

cf bvgmorfol

13 DEC. 1988

PROEFSTATION VOOR TUINBOUW ONDER GLAS

De sturing van de morfologie van wortelstelsels en de daarmee samenhangende opnamecapaciteit in substraatteelt. Invloed van substraatfactoren en klimaatsfactoren. Een verkenning naar mogelijkheden voor verder onderzoek.

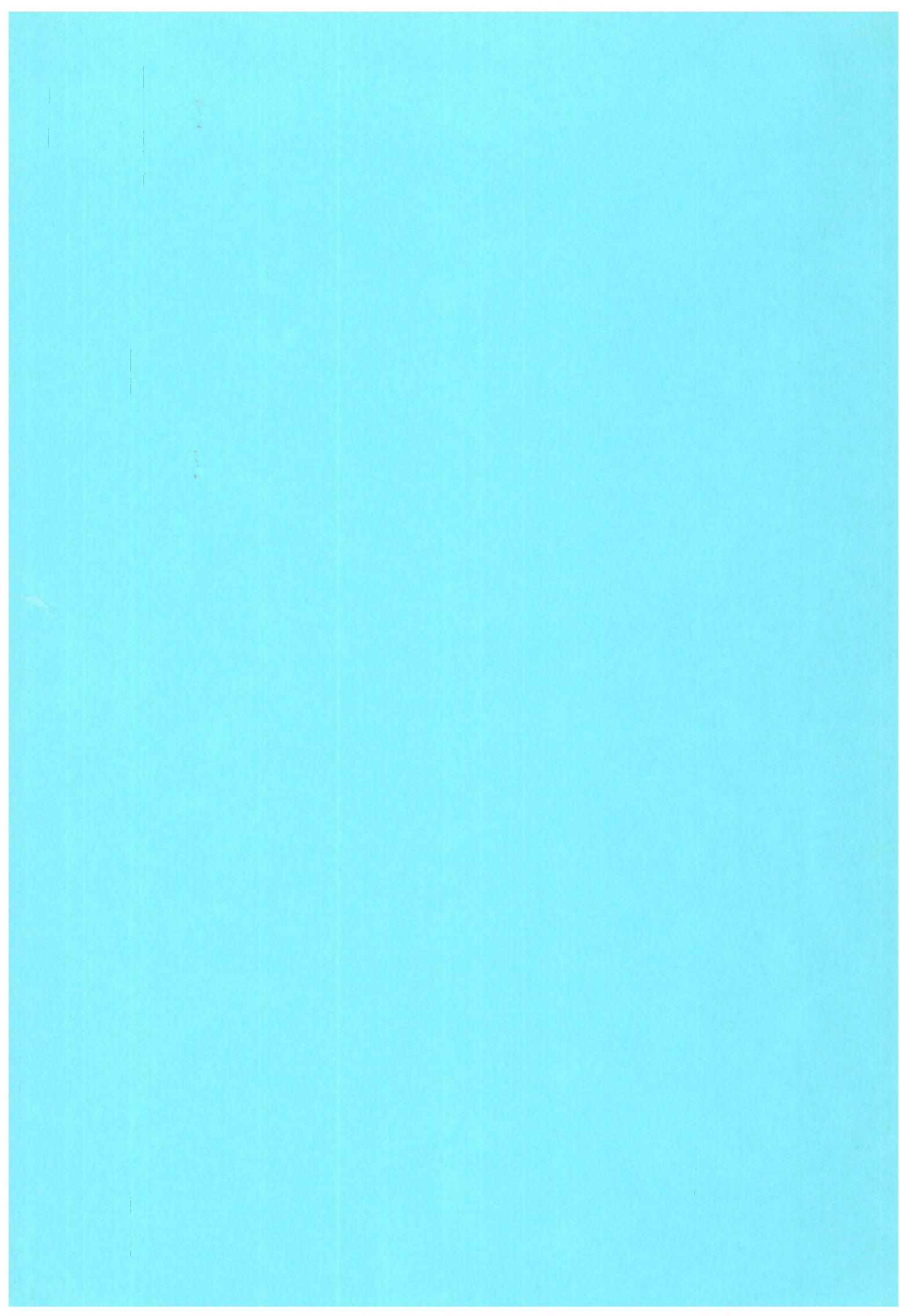
DISCUSSIESTUK

Berend van Goor

oktober 1988

Intern rapport nr. 17

2217297



A
2
G
55

Voorlopige inhoudsopgave

pag

1. Inleiding	1
2. Typen wortelstelsels	2
3. Penetratiedruk van de wortel	3
4. Het vermogen van de wortels om obstakels te passeren	4
5. De invloed van verschillende factoren op het wortelstelsel (structuur en grootte)	4
5.1. Weerstand in het substraat	4
5.2. Aëratie	5
5.3. Licht	7
5.4. Temperatuur	7
5.4.1. Worteltemperatuur	7
5.4.2. Luchttemperatuur	8
5.5. Water	8
5.5.1. Water in het substraat	8
5.5.2. Luchtvochtigheid	9
5.6. Ruimtelijke opbouw van het substraat	9
5.7. Zuigspanning in het substraat en pF-curve daarvan	10
5.8. Nutriënten	10
5.8.1. Macro-elementen	10
5.8.2. EC	11
5.8.3. Micro-elementen	11
5.9 Humusachtige stoffen en wortellexudaten in het wortelmilieu	12
6. Bepalende factoren voor de scheut:wortel-verhouding. "Minimaal benodigd wortelstelsel"	12
7. Groeistoffen en het wortelstelsel	13
8. De energiebehoefte van wortel en scheut en de beïnvloeding daar- van	15

9. De betekenis van verschillende typen wortelstelsels voor de opname	15
10. Enige conclusies	15
11. Opzet van een oriënterende proef over invloed van substraat op de structuur van het wortelstelsel	16
12. Perspectieven ten aanzien van verdere proeven	17

1. Inleiding

Over de relatie van kunstmatige substraten (als steenwol) en de morfologie en daarmee samenhangend de opname activiteit van het wortelstelsel is nog weinig bekend. Dit beperkt de mogelijkheden om tot een gerichte keuze bij de ontwikkeling van nieuwe en de beoordeling van reeds gebruikte substraten te komen. Enerzijds is meer kennis nodig over de factoren die de morfologie van het wortelstelsel sturen, anderzijds over de ruimtelijke opbouw van het substraat en mogelijk ook de chemische eigenschappen van het substraat die daarbij het meest gewenst zouden zijn. Verder is er een aantal andere factoren zoals licht, worteltemperatuur, aëratie en samenstelling van de voedingsoplossing die in relatie hiermee gezien moeten worden. Deze studie, voornamelijk aan de hand van de literatuur, is bedoeld als een oriëntatie over de huidige kennis op dit gebied en het opsporen van de leemten daarin. Het praktische doel daarvan en daaruit resulterende experimenten is in de substraatteelt tot een zo effectief mogelijk gebruik van energie en mineralen te komen. Dit zou bereikt kunnen worden door sturing van de scheut:wortel-verhouding en de opbouw van het wortelstelsel en door beperking van de verliezen door een onnodig groot wortelstelsel of door wortelsterfte. De groeisnelheid van de wortel en de wortelmorfologie worden onder ander door de volgende factoren bepaald:

- de fysische weerstand, die de wortel in het substraat ondervindt, deze kan weer onderverdeeld worden in een aantal bepalende factoren, als:
 - grootte van de poriën
 - de wrijvingsweerstand (bij het schuiven van de wortel door het substraat)
 - de penetratieweerstand (bij de verplaatsing van de worteltop door het substraat, dus in de lengterichting)
 - de zwaarte van op te tillen deeltjes
 - de "bochtigheid" van de weg, die de wortel door het substraat moet gaan;
- de zuurstofvoorziening van de wortel
- het watergehalte in het substraat en de beschikbaarheid (pF-curve) van het water voor het gewas

- licht
- de worteltemperatuur
- de luchttemperatuur
- de luchtvochtigheid
- de mineraalvoorziening: met macro- en micro-elementen

2. Typen wortelstelsels

Een eerste vraag die nu gesteld kan worden is in hoeverre er in de literatuur verschillende type wortelstelsels beschreven worden en wat de opnamekarakteristiek daarvan is. Verder in hoeverre omstandigheden aan te geven zijn waaronder een bepaald type wortelstelsel ontstaat. Daarbij dient men zich wel te realiseren dat tussen de verschillende behandelingen nagenoeg altijd meer dan één bepalende factor verschilt.

Vaak komt men in de literatuur twee typen wortelstelsels tegen:

1. Een wortelstelsel met overwegend lange, dunne, weinig vertakte wortels.
2. Een wortelstelsel met veel vertakkingen en veel korte en dikke wortels. Dit kan samengaan met veel wortelharen.

De typen zullen duidelijk andere eigenschappen hebben. Dit geldt b.v. voor de druk die ze op het medium uit kunnen oefenen, de assimilaten behoefte, de opname activiteit en het zuurstofgebruik.

Over de omstandigheden, waaronder verschillende typen wortelstelsels voorkomen worden hieronder enkele experimentele gegevens vermeld.

Zo beschrijft Veen (1982) de invloed van druk in het wortelmilieu en enkele andere fysische grootheden. De lange, weinig vertakte dunne wortels werden daar bij vrije groei in watercultuur gevonden. De korte, dikke, sterk vertakte wortels kwamen voor bij groei in een substraat van 1 mm glazen ballontinikorrels die onder een druk van 40 kPascal ($1 \text{ Pascal} = 1 \text{ N/m}^2$) staan.

Sutton (1980) verkreeg de vertakte wortelstelsels met veel korte en dikke wortels bij een hoge EC en de lange, dunne, weinig vertakte wortels bij een lage EC. Ook vond Sutton (1980) dat groeistoffen een invloed kunnen hebben op de morfologie van het wortelstelsel.

Met indolboterzuur ontstond een sterk vezelig wortelstelsel terwijl er met phenoxyazijnzuur veel dikke, gebogen wordels waren.

Mc Kay and Barber (1984) constateerden een groter worteloppervlak in grond dan in watercultuur. Wild (1974) vond dat de wortels in watercultuur dunner, langer en draadvormiger waren dan in de grond. Van Dorp (1977) stelt dat wortelharen (intensieve opname?) vooral in vochtige lucht ontstaan.

Bestudering van levende wortelstelsels direct in het substraat, b.v. grond, met kernspinresonantie (NMR) werd gedaan door Rogers et al. (1987).

Bij de NMR techniek wordt gebruik gemaakt van een sterk magnetisch veld, waarin o.a. waterstofkernen (protonen) zich gaan richten. Daarnaast wordt er een wisselend electromagnetisch veld aangelegd, bij een bepaalde typische golflengte treedt resonantie die gemeten wordt op. In wezen is het een waterbepaling. Van de wortels in een substraat kan een 3-dimensionaal beeld gegeven worden. Hetzelfde principe wordt in de medische wetenschap toegepast.

3. Penetratiedruk van de wortel (zie ook 5, weerstand en de "wortel")

Door verschillende onderzoekers werd de druk die de wortel op het medium kan uitoefenen bepaald. Dit gebeurde in relatie tot plantesoort en omstandigheden.

De druk, die de wortel op de omgeving kan uitoefenen of de tegendruk van de grond wordt uitgedrukt in Pascal ($1 \text{ Pa} = 1 \text{ Newton} \cdot \text{m}^{-2}$). Verder wordt veel gebruikt kPa (1000 Pa) en MPa (10^6 Pa). Ook komt men de bar tegen (10^5 Pa). De oorspronkelijke meer gebruikelijke atmosfeer is ongeveer 10^5 Pa .

Vooraf in het gebied boven 1 MPa wordt de wortelgroei sterk geremd. Gerard (1972) vermeldt dat bij de erwt bij een tegendruk van 3 MPa de wortelgroei volledig stopt. Heuvelink (1984) stelt dat voor optimale omstandigheden voor de wortelgroei de indringingsweerstand niet groter moet zijn dan 1 MPa. De groeisnelheid van de wortel neemt tussen 1 en 3 MPa sterk af. Overigens beschrijft Heuvelink voor gerst al bij 50 kPa een groeireductie voor de wortels van 80%. De druk die de wortel kan

uitoefenen verschilt in de lengterichting en de dwarsrichting. Feldman (1984) vond voor boon en mais in het longitudinale vlak drukken van 1 MPa en in het radiale vlak drukken van 0,5 - 0,6 MPa. De druk die de wortels kunnen uitoefenen is afhankelijk van de zuurstofspanning in het wortelmilieu. Heuvelink (1984) vermeldt voor katoen een afname van 1,1 naar 0,5 MPa bij een afname van het O₂-gehalte in de gasfase rond de wortels van 21% naar 3%.

De door Heuvelink (1984) gehanteerde wortelgroeidruk is het verschil van de turgor en de longitudinale krachten die de wortelstrekking tegenwerken.

4. Het vermogen van de wortel om ondoordringbare obstakels te passeren

Indien er in de weg, die een wortel volgt obstakels aanwezig zijn dan zijn er verschillende mogelijkheden. De wortel kan het obstakel opzij drukken. Er is een porie in de buurt met een doorsnee groter dan de wortel en deze kan daar doorheen gaan. Feldman (1984) constateert dat wortels niet hun diameter kunnen verkleinen om een porie te passeren. Indien het op bovengenoemde manieren niet lukt zal de wortel om het obstakel heengaan, waarbij laterale wortels gevormd worden aan de bolle kant van de kromming (Feldman, 1984). In een substraat als steenwol of schuim wordt een bepaald patroon aangeboden, dat de wortels moeten volgen. Over de mechanismen die daarbij een rol spelen werd nog weinig informatie gevonden.

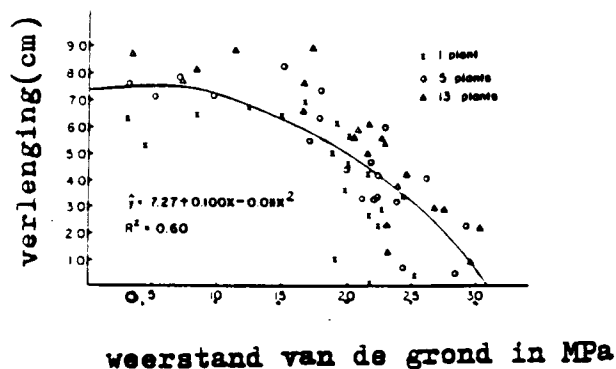
5. De invloed van verschillende factoren op het wortelstelsel

5.1. Weerstand in het substraat en het wortelstelsel

De groeisnelheid hangt in dit verband van verschillende grootheden af. Zo noemen Van Dorp (1977) en Veen (1982) de weerstand van de celwand tegen groei en watertransport, de druk van het omliggende weefsel, de turgor en dit alles in relatie tot de tegendruk die de wortel in het substraat ondervindt. Zoals eerder vermeld nemen groeisnelheid (en ook

cellengte) bij toenemende druk af (Feldman, 1984). Conover (1988) vond dat de groei van bladplanten beneden een weerstand van 30 kPa in veen-substraat weinig geremd was. Heuvelink vermeldt dat tussen 100 en 1000 kPa de wortelgroei praktisch onafhankelijk van de tegendruk was. Dit werd ook gevonden door Gerard et al. (1972) (Fig. 1).

De wortelmorfologie verandert met de weerstand. Zo beschrijft Feldman (1984) dat er meer zijwortels vlak achter de worteltop (4 mm van de top) aanwezig zijn bij verhoogde weerstand (50 kPa). Heuvelink (1984) stelt dat bodemverdichting meer vertakking van de wortels geeft. Overigens zijn deze relaties niet goed te scheiden van de effecten via watergehalte en aëratie.



Figuur 1. Verband tussen de wortelverlenging bij erwt na 5 dagen en de weerstand op een kleigrond (Gerard et al., 1972).

5.2. Zuurstof en het wortelstelsel

Over het verband tussen wortelstructuur, wortelopname en wortelgroei en de zuurstoftoevoer in het wortelmilieu is een vrij groot aantal gegevens in de literatuur te vinden. Zo stelt Heuvelink (1984) dat de wortels bij zuurstofgebrek korter zijn en sterker vertakt. Enkele uren zonder zuurstof betekent de dood voor de wortels. Reeds eerder is vermeld de invloed van zuurstof op de wortelgroeidruk. Ook Feldman (1984) beschrijft in slecht geaëreerde oplossingen kortere en sterker vertakte wortels. De wortelinitiatie wordt ook beïnvloed. Dit blijkt uit resultaten van Soffer en Burger (1988) bij ficus. Zij vonden toenemende beworteling van stekken bij een zuurstofgehalte in het wortelmilieu dat opliep van 0 tot 8 mg.liter⁻¹. De benodigde hoeveelheid zuurstof neemt evenredig met het kwadraat van de worteldiameter toe, zodat fijne wor-

tels voor de zuurstofvoorziening een voordeel zijn (Heuvelink, 1984). Alwan and Newton (1984) vonden in het gebied van 0,1 - 0,4 mg.kg⁻¹ zuurstof in de oplossing bij "nutrient film technique" een sterk positief verband tussen het zuurstofgehalte en de kaliumopname. Normaal vindt men echter hogere zuurstofgehalten van 5-7 mg.kg⁻¹ in de oplossing. Veel onderzoek is ook gedaan om de kritische grenzen voor de zuurstofvoorziening van het wortelstelsel te bepalen. Niet altijd zijn deze gegevens goed vergelijkbaar. Het gaat hierbij om opnamecijfers voor zuurstof voor het totale wortelstelsel van een plant of berekend per eenheid van worteloppervlak. De Willigen en Van Noordwijk (1987) beschrijven in hun dissertatie het transport van zuurstof in grond naar de wortel. Ook vindt men in de literatuur cijfers voor de minimale zuurstofdruk in het gas rond de wortel. Over de zuurstofbehoefte van de wortels zullen hier slechts enkele cijfers vermeld worden. De zuurstofbehoefte varieert voor verschillende plantesoorten. Door Hurd (1978) wordt als zuurstofbehoefte van het wortelstelsel van een tomataplant 30 mg zuurstof per uur vermeld. De Willigen en Van Noordwijk (1987) nemen als gemiddelde voor verschillende plantesoorten 0,4 mg zuurstof.cm⁻³ wortel.uur⁻¹ aan. Brouwer en Wiersum (1977) noemen voor de diffusiesnelheid naar de wortel 100-500 mg zuurstof.m⁻² per uur geeft. Wiersum (1980 a) bepaalde de beperkende diffusiesnelheid met een platina electrode en vermeldt 180-250 mg 0.m⁻² wortel.uur⁻¹. In het gas rond de wortel is een partieelspanning voor zuurstof nodig van circa 10 kPa. Zo vermeldt Wiersum (1980 a) als grens 10 kPa zuurstof. Heuvelink (1984) noemt voor katoen 5-20 kPa. Hij vermeldt verder dat voor appel beneden 15 kPa de mineraalopname al afneemt, 12 kPa zuurstofdruk was nodig voor wortelaanleg, 5-10 kPa zuurstofdruk voor de groei van bestaande worteltoppen, terwijl beneden 3 kPa geen wortelgroei plaatsheeft. Brouwer en Wiersum (1977) geven als beperkende waarde voor een aantal gewassen 1-20 kPa zuurstof op, voor tomaat wordt 3 kPa beperkend geacht. Van Dorp (1984) tenslotte noemt 2-5 kPa en 15 kPa uit twee onderzoeken. Wiersum (1980 a) vermeldt dat bij 1-2 kPa zuurstof de ademhaling van de wortels geremd wordt. De verdeling lucht, grond, water is ook een belangrijke factor. Heuvelink (1984) vermeldt dat er voor grond minimaal 10-20% lucht moet zijn. Voor kunstmatige substraten is hier nog weinig over bekend.

5.3. Licht

Het effect van verschillen in bovengrondse bestraling van de plant zal ook weer zeer complex zijn. Wortels hebben energie nodig voor de groei en ontwikkeling en die moet van de fotosynthese komen. Van Dorp (1977) berekende dat voor de opbouw van nieuw wortelcellen 0,38 g fotosynthese produkt voor 1 g wortelweefsel nodig is. Voor het instandhouden van de levende cellen is 0,01-0,04 g/g nodig en verder wordt nog energie gebruikt bij de opname. De invloed van licht is temperatuursafhankelijk. Bij verlaging van de lichtintensiteit wordt de wortelgroei meer geremd dan de scheutgroei. Brouwer (1981) en Bastow Wilson (1988 b) vonden bij een lage lichtintensiteit een hogere scheut:wortel-verhouding.

5.4. Temperatuur

5.4.1. Worteltemperatuur

De temperatuur in de omgeving van de wortels heeft een invloed op de wortelmorfologie, op de wortelgroeisnelheid en via deze op de opname. Zo vermeldt Heuvelink (1984) een wortelstelsel met meer witte, weinig vertakte en dikke wortels bij een lage worteltemperatuur. Verder meer wortelharen als de temperatuur laag is. Er is een bepaald optimum temperatuurstraject, waarin de wortels het best functioneren. Dit is weer afhankelijk van luchttemperatuur en licht. Een hoge temperatuur van de wortels geeft een meer vezelig en "zacht" wortelstelsel. De hogere worteltemperatuur beïnvloedt de opname van verschillende elementen in verschillende mate. Zo vond Sonneveld (1987) minder Mg-gebrek bij een worteltemperatuur van 24°C dan bij 19°C. De worteltemperatuur beïnvloedt de hormoonhuishouding van de wortel. Tachibana (1988) vond in xyleemexudaat van komkommerwortelstelsels minder cytokinine bij lagere temperaturen. Bij vijg was het effect echter tegengesteld en vond Tachibana juist hogere concentraties bij lagere temperatuur. Bastow Wilson (1988 b) constateert dat er een hogere scheut:wortel-verhouding is bij hogere

temperatuur. De verklaring kan gezocht worden in stimulering van de minerale voeding. Het wortelmetabolisme wordt echter evenals de scheut-groei gestimuleerd en dit zou verlagend werken op de scheut:wortel-verhouding. Kennelijk overweegt de invloed op de scheut.

5.4.2. Luchttemperatuur

Het effect van de luchttemperatuur zal zeer divers zijn en valt buiten het kader van dit overzicht. Via metabolisme en b.v. de transpiratie zal de wortelgroei beïnvloed worden.

5.5. Water

5.5.1. Water in het substraat

Water heeft aanzienlijke invloed op de wortelmorfologie zowel direct als indirect via andere factoren. Indirect o.a. doordat de fysische eigenschappen van het substraat beïnvloed worden. De wortel kan maar tot een bepaalde zuigspanning in de grond werkzaam blijven.

Heuvelink (1984) stelt dat de groei van het wortelstelsel als geheel afneemt als er weinig water is. Hij verklaart dit doordat de huidmondjes sluiten en het assimilaten transport naar de wortel afneemt. Over de invloed van het watergehalte van het medium op de wortellengte is men het niet eens. Zo beschrijft Gerard et al. (1972) bij een hoger watergehalte van de grond langere wortels. Van Dorp (1977) beschrijft een uitgebreider wortelstelsel met langere wortels met eenzelfde gewicht bij afnemend vochtgehalte in de grond. Bij droogte beneden -0.35 MPa neemt de wortelgroei af en ontstaan korte en dunne wortels. Heuvelink (1984) geeft aan dat er meer wortelharen ontstaan onder vochtige omstandigheden. Tijdelijk te natte grond geeft afsterven van wortelpunten. Over het effect van bepaalde zuigspanningen in de grond werd een aantal gegevens gevonden. Heuvelink (1984) geeft aan dat de waterpotentiaal het best $-0,05$ tot $-0,2$ MPa kan zijn. Wortels kunnen nog groeien bij -1.5 MPa. Het is belangrijk dat in ieder geval een deel van de wortels een niet te lage

waterpotentiaal heeft. Protopapas (1987) vond reductie van de wortelfunctie vanaf $-0,7$ MPa, bij $-1,5$ MPa is deze reductie 80%, bij -2 MPa 100% en is er dus geen sprake meer van wortelfunctie.

Over de gradiënt, die er tussen substraat en wortel aan waterpotentiaal moet zijn, stelt Van Dorp (1977) dat dit $0,15-0,3$ MPa moet zijn. De invloed van het watergehalte werkt gedeeltelijk indirect via de weerstand van het medium, zoals o.a. Heuvelink (1984) vond. Heuvelink stelt echter dat als men voor de met een penetrometer gemeten weerstand corrigeert er bij $1,2$ MPa geen invloed van de waterpotentiaal op de wortelgroei in grond gevonden wordt. De Willigen en Van Noordwijk (1987) beschrijven ten aanzien van het watergehalte en wortelgroei en -functie twee problemen, nl. het wortel-medium contact (samenhangend met de worteldichtheid) en de aanvoer van water door het medium. Brouwer (1981) noemt het verschijnsel van de interne compensatie binnen het wortelstelsel bij watertekort.

5.5.2. Watergehalte in de lucht

De invloed van luchtvochtigheid werkt via vele mechanismen op het wortelstelsel (Van Dorp, 1977) en valt buiten het kader van dit overzicht. Via gebreksverschijnselen werd deze invloed ook gevonden, zo beschrijft Sonneveld (1987) bij hogere luchtvochtigheid meer Mg-gebrek. De interne verdeling van mineralen en de relatie daarvan met de verdamping spelen hier echter ook een rol.

5.6. De ruimtelijke opbouw van het substraat en het wortelstelsel

Hieronder wordt verstaan de wijze waarop de wortels door een bepaald patroon van het substraat gedwongen worden bepaalde wegen te volgen. Een substraat bestaat uit voor de wortel ondringbare of moeilijk doordringbare obstakels en poriën van verschillende grootten. Zo zijn bij een steenwolmat de obstakels de draden, hoewel die wel gedeeltelijk opzij gedrukt kunnen worden. De verdeling van obstakels en poriën kan regelmatig of vrij ordeloos zijn. Zo kunnen poriën van verschillende grootten

in een grond vrij willekeurig verspreid voorkomen. Indien men een mat steenwol op dwarsdoorsnede bekijkt ziet men hier ook holten van verschillende grootten.

Over de invloed die deze patronen op de structuur van het wortelstelsel en op de voor de wortelgroei benodigde energie hebben is nog maar weinig bekend.

5.7. Zuigspanning in en de relatie met watergehalte van het medium en het wortelstelsel

Ten aanzien van de zuigspanning (waterpotentiaal) is onder 5.5. reeds enige informatie gegeven. Over de relatie pF-curve van het medium en het wortelstelsel zijn vooral voor de kunstmatige media nog maar weinig gegevens gevonden.

5.8. Nutriënten en het wortelstelsel

5.8.1. Macro-elementen en het wortelstelsel

De macro-elementen hebben ongetwijfeld een invloed op het wortelstelsel. Dit zal direct zijn maar ook indirect via de spruitgroei. Ook de morfologie van het wortelstelsel - o.a. de vertakkingsgraad en de verdeling over dunne en dikke wortels - zal er door beïnvloed worden. Zo stelt Wiersum (1980 b) dat hoge niveaus aan N, P, K nodig zijn voor de wortelontwikkeling en dat Ca onmisbaar is.

Een dergelijke conclusie vindt men ook bij Van Dorp (1977). Bastow-Wilson (1988 a en b) en Van Dorp (1977) stellen dat het aangrijpingspunt vaak primair de scheut is. De scheut:wortel-verhouding wordt ook dikwijls lager bij gebrek aan een bepaalde nutriënt.

Van Dorp (1977) vond bij weinig N meer primaire wortels en weinig vertakking. Sutton (1980) vermeldt bij meer nitraat een grotere worteldichtheid en een uitgebreider wortelstelsel. Hurd (1978) acht een concentratie van 1 mmol.l^{-1} N voldoende. Hurd (1978) beschrijft bij laag-N hogere wortelgewichten. Van Dorp (1977) vindt als invloed van P dunnere wortels

en kortere zijwortels. McKay en Barber (1985) vonden afname van de wortelhaarvorming bij meer P in de grond. In voedingsoplossing was dit niet het geval, daar nam het oppervlak van de wortelharen iets toe. Anderen vonden weer geen P-invloed op de wortels. Ook Ca is nodig voor de wortelontwikkeling. Cormack (1949) beschrijft de positieve invloed van calcium op vorming en groei van de wortelharen. Heuvelink (1984) stelt dat Ca in het pH-gebied van 8 tot 4 ook via de zuurgraad op de wortelvorming en -groei werkt.

5.8.2. EC (zoutconcentratie) en het wortelstelsel

Het optreden van gebreksverschijnselen wordt beïnvloed door de EC. Zo vond Sonneveld (1987) toenemend Mg-gebrek bij een hogere EC. Voor de groei van het gewas zijn er bepaalde grenzen aan de EC. Zo vond Hurd (1978) maximale groei voor tomaat bij 0,15 MPa, terwijl bij 0,4 MPa groeiremming optrad. De EC oefent haar werking gedeeltelijk via de wortelmorfologie uit. Sutton (1980) beschrijft - zoals eerder vermeld - in oplossingen met hoge EC relatief veel korte, dikke en vertakte wortels en in een oplossing met lage EC veel lange, dunne, weinig vertakte wortels.

Verder bepaalt de EC de verdeling van de wortels in een steenwolmat. :Zo vonden De Willigen en Van Noordwijk (1987) bij steenwolteelt van tomaat de meeste wortels bovenin de mat. Bij de door hen gebruikte techniek waren dit plaatsen met ene lage EC ($1.3 - 1.7 \text{ mS.cm}^{-1}$).

5.8.3. Micro-elementen en het wortelstelsel

Verschillende micro-elementen hebben een invloed op de wortelvorming. Dit kan weer indirect zijn via de scheutgroei, maar ook direct op de wortelgroei.

Zo beschrijven Sonneveld en Voogt (1985) een effect van het ijzerniveau op de wortelstructuur in steenwol. Bij Fe-gebrek vonden ze een fijner vertakt wortelstelsel. Sonneveld en Voogd (1984) vermelden dat onder omstandigheden van ijzergebrek soms een geheel nieuw wortelstelsel ont-

staat. Van Dorp (1977) beschrijft dat zowel Mn als B indirect via de scheutgroei werken. Ook Wiersum (1980) stelt dat B essentieel is voor de wortelontwikkeling. Cu kan volgens Sutton (1980) het wortelstelsel veranderen en remt in hogere concentraties de wortelgroei.

5.9. Humusachtige stoffen en wortellexudaten in het wortelmilieu en het wortelstelsel

Organische verbindingen afkomstig van de humus kunnen invloed hebben op de wortelstructuur (Sutton, 1980). Zo beschrijft Burns et al. (1986) stimulering van de wortelgroei door huminezuren bij verschillende planten. Huminezuren zouden zowel de celstrekking in de wortel bevorderen als soms een werking hebben die vergelijkbaar is met die van indolazijnzuur. Whittington (1968) vermeldt stimulering van de wortelaanleg door fenolische groepen, die in de humus voorkomen. Vaak wordt ook een indirecte werking genoemd via de nutriëntenvoorziening van de wortel. Zo noemen Marchner et al. (1987) een stimulering van de opname van micro-elementen door wortellexudaten. Het gaat daarbij om stoffen als fenolen, organische zuren en aminozuren. Burns et al. (1986) vermelden speciaal een werking van de stoffen met lagere molecuulgewichten uit de humus op de opname van Cu, Co en Fe. Van Dorp (1977) beschrijft de rol van fosfatasen uit wortellexudaten bij het beschikbaar maken van organische fosfaten voor de fosfaatopname.

6. Scheut:wortel-verhouding, bepalende factoren. "Wat is het minimaal benodigde wortelstelsel?"

Ingrepen op de plant kunnen de scheut:wortel-verhouding wijzigen. Zo stelt Brouwer (1981) dat factoren die de beschikbaarheid van assimilaten verlagen een hogere scheut:wortel-verhouding (S:R) geven, terwijl factoren die de opname van water en nutriënten beperken een lagere S:R geven. Bastow-Wilson (1988) vermeldt dat de scheut de eerste aanspraak op de assimilaten maakt. Ook Van Dorp (1977) beschrijft een lage S:R bij weinig N en een hoge bij weinig licht. Heuvelink (1984) stelt dat de wor-

telgroeï compensatie zoekt voor ongunstige situaties door sterke uitbreiding op de beste plekken. Bastow-Wilson (1988 b) noemt een aantal uitgangspunten voor verklaring van de S:R-verhouding, zoals:

1. Een vast verband tussen scheut- en wortelgewicht.
2. Het zoeken van evenwicht tussen scheut- en wortelactiviteit, respectievelijk fotosynthese en opname.
3. De balans tussen C en N opname, transport en inbouw in scheut en wortel ("diffusie en transport").
4. De werking van stengel- en wortelhormonen.

Veranderingen in de plant kunnen de S:R wijzigen. Zo beschrijft Hurd (1978) het afsterven van wortels bij het ouder worden van de plant en bij het begin van bloei en vruchtvoorming. Daughtrey en Schippers (1980) stellen dat de competitie scheut-wortel wortelsterfte kan geven. Brouwer (1981) vond bij het wegsnoeien van de helft van de wortels compensatie in een sterkere wateropname echter veel minder in de nitraatopname. Göhler en Drews (1986) vonden sterke toename van de wortelgroeï bij verwijderen van vruchten en bloemen.

Stutzel (1988) modelleert een andere verdeling binnen de plant, namelijk die tussen fysiologisch actieve weefsels en steunweefsels. De vraag over het minimaal benodigde wortelstelsel zal nog veel meer studie vergen. De bedoeling is dat de plant zo min mogelijk energie in het wortelstelsel stopt bij een voldoende opnamecapaciteit van de diverse nutriënten. Meer gegevens zijn nodig om de berekeningen over de energie, die voor de verschillende onderdelen van het gewas nodig is, te kunnen uitvoeren.

7. Groeistoffen en het wortelstelsel

De zienswijze dat groeistoffen het evenwicht tussen wortel- en scheutgroeï mee zouden bepalen is algemeen verbreid. Wel is het moeilijk deze effecten te ontwarren van het effect van de verdeling van assimilaten en de rol van mineralen. In de wortel zouden vooral kinetineachtige stoffen geproduceerd worden, die via het xyleem naar de scheut vervoerd zouden worden en daar werkzaam zouden zijn.

Omgekeerd zou in de stengeltop auxine als indolazijnzuur gevormd worden, dat via het floëem naar de wortel vervoerd zou worden om daar het wor-

telstelsel te beïnvloeden. Daarnaast zouden intern of extern toegediende groeistoffen de morfologie van het wortelstelsel, zoals de aanleg van nieuwe wortelpunten, mee beïnvloeden. Hieronder volgt nu een heel globaal overzicht van enkele publicaties op dit gebied.

Sutton (1980) stelt dat de verschillende typen groeistoffen in stadia na elkaar werken: gibberellinen eerst, ze spelen een rol bij de celstrekking, daarna komen de kinetinen die op de celdeling werken en tenslotte indolazijnzuur dat weer de celstrekking beïnvloedt. Torrey (1976) geeft een vrij uitvoerig overzicht over de rol van groeistoffen. De cytokinine die van de wortel naar de stengel vervoerd is heeft in de scheut een controlerende functie ten aanzien van o.a. eiwit- en CO_2 -metabolisme, afsterving van weefsels, elongatie van de scheut. Bastow-Wilson (1988) schrijft over de onderlinge hormoonsignalen tussen wortel en stengel, maar vermeldt dat de precieze interactie nog niet goed bekend is. Hormonen kunnen het wortelstelsel en de plant in een bepaalde richting "sturen". Sutton (1980) geeft, zoals reeds eerder vermeld, resultaten van synthetische groeistoffen. Indolboterzuur gaf een sterk vezelig wortelstelsel, phenoxiazijnzuur een struikachtig wortelstelsel met dikke en gekromde wortels. De omstandigheden van applicatie - als concentratie - zullen hier ongetwijfeld een rol spelen. Ethyleen, dat soms ook onder de groeihormonen gerekend wordt, zou volgens Feldman (1984) dikke, korte wortels geven. Whittington stelt dat auxinen of gibberellinen nodig zijn voor de vorming van zijwortels. Naftylazijnzuur in combinatie met catechol (o-di hydroxybenzeen) gaf veel nieuwe wortelpunten. Ook Byan Wehgan et al. (1987) noemen stoffen als indolboterzuur die de wortelvertakking beïnvloeden. Bugbee en White (1984) vermelden juist de scheutbeïnvloeding via worteltoediening van gibberelline A_3 . De fotosynthese capaciteit, ook bij lage temperatuur, werd erdoor gestimuleerd. Met CCC is het mogelijk de wortelgroei relatief ten opzichte van de scheutgroei te stimuleren (persoonlijke mededeling Van Ravesteijn).

Andere factoren zoals druk beïnvloeden het auxinenniveau. Zo vermeldt Feldman (1984) dat in door uitwendige druk in de groei geremde wortels het gehalte aan indolazijnzuur 3 à 4 maal zo hoog was dan in vrijer groeiende wortels. Shoji Tachibana (1988) vond bij komkommer bij lagere worteltemperatuur minder kinetine in de plant. Het groeistofmetabolisme wordt ook beïnvloed door de minerale voeding, zo beschrijft Albert (?)

een hoger gehalte aan indolazijnzuuroxydase bij B-gebrek.

8. De energiebehoefte van wortel en scheut en de beïnvloeding daarvan

Men wil de energiebehoefte van de wortel bij een bepaalde produktie graag zo laag mogelijk houden. De energie die de wortel gebruikt is nodig voor de ademhaling, aanleg van nieuwe cellen, celstrekking, verhouding voor het verkrijgen van stevigheid, enz. De wortel zal arbeid moet verrichten om in het substraat door te dringen. De in de chemische verbindingen vastgelegde energie zou in principe bepaald kunnen worden uit de calorische waarde daarvan.

Het literatuuronderzoek over dit onderwerp is nog verder in bewerking.

9. De betekenis van verschillende typen wortelstelsels voor de opname

Ook voor dit onderwerp wordt nog verder aan de literatuur gewerkt. Hieronder volgen enkele korte opmerkingen.

Van Dorp (1977) vermeldt enige gegevens over de opname activiteit van verschillende typen wortels. Deel van de wortel direct achter de wortelpunt (met de wortelharen) is het meest actief.

Jonge wortelharen hebben een grote opnamesnelheid. Het verschilt nog voor verschillende nutriënten. Zo wordt K over de gehele wortel opgenomen en Ca alleen over het gedeelte waar de endodermis niet verkurkt is. Voor Fe geldt dat laatste ook in gebrekssituaties, terwijl dit element als er voldoende Fe is vrij uniform over de gehele wortel opgenomen wordt. Hurd (1978) noemt Ca en Fe beide als elementen die via het onverkurkte deel van de wortels opgenomen wordt.

10. Enige conclusies

Voorlopige conclusie uit het voorgaande is dat een groot aantal factoren in de wortelomgeving of plantomgeving de morfologie van het wortelstelsel beïnvloedt. Daaronder zijn de druk die de wortel moet overwinnen, de

O-voorziening van de wortel, de minerale voeding en groeistoffen. Met deze factoren in combinatie moet het mogelijk zijn de wortels in de richting van een zo hoog mogelijke produktie te "sturen". Een van de factoren daarbij zal zijn overbodige wortels of overbodige weefsels in de wortels of wortelafsterving zoveel mogelijk te voorkomen. Naast bovengenoemde factoren kan men bij deze "sturing" ook denken aan factoren die de scheut beïnvloeden zoals licht.

11. Opzet van een oriënterende proef over de invloed van het substraat op de structuur van het wortelstelsel

In een allereerste oriënterend proefje over de invloed van de fysische eigenschappen van het substraat op de wortelgroei bij tomaat werd gewerkt met glazen kralen met verschillende diameter. De variatie was 10, 5, 2, 1, 0.5, 0.2 en 0.1 mm. Op deze wijze worden verschillende omgevingsfactoren voor de wortel echter gelijktijdig gevarieerd. Zo gaat de variatie van groot naar klein samen met kleinere poriën (grotere weerstand), een geringere aëratie en een grotere beschikbaarheid van water en voedingszouten. Op de potten met kleine korrels (beneden 1 mm) bleef vaak langdurig voedingsvloeistof staan. Als vergelijking werd vrije watercultuur, zand, steenwol en argex kleikorrels gebruikt. Al deze substraten waren aanwezig in plastic potjes. De potten stonden in grote bakken met een laagje voedingsoplossing. "De vrije watercultuur" staat direct met de wortels in de vloeistof in de bak. De potten krijgen voedingsvloeistof via druppelbevloeiing.

Scheut- en wortelgewichten werden bepaald en aan de wortels werden wat waarnemingen gedaan (Tabel 1). De variatie tussen de herhalingen was erg groot. De hieronder gegeven voorlopige conclusies moeten dan ook met veel voorzichtigheid geïnterpreteerd worden. De tendensen uit de proef zijn:

- Op de glazen kralen is de scheut:wortel-verhouding voor de kleinere kralen (0.5, 0.2 en 0.1 mm) lager dan voor de grotere (1, 2, 5, 10 mm). De plant- en wortelgewichten verschillen niet systematisch.
- Bij 0.5 en 0.1 mm werden voor de kralenreeks meer vertakkingen in de wortels gevonden.

- De grootste lengte van de wortels werd gevonden bij de 10 mm kralen. De wortels kunnen zich kennelijk erg gemakkelijk verlengen in dit substraat met deze grotere tussenruimten. Op watercultuur worden opvallend lange wortels gevonden.
- Het drooggewicht van de wortels is het hoogst bij de 0.1 mm kralen.
- Opvallend is ook het hoge wortelgewicht in de vrije watercultuur, samengaand met een lage scheut:wortel-verhouding.

12. Perspectieven ten aanzien van verdere proeven

In eerste instantie lijkt systematische verandering van de glazen kralen iets om mee verder te experimenteren. De variaties in de fysische parameters hebben weliswaar betrekking op een aantal factoren en zijn vrij fors. Zo is de waterdoorlatendheid in potten met de fijnste kralen zeer gering en blijft er lange tijd vloeistof op de kralen staan. Gedacht wordt om de aandacht in eerste instantie op het volgende te richten:

- Herhaling van de proef met kralen van verschillende grootten en vrije watercultuur. Vraag is dan of de variatie van de herhalingen te verkleinen is en dus of het een goede manier voor het verkrijgen van diverse typen wortelstelsels is.

Waarneming van wortel nat- en drooggewicht en bovengronds gewicht.

Verder globale waarnemingen over de wortelmorfologie (lengte, dikte en vertakking).

- Dezelfde proef maar met aangepaste watergift voor de verschillende dichtheden van het substraat.
- Verder experimenteren om methoden te zoeken om de factoren die de wortelgroei beïnvloeden (zoals weerstand tegen druk, poriëngrootte, poriënvorm, zuigkracht, zuurstof- en watergehalte) systematisch te variëren. Zo kan gedacht worden aan nylandoek met gaten van verschillende grootten en vorm. De vraag is dan of het wortelstelsel op deze manier in een bepaalde richting "gestuurd" kan worden.
- In kleine experimenten kan eerst als aparte factoren de invloed nagaan van een aantal andere ingrepen als zuurstoftoevoer, worteltemperatuur, enkele voedingselementen, toepassing van groeieresultaten, blad- en vruchtsnoei en licht op de vorm van het wortelstelsel.

- Als gewassen kan naast de tomaat een bladgewas als sla en een bloemengewas als anjer gebruikt worden.
- Proeven als onder het eerste punt met de kralen kunnen verder uitgebreid worden met andere metingen. Zo kan de energie (calorische waarden) die in verschillende onderdelen van de plant aanwezig is bepaald worden. Ook kan de opnamecapaciteit van de wortels onderzocht worden. Dit zou bij voldoende voeding en in gebrekssituaties (b.v. van Fe en Mg) kunnen.
- Literatuurstudie over onderzoeksmethoden van het intacte wortelstelsel in media als steenwol waar deze moeilijk uit geïsoleerd kunnen worden. Onderzoekstechnieken als kernspinresonantie (NMR) lijken hier goede perspectieven te bieden. In de medische wetenschap wordt deze techniek uitgebreid toegepast om weefsels met verschillend watergehalte in "vivo" drie dimensionaal zichtbaar te maken. Over de studie zal een kort intern verslag gemaakt worden.

Het gebruiken van meerdere kennis, die eventueel uit proeven als hierboven geschetst komt, is een volgend punt. Uiteindelijk zal men tot globale groeimodellen moeten komen. Hierbij kunnen fysische parameters van het substraat, samenstelling van de voedingsoplossing en klimaatsfactoren parameters zijn. De vergelijking zal als afhankelijke variabele de opbrengst en kwaliteitskenmerken hebben. Het is mogelijk, dat het verband tijdsafhankelijk is. Dit zou betekenen, dat de wijze van sturing van het wortelstelsel gedurende de teelt moet variëren. Het behoeft geen betoog dat het ontwikkelen van dergelijke vergelijkingen niet zonder problemen is.

Tabel 1. Waarnemingen aan het gewas in een proef op verschillende wortelmedia

Aanduiding:		Enkele dagen na de oogst										opmerkingen	
Bij de oogst	Gem.*	Scheut: Na afrogen op	Gem. droog- gew. in g	lengte wortel- plant	water opmerkingen								
Gem.*	wortel- boven- gew.	wortel- op filter- verhou- papier	gem. wortels	jonge wortels	blad- ren in cm	0 -> 9+ 0 -> 9+ 0 -> 3+							
in g	in g	in g	in g	in g	in g	in g							
1. 10 mm	9,4+3	55+16	5,7	8,5+2	6,8+2	0,9+0,2	0,7 +0,2	36+ 4	4	9	0		
2. 5 mm	6,2+2	41+17	5,9	4,9+2	3,2+2	0,8+0,2	0,5 +0,2	33+ 7	1	6	1		
3. 2 mm	9,5+2	46+10	4,9	8,0+4	5,9+3	0,9+0,1	0,7 +0,1	36+ 2	5	3	0		
4. 1 mm	9,1+4	49+18	5,3	7,7+2	5,9+2	0,9+0,3	0,65+0,3	36+ 6	4	0	0	kralen moeilijk te verwijderen	
5. 0,5 mm	6,0+2	24+10	3,8	4,0+2	2,7+1	0,6+0,3	0,4 +0,2	29+ 4	8	3	3		
6. 0,2 mm	7,4+0,5	29+ 2	3,8	4,4+0,2	3,0+0,2	1,1+0,1	0,8 +0,1	31+ 1	3	0	1		
7. 0,1 mm	11,1+2,5	41+ 9	3,8	9,0+3	7,3+2	1,9+0,4	1,5 +0,3	34+ 5	6	0	1		
8. Steenwol	-	89+19	-	-	-	-	-	45+ 6	5	6	-		
Argex geb. klei													
9. klein	-	162+34	-	-	-	1,4?+0,4	0,9?+0,4	68+ 4	7	3	-	bij verwijdering argex verliest men wortels	
10. groot	-	133+47	-	-	-	1,5?+0,7	1,1?+0,5	56+ 9	6	5	-		
11. Zand	12,4+4	52+21	3,5	11,6+4	9,4+3,5	1,4+0,2	1,2 +0,3	40+11	4	2	1		
12. Vrije water- cultuur	18,0+2	58+ 8	3,3	13,4+2	12,0+2	1,1+0,1	0,9 +0,1	39+ 0	6	9	-	opvallend lang	

* + Gemiddelde afwijking van het gemiddelde

Literatuur

- Albert, L.S.: Physiology of roots. In: literatuurplaats onbekend, 392-399.
- Alwan, A.H. and P. Newton: Dissolved oxygen, root growth, nutrient uptake and yields of tomatoes. ISDSC Proceedings (1984) 81-112.
- Bastow Wilson, J.: Effects of root pruning of wheat at different nitrogen levels. Plant and Soil 109 (1988^a) 128-130.
- Bastow Wilson, J.: A review of evidence on the control of shoot: root ratio, in relation to models. Ann. of Bot. 61 (1988^b) 433-449.
- Brouwer, R.: Effects of environmental conditions on root functioning. Acta Hort. 119 (1981) 91-101.
- Brouwer, R. and L.K. Wiersum: Root aeration and crop growth. In: U.S. Gupta (ed.), crop physiology, vol. II, Oxford Univ. press and ibh publ. comp., New Dehli (1977) 157-201.
- Bugbee, B. and J.W. White: Tomato growth as affected by root-zone temperature and the addition of gibberellic acid and kinetin to nutrient solutions. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 109 (1984) 121-125.
- Burns, R.G. et al.: Humic substances. Effects on soil and plants. Congress Milaan maart 1986, Reda, Milaan, 161 pp.
- Byan, Dehgan and C.R. Johnson: Root branching in *zamia floridana*: Effect of growth regulators and anatomical features. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 112 (1987) 1041-1044.
- Conover, C.A. and R.T. Poole: Growth of foliage plants in differentially compacted potting media. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 113 (1988) 65-70.
- Cormack, R.G.H.: The development of root hairs in angiosperms. Bot. Rev. 15 (1949) 583-612.
- Daughtrey, L. and P.A. Schippers: Root death and associated problems. Acta Hort. 98 (1980) 283-291.
- Dorp, F. van: Simulatie van veranderingen in concentraties van voedingselementen rond plantewortels. Proefschrift L.U. Wageningen (1977), PUDOC Wageningen, 162 p.
- Feldman, L.J.: Regulation of root development. Ann. Rev. Plant Physiol. 35 (1984) 223-242.
- Gerard, C.J., H.C. Mehta and E. Hinojosa: Root growth in a clay soil. Soil Science 114 (1972) 37-49.
- Heuvelink, E.: Invloed van het bodemmilieu op ontwikkeling en activiteit van

- het wortelstelsel. L.U. Wageningen, Tuinbouwplantenteelt, Rapp. (1984) 39 p.
- Hurd, R.G.: The root and its environment in the nutrient film technique of water culture. *Acta Hort.* 82 (1978) 87-97.
- MacKay, A.D. and S.A. Barber: Comparison of root and root hair growth in solution and soil culture. *Journal of Plant Nutrition* 7 (1984) 1745-1757.
- Marschner, H., V. Römheld and I. Cakmak: Root-induced changes of nutrient availability in the rhizosphere. *Journal of Plant Nutrition* 10 (1987) 1175-1184.
- Protopapas, A.L. and R.L. Bras: A model for water uptake and development of root systems. *Soil Science* 144 (1987) 353-366.
- Rogers, H.H. and P.A. Bottomley: In situ nuclear magnetic resonance imaging of roots: Influence of soil type, ferromagnetic particle content, and soil water. *Agronomy J.* 79 (1987) 957-965.
- Soffer, H. and D.W. Burger: Effects of dissolved oxygen concentrations in aerohydroponics on the formation and growth of adventitious roots. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 113 (1988) 218-221.
- Sonneveld, C. and W. Voogt: Studies on the application of iron to some glasshouse vegetables grown in soilless culture. *Plant and Soil* 85 (1985) 55-64.
- Sonneveld, C.: Magnesium deficiency in rockwool-grown tomatoes as affected by climatic conditions and plant nutrition. *Journal of Plant Nutrition* 10 (1987) 1591-1604.
- Stutzel, H., D.A. Charles-Edwards and D.F. Beech: A model of the partitioning of new above-ground dry matter. *Ann. of Bot.* 61 (1988) 481-487.
- Sutton, R.F.: Root system morphogenesis. *New Zealand Journal of Forestry Science* 10 (1980) 264-292.
- Tachibana, S.: Cytokinin concentrations in roots and root xylem exudate of cucumber and figleaf gourd as affected by root temperature. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 56 (1988) 417-425.
- Torrey, J.G.: Root hormones and plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27 (1976) 435-459.
- Veen, B.W.: The influence of mechanical impedance on the growth of maize roots. *Plant and Soil* 66 (1982) 101-109.
- Whittington, W.J. Root growth, *Proceedings of the fifteenth Easter. School in Agricultural Science, University of Nottingham, Butterworths* (1968), London.
- Wiersum, L.K. (1980^a): The effect of soil physical conditions on roots and uptake. In: D. Atkinson, J. Jackson, M. Sharples and W. Waller (eds.), *mineral nutrition of fruit trees. Butterworths, Sevenoaks* (1980), 111-121.

- Wiersum, L.K. (1980^b): Beheersing van het wortelmilieu als middel tot optimale voeding van de plant. *Bedrijfsontwikkeling* 11 (1980) 819-823.
- Wild, W.: Morphologische Unterschiede zwischen Wurzeln aus Erdkultur und Wurzeln aus Hydrokultur. *Schweizerische Gärtner-zeitung* Jg77(33) (1974) 449-452.
- Willigen, P. de and M. van Noordwijk: Roots, plant production and nutrient use efficiency. *Proefschrift L.U. Wageningen* (1987) 282 p.
- Yapa, L.G.G., D.D. Fritton and S.T. Willatt: Effect of soil strength on root growth under different water conditions. *Plant and Soil* 109 (1988) 9-16.