan waarnemen, door zal zetten.

#### Literatuur

- Bunnik, N.J.J. et al. 1977. Onderzoek naar de toepassingsmogelijkheden van multispectrale scanning. NIWARS Publ. nr. 44.
- Kasteren, H.W.J. van en D. Uenk, 1975. Spectrale reflectie van enige landbouwgewassen in relatie tot hun aard en structurele opbouw. NIWARS Publ. nr. 32.
- Uenk, D. en H.W.J. van Kasteren, 1978. Radarvluchten 1977 (Oost- en Zuid-Flevoland). Publ. CABO Wageningen.
- Boer, Th.A. de, et al. 1974. Investigation into the spectral signature of agricultural crops during their state of growth. NIWARS Publ. nr. 17.
- Kasteren, H.W.J. van en M.K. Smit. 1977. Measurements on the backscatter of X band radiation of seven crops throughout the growing season. NIWARS Publ. nr. 47.
- Smit, M.K. 1978. Preliminary results of an investigation into the potential of applying X band SLR-images for crop type inventory purposes. Microwave Lab, Delft, Univ. of Techn.

31e HETEROSISCURSUS 1980-1981

BEHOEFTE EN ONTWIKKELINGEN BIJ DE GEWASPRODUKTIE;  
NATIONAAL EN INTERNATIONAAL.

L.J.P. Kupers, Vakgroep Landbouwplantenteelt en Graslandkunde.

Inleiding

Het projecteren van een serie dia's ter vermaak of nut van een gezelschap is zelfs met moderne apparatuur nog niet zonder risico's. Zelfs als er geen storingen optreden in de vorm van een verkeerde volgorde, een spiegel-verkeerde opstelling en andere kleinere catastrofes, loopt een inleider het gevaar in een warme en donkere omgeving zijn toehoorders te verliezen aan de slaap. Van deze inleider wordt echter verwacht projecties te maken voor de plantaardige produktie van het nu naar de toekomst. De lezer is dus gewaarschuwd dat de kans groot is dat de hier naar voren te brengen zienswijzen enige overeenkomst kunnen hebben met de reeds eerder aangeduide lezing verlucht met dia's.

Nu en wellicht ook in de toekomst manifesteren zich een aantal aandachtsvelden waarover in dit verhaal, gepoogd zal worden wat na te denken. Deze aandachtsgebieden zijn ruwweg in twee categoriën in te delen: 1) produktie, teeltsysteem en producent  
2) produkt, en gebruiker van het produkt van de plantaardige produktie.

Produktie, teeltsystemen en producent

Zonder nader in te gaan op de argumenten voor deze tweedeling is het wellicht verstandig ons eerst te bezinnen op het verschijnsel: plantaardige produktie om daaruit doeleinden, wensen en ontwikkelingen af te leiden.

Ons uitgangspunt is: plantaardige produktie is slechts mogelijk in landbouw-ecosystemen, ook wel genoemd "agro-ecosystemen".

In natuurlijke ecosystemen speelt produktie d.w.z. afvoer en ge- of verbruik van plantaardig produkt buiten het systeem niet of nauwelijks een rol. De nutriëntencycli zijn min of meer gesloten.

In landbouw-ecosystemen worden niet alleen een groter of kleiner deel van de gegroeide plantenmassa afgevoerd naar elders maar er wordt zelfs opzettelijk gestreefd naar een van nature ter plaatse niet voorkomende "evenwicht" situatie. Produktie kan slechts plaats vinden omdat de natuurlijk voorkomende amplitude van de schommelingen rond een theoretisch punt van evenwicht met opzet verstoord wordt. Sommigen menen dat zulk een opzettelijke verstoring een "zonde" is tegen de natuur. Toch is het zo dat ook deze lieden brood eten en hopelijk inzien dat zonder een opzettelijke verstoring van het natuurlijke evenwicht er geen tarwe, rogge of mais zou zijn om brood van te bakken.

Voor de in-standhouding van een permanent gebruik van de ruimte voor de plantaardige produktie, d.w.z. voor de in-standhouding van een agro-ecosysteem, moeten allerlei maatregelen getroffen worden. In west-Europa zijn wij sinds eeuwen er aan gewend uit te gaan van de stelling dat landbouw een ter plaatse continu verlopend proces is. Grond die sinds eeuwen gebruikt is voor landbouw, zal niet zo snel om reden van armoede, uitputting, erosie of verdrinking opgegeven worden. Wanneer zulke gronden toch weer tot "natuurleerein" gemaakt worden, d.w.z. wanneer het spel van de competitie-krachten, ongehinderd door de mens, zijn loop kan nemen dan keert het oorspronkelijk aanwezige en door sommigen zo vurig gewenste natuurlijke ecosysteem, althans de eerste tientallen jaren niet meer terug. Het niet toepassen van teelten, d.w.z. het nalaten van "sturing", levert niet uit zichzelf de gewenste natuur op.

Op grond van de voorafgaande beschouwing lijkt het nu mogelijk landbouw, d.w.z. primair een door menselijke ingrepen mede bepaalde en geleide plantaardige produktie, te definiëren als een meestal ter plaatse continu verlopend produktieproces, passend in het daar heersend ecosysteem met als doel voedsel en andere plantaardige grondstoffen, te leveren voor de samenleving.

De bovenstaande definitie is ruim genoeg om zowel de z.g. "shifting agriculture" van de meest primitieve menselijke gemeenschappen als de tuinbouw onder glas onder te kunnen brengen.



Het is reeds eerder aangeduid dat er in de maatschappij van de meer ontwikkelde economieën nieuwe behoeften en dus ook nieuwe ontwikkelingen zijn ontstaan ten aanzien van de plantaardige produktie. De aard van deze behoeften is zeer divers. Aan de ene kant verwacht de consument dat hem een ruime keuze geboden wordt van allerhande onbewerkte en bewerkte voedselprodukten, zonder mogelijk voor zijn gezondheid schadelijke neveneffecten, tegen een lage prijs en van een hoge standaardkwaliteit. Aan de andere kant krijgt de landbouw verwijten dat de produktie te veel energie kost, te hardhandig in het milieu ingrijpt, oorzaak is van dure overschotten, en geen rekening er mee houdt dat het platteland als gevolg van de gemakkelijke wijze van verplaatsen nu ook moet dienen als speelweide van de stedelingen met al hun hobbies. Uit de hier nog zeer onvolledige opsomming van de behoeften blijkt dat we hier te maken hebben met een demonstratie van het Engelse spreekwoord: "you can not have your cake and eat it" of <sup>uitgedrukt</sup> in het bekende beeld van de kleuter, die huilt omdat zijn koek verdwenen is nadat hij hem heeft opgegeten. Voordat <sup>ingaan</sup> ~~we~~ op een aantal van de hierboven gemelde aspecten van de behoeften die tegenwoordig in onze overvloed-maatschappij aan de plantaardige produktie gesteld worden, is ~~het~~ wellicht goed om enigszins kwantitatief een beeld te geven waarover het nu gaat.

Het eerste tabelletje geeft een overzicht uit welke bronnen ons voedsel afkomstig is.

Tabel 1. Herkomst van de voedingsmiddelen in %

	Eetbare hoeveelheden als droge stof	Eiwit
Granen	70	54
Wortels en knollen	9	5
Suiker (-biet en -riet)	5	-
Peulvruchten	6	16
Groenten	2	4
Fruit	1,2	0,8
<hr/>		
Totaal plantaardige produktie	93,2	79,8
Melk	3,5	7,7
Vlees	1,9	6,7
Eieren	0,3	1,3
Vis	1,1	4,5
<hr/>		
Totaal dierlijke produktie	6,8	20,2

Uit de gegeven opstelling volgt hoe belangrijk de plantaardige produktie is voor de voedselvoorziening op wereldschaal. Het gevoel dat de cijfers in tabel 1 niet in overeenstemming zijn met onze dagelijkse ervaring in Nederland wordt weerlegd wanneer we de cijfers in tabel 2 bestuderen.

Tabel 2. Gemiddelde dagelijkse energie- en eiwitopname per persoon in 1969-71.

Gebied	Aandeel in % wereldbevolking	Energie in KJ/p	Totaal eiwit in g/p	Dierlijk eiwit in g/p	Dekking v.d. energie- behoefte (%)
Ontwikkelde landen	19	12900	95	60	121
Oost-Europa incl. U.S.S.R	9	13600	99	46	127
Ontwikkelde landen	28	13200	96	53	123
Afrika	12	9170	58	11	94
Verre Oosten	28	8700	51	8	94
L. Amerika	8	10600	65	24	105
Nabije Oosten	3	10500	69	14	102
Aziatische comm. landen	21	9100	60	?	92
Ontwikkelingslanden zonder vrije markt	72	9200	60	?	
Ontwikkelingslanden met vrije markt	49	9250	56	?	97
Wereld	100	10400	69		104

De derde tabel geeft een projectie weer van de behoefte aan voedingsmiddelen en de produktie tot 1985.

Tabel 3.

Regio	Jaarlijkes toename in % van de behoefte	toename produktie	Behoefte (1969-1971 = 100)	Produktie
Ontwikkelde landen	1,5	2,8	126	151
Ontwikkelingslanden met een markt-economie	3,6	2,6	170	146
Ontwikkelingslanden	3,4	2,6	158	146
Wereld	2,4	2,7	144	150

Bezien we deze drie tabellen apart en in hun samenhang dan is het duidelijk dat de huidige Nederlandse plantaardige produktie een vertekend beeld geeft van de werkelijkheid op enige afstand. Buiten de 1,2 miljoen hectare hoog produktief grasland omvat het akkerbouwareaal (706.000 ha): 223.400 ha granen, 172.800 ha aardappels, 120.600 ha suikerbieten en 139.100 ha snijmais. Alhoewel met deze gewassen het akkerbouwareaal nog niet vol is, valt op dat alle granen tezamen slechts 32% van het areaal innemen. Stellen we een opbrengst aan aardappels in Nederland op 10.000 kg d.s. ha<sup>-1</sup> en een graan-opbrengst op 6.000 kg d.s. ha<sup>-1</sup> korrel dan leert een eenvoudige vergelijking dat men voor de bepaling van de werkelijke behoefte niet van de nationale plantaardige produktie uit mag gaan.

Bezien we tabel 2 en tabel 3 dan wordt het ook duidelijk dat gemakkelijke generalisaties zoals die vooral in de z.g. media regel lijken te moeten zijn, volslagen onverantwoord zijn. Vooral tabel 3 geeft voldoende grote verschillen weer ten aanzien van de schattingen van de behoeften en produktie om in te zien dat het wereld-voedselprobleem niet met goede wil en geld alleen kan worden opgelost.

Uitgaande van de veronderstelling dat de al of niet aanwezige overschotten of besparingen aan voedsel in de ontwikkelde landen, geen lang-

durige oplossing kunnen zijn voor die gebieden in de wereld waar de grootste behoefte heerst, kan men toch een aantal behoeften formuleren die de wensen verwoorden van die lieden, die de haver steekt.

Een eerste vraag is of het mogelijk is om een plantaardige produktie goed te laten functioneren met een geringere "input" aan energie per hectare of met een hoger rendement per eenheid van input?

Vooraf nog een opmerking ten aanzien van de relevantie van zo'n vraag. Uit Amerikaanse gegevens blijkt dat de totale energie-input (machines, kunstmest, droogkosten, enz.) van de landbouw gesommeerd tot aan de hekkedam van de boerderij slechts 16% bedraagt van de totale energie die het voedsel nog vraagt wanneer het op zijn Amerikaans bereid op het bord van de consument verschijnt. De vraag, die derhalve eerst gesteld had kunnen worden luidt: kunnen we wellicht nog energie sparen ten aanzien van deze rest = 84% van de totale energie-input in voedsel? De boer -en dus ook het landbouwkundig onderzoek- is meestal wel gewillig om ook aan minder redelijke eisen te voldoen en derhalve nu het antwoord op de gestelde vraag:

Besparing op "input" aan energie in de plantaardige produktie is zonder enige twijfel mogelijk maar het moet voor de individuele boer wel aantrekkelijk zijn. Een beter gebruik van de grote hoeveelheden stikstof, fosfaat en kali, die in organische mestsoorten voorkomen, zou volgens Henkens er toe leiden dat we geen fosfaat meer zouden behoeven te importeren. Het toepassen van de kennis, die we reeds hebben ten aanzien van de stikstof- en kalihuishouding in relatie tot droge-stofproduktie en verdeling van onze gewassen, zou er ongetwijfeld toe leiden dat het gedurende het groeiseizoen wisselende aanbod van en de behoeften aan deze nutriënten beter op elkaar kunnen worden afgestemd hetgeen aldus meestal besparingen zou opleveren.

Een waterhuishouding van de gronden, gebaseerd op een goed functionerende drainage -en wellicht ook water aanvoer- zou ongetwijfeld ook nog tot grote besparingen kunnen leiden. Het toepassen van de bestaande kennis van plagen, ziekten en onkruiden, kan ongetwijfeld tot een meer effectieve gewasbescherming leiden en daarmee tot besparingen aan energie.

Echter ook vergroting van de efficiëntie per eenheid energie biedt perspectieven. Besparingen zijn voor de individuele teler pas interessant wanneer de kosten van deze vorm van "input" niet of nauwelijks verschillen van de riële of denkbeeldige voordelen. Denkbeeldige voorbeelden

zijn: een bladrijk bietegewas in het najaar, beperking van risico's door middel van voorbehoudende bespuitingen tegen kwalen die geen schade doen, enz.

Vergroting van de efficiëntie van aangewende middelen betaalt steeds de meerdere zorg en grotere kunde met interest terug. Als voorbeeld van zo'n geval zou kunnen dienen: het streven naar een zo regelmatig mogelijke verdeling van de bietplanten over de beschikbare ruimte maar ook het voorkomen van allerlei belastingen (stress) van jonge gewassen, die men nogal eens tracht weg te werken door middel van verhoogde giften nutriënten. Onder dit onderdeel valt ook: het voorkomen of op zijn minst beheersen van schade als gevolg van rotatiekwalen. Het zal niet moeilijk zijn met de kennis die in de cursus is gepresenteerd, een groot aantal voorbeelden te construeren waarmee de efficiëntie van de "input" aan energie verhoogd kan worden. In de afgelopen dertig jaar heeft in het landbouwkundig onderzoek de nadruk zonder twijfel gelegen op verhoging van de produktiviteit per manuur. Verdere besparing heeft zo langzamerhand geen zin tenzij de boer zelf weg gerationaliseerd wordt. Verhoging van de efficiëntie per eenheid "input" is nu slechts mogelijk door verdere stijging van de opbrengst zonder een in hetzelfde tempo verdere stijging van de kosten. Dit lijkt in strijd met de bekende wet van de verminderende meer-opbrengst, de wet van Mitscherlich in de bemestingsleer. Deze z.g. wet heeft zoals bekend slechts geldigheid voor het effect van één produktiefactor in een continu verlopend produktieproces. Zowel economische als biologische processen worden vrijwel steeds beïnvloed door een groot aantal gelijktijdig noodzakelijk optredende factoren. Bovendien is, althans in vele biologische processen, de mate van beperking van de produktie-snelheid gedurende de groei door een of meerdere produktie-factoren niet constant. Eenvoudiger uitgedrukt: een relatief kleine hoeveelheid produktiefactor, b.v. stikstof of water die beschikbaar is tijdens de rijpingsfase, kan een veel groter effect hebben op de uiteindelijke opbrengst dan een veel grotere hoeveelheid in de opbouwfase van het gewas. Verhoging van de efficiëntie van de energie-input o.a. door middel van verhoging van de opbrengst zal ongetwijfeld tot een besparing per eenheid produkt kunnen leiden.

Vatten we het tot nu besprokene tezamen als elementen van het eerste aandachtsgebied, dat in de inleiding aan de orde werd gesteld: produktie,

teeltsysteem en producent, dan kan het volgende gesteld worden:

- 1) in grote delen van de wereld met name in de ontwikkelingslanden is de plantaardige produktie nog steeds in de fase van de "subsistence agriculture" d.w.z. een vorm van landbouw met een produktiviteit die nauwelijks een niveau bereikt om de eigen familie letterlijk in het leven te houden;
- 2) in de ontwikkelde landen -en daarom zijn deze juist ontwikkeld- is door toepassing van de reeds aanwezige kennis een produktiviteit van de plantaardige produktie te bereiken, zowel per hectare, per man als per eenheid van energie-input, die het mogelijk maakt voor de stedeling te vertrouwen op een constant aanbod van een redelijk produkt in veel soorten en tegen een relatief lage prijs van de originele grondstof;
- 3) de teeltsystemen die voor de plantaardige produktie gebruikt worden, vinden in principe hun rechtvaardiging in de eisen van de consument. Technisch zijn ze aanvaardbaar omdat de vaak hoge "inputs" aan energie nog betaald worden in de prijs van het produkt.
- 4) de producent van plantaardige produkten zal, op welke wijze hij zich ook politiek tracht te beschermen, als primaire producent van voedsel altijd en overal onder de druk blijven van de economisch-sociale pyramide, die van hem moet leven.

#### Het produkt en de gebruikers van het produkt

Wanneer we nu aandacht geven aan het produkt en de gebruiker van het produkt dan is het wellicht goed om ons te realiseren dat behalve het produkt van de plantaardige produktie, zoals dat direct of bewerkt de consument bereikt, ook nog een aantal andere "produkten" noodzakelijkerwijze een directe samenhang vertonen met de produktie. Plantaardige produktie speelt zich af in de ruimte en heeft dientengevolge een directe invloed op die ruimte. Bewerking en verwerking van het plantaardig produkt gaat gepaard met bedrijfsgebouwen, silo's en afval. Het is daarom nogal merkwaardig dat een overigens klein deel van de bevolking in de ontwikkelde landen terwille van vaak tegenstrijdige en in elk geval veelsoortige opvattingen, invloed wil uitoefenen op de wijze waarop de plantaardige produktie gebruik maakt van de ruimte. Een nogal luidruchtig deel van deze groep beseft echter niet hoe afhankelijk de mensheid is van de

primaire bron van het menselijk bestaan: voedsel. Anderen in deze groep richten hun verwijten niet zo zeer tegen het feit dat voor de ontwikkelde plantaardige produktie de ruimte zo rationeel mogelijk moet zijn ingericht, maar concentreren hun verwijten tegen aanwezige en verondersteld aanwezige negatieve eigenschappen van het produkt. Tenslotte is er nog een derde categorie van critici van de moderne plantaardige produktie. Deze lieden zijn bevreesd dat de nu gebruikelijke technieken van landgebruik, de biotopen aantast van door hen gewenste planten- en diersoorten. De aanwezigheid van zeldzame dieren en planten bepaalt het lot van de mensheid!

De hierboven gebruikte drie-deling van de critici komt in werkelijkheid in alle schakeringen en mengingen voor. De hierboven gegeven karakteristieken zijn slechts bedoeld als aanduiding en zijn in geen geval een rechtvaardige beschrijving van de aangeduide groepen.

Kan men nu in de ontwikkelde landen met een ontwikkelde plantaardige produktie tegemoet komen aan al die wensen ten aanzien van kwaliteiten van het produkt, van het landschap en van het milieu om een drietal veel gebruikte trefwoorden te gebruiken? In het algemeen geldt dat problemen pas opgelost kunnen worden wanneer ze nauwkeurig geformuleerd zijn en tevens in een vorm gebracht zijn die een oplossing mogelijk maakt. Te betreuren is nu juist dat de wensen van de critici in veel gevallen met elkaar strijdig zijn. Aan een voorbeeld kan dit goed geïllustreerd worden:

Voorstanders van een bepaalde alternatieve vorm van landbouw bepleiten om zo weinig mogelijk industriëel bereide hulpstoffen in de landbouw te gebruiken en zo ruim mogelijk gebruik te maken van natuurlijke processen. In principe is zo'n vorm van plantaardige produktie best uitvoerbaar. De landbouw in de jaren vòòr en tijdens de laatste oorlog paste zulke teeltsystemen toe. Het probleem is echter dat de gewenste teeltwijze in de huidige tijd met hoge lonen en hoge sociale lasten, slechts uitgevoerd kan worden met behulp van een zeer zware graad van mechanisatie. Wil men echter de voordelen plukken van zo'n bedrijfssysteem dan dient men de wet van de schaalgrootte toe te passen in de zin van: zo'n bedrijfssysteem is wellicht uitvoerbaar en economisch haalbaar bij een bedrijfsgrootte, die enkele malen groter is dan wat wij nu onder de "gangbare" verhoudingen noodzakelijk achten.

De hierboven afgeleide conclusie is echter volslagen in strijd met de



opvatting van andere critici n.l. de "small is beautiful" lieden. Het voorafgaande is bedoeld om duidelijk te maken hoe moeilijk het is om tot een probleemstelling te komen, die onderzocht kan worden en die tevens als uitgangspunt van onderzoek de instemming kan verwerven van de critici. Het gevolg is niet dat er dus niets gebeurt. Ook binnen de gangbare landbouw is er altijd wel het besef geweest dat men voor elke vooruitgang op een bepaald deelgebied een prijs te betalen heeft. Ongetwijfeld zijn er geweest en zullen er wel altijd enthousiaste onderzoekers, voorlichters en leraren zijn, die doordraven over technische ontwikkelingen maar het begrip van de processen, die zich ook in agro-ecosystemen afspelen, wint veld. In deze cursus is voldoende twijfel gebleken ten aanzien van de theorie en van de praktische toepassing van de moderne teelt. Het besef dringt door dat ook in agro-ecosystemen actie gevolgd wordt door reactie. Het blijft echter nog een open vraag of het mogelijk is een bedrijfssysteem op te zetten dat aan zoveel mogelijk verlangens tegemoet kan komen en bovendien aan de bedrijfsleider een beloning voor zijn arbeid en zorg kan bieden vergelijkbaar met b.v. het inkomen van een leraar aan een middelbare school, een onderwijzer of een gemeenteambtenaar met goed geregelde vakanties en pensioenen.

Ten aanzien van kwaliteitseigenschappen van het produkt liggen de behoeften naar meer onderzoek in principe eenvoudiger. Eigenschappen, die kwantitatief meetbaar zijn in z.g. dubbelblind onderzoek, zullen daarna discussie-punten moeten zijn voor voedingsdeskundigen. Er is geen twijfel dat er discutabele eigenschappen zijn van het produkt b.v. <sup>door</sup>residueffecten van bestrijdingsmiddelen, van zware metalen afkomstig uit rioolslib, organische meststoffen in verse produkten en <sup>1 door</sup>stoffen die tijdens de bewerking toegevoegd worden zoals conserveringsmiddelen, anti-oxydantia, kleurstoffen, enz. Maar ook hierbij geldt dat slechts in samenhang met andere factoren een uitspraak gedaan kan worden of iets toelaatbaar is of niet.

Uit de berichtgeving via de media zou men de indruk kunnen krijgen dat Nederland een bijzonder ongezond oord geworden is. Iedere dag mag, als men de media gelooft het bericht verwacht worden dat iemand ook letterlijk onsterfelijk is geworden. Zo iemand heeft natuurlijk alle kwalijke gewoonten nagelaten en uitsluitend gezonde voedselprodukten, gezond water en gezonde lucht genoten, die aan onze medeburgers in Nederland klaarblijkelijk voorbij gaan. Nu is het vrij eenvoudig voor

journalisten om een ingewikkeld samenspel van factoren zover te vereenvoudigen dat zelfs de meest simpele ziel het bericht kan geloven. De vraag is dan wel of zo'n bericht ook nog waar is afgezien van het feit dat journalisten, gebruik makend van handige formuleringen, zelfs met opzet onwaarheden spuien.

Het gevolg van dit soort voorlichting is dat met opzet angst en daarmee behoeften opgewekt worden, die derhalve niet meer redelijk zijn. Het is blijkbaar het lot van de landbouw en dus ook van de plantaardige produktie om niet alleen op de sociaal-economische schaal van aanzien maar ook op de schaal van de maatschappelijke waardering op een van de onderste treden te moeten vertoeven. Men mag slechts hopen dat dit getij niet nog eens zal keren!