

Beworteling van grasland - een literatuurstudie

*Nutriëntenopname in relatie tot
bewortelingsdiepte en -intensiteit*

*Factoren en potentiële maatregelen
die de beworteling beïnvloeden*

*Joachim Deru
Nick van Eekeren
LBI*

*Herman de Boer
Livestock Research*



© 2010 Louis Bolk Instituut

Beworteling van grasland - een literatuurstudie.

Nutriëntenopname in relatie tot bewortelingsdiepte en -
intensiteit. Factoren en potentiële maatregelen die de
beworteling beïnvloeden.

*Rooting of grassland: a literature review on nutrient uptake
in relation to rooting depth and density, and on potential
measures to stimulate deep and dense rooting of grass.*

English summary (page 9), Table 3.6 (page 51)

Joachim Deru (LBI), Nick van Eekeren (LBI),

Herman de Boer (WUR-Livestock Research)

Publicatienummer 2010-018 LbV

www.louisbolk.nl

Voorwoord

Met het project “Dieper wortelen, beter benutten, minder verliezen” wordt beoogd de nutriëntenbenutting van grasland te bevorderen door een diepere en intensievere beworteling te bewerkstelligen. Het project wordt uitgevoerd door het Louis Bolk Instituut en Wageningen UR Livestock Research en maakt onderdeel uit van het Innovatieprogramma Kaderrichtlijn Water (KRW). Dit programma is geïnitieerd door het kabinet om de maatregelen van het Nationaal Waterplan, o.a. gericht op het verminderen van de emissie van verontreinigingen, aan te vullen.

Om te onderzoeken of een diepere en intensievere beworteling van gras en grasland inderdaad tot een verhoogde opname van N en P leiden, en welke mogelijke landbouwkundige maatregelen de beworteling bevorderen is in fase 1. van het project een literatuurstudie uitgevoerd. Dit rapport is hiervan het resultaat. Daarnaast is in fase 2. een potproef verricht waarin het effect van de worteldiepte en -intensiteit op de grasgroei en nutriëntenonttrekking onder gecontroleerde omstandigheden is gemeten. Als laatste wordt in fase 3. concreet een aantal maatregelen in veld- en potproeven onderzocht, die mogelijk de beworteling van grasland beïnvloeden en die voor graslandbeheerders toepasbaar zijn.

Het project “Dieper wortelen, beter benutten, minder verliezen” pakt het probleem letterlijk bij de wortels aan.

Joachim Deru

September 2010

Inhoud

Voorwoord	3
Samenvatting	7
Summary	9
1 Inleiding	11
2 Nutriëntenopname in relatie tot wortelingsdiepte en -intensiteit	15
2.1 Inleiding	15
2.2 Stikstof	16
2.2.1 Diepte van de worteling en stikstofopname	18
2.2.2 Intensiteit van de worteling en stikstofopname	19
2.2.3 Conclusie stikstof	21
2.3 Fosfor	21
2.3.1 Diepte van de worteling en fosfaatopname	24
2.3.2 Intensiteit van de worteling en fosfaatopname	24
2.3.3 Conclusie fosfaat	28
3 Factoren die de worteling beïnvloeden en potentiële maatregelen voor een diepe en intensieve worteling	29
3.1 Inleiding	29
3.1.1 Groeiwijze van meerjarig gras en belang van het wortelstelsel	29
3.1.2 Vergelijkbaarheid van onderzoeksresultaten	30
3.2 Bodem	30
3.2.1 Bodemfysisch	31
3.2.2 Bodemchemisch	33
3.2.3 Bodembiologisch	35
3.3 Gewas	36
3.3.1 Maatregelen bij inzaai	36
3.3.2 Soorten, rassen en veredeling	38
3.4 Management	40
3.4.1 Bemesting	40
3.4.2 Maaien en beweiden	43
3.4.3 Leeftijd grasland, grondbewerking en vruchtwisseling	47
3.5 Overige factoren	48
3.5.1 Vochtvoorziening	48
3.5.2 Lichtintensiteit en temperatuur	49
3.6 Samenvattend overzicht factoren en maatregelen die de worteling beïnvloeden	49
<i>Table 3.6: Influence of environmental factors and potential management measures on rooting of grassland</i>	51
4 Algemene conclusie	53
Referenties	55
Appendix: lijst van grassoorten met botanische, Engelse en Nederlandse naam	63

Samenvatting

Een betere benutting van nutriënten door grasland verkleint de kans op verontreiniging door uit- en afspoeling naar het milieu. Wanneer grasland dieper en intensiever wortelt, en daardoor de nutriënten beter benut produceert het gras meer met minder en de verliezen naar het milieu zijn kleiner. In een literatuurstudie is daarom onderzocht in hoeverre een diepere en intensievere beworteling inderdaad leidt tot een hogere benutting van N en P. Daarnaast is onderzocht welke omstandigheden, en daarvan afgeleide managementmaatregelen, een diepere en intensievere beworteling van grasland bevorderen.

Beworteling en opname van N en P

Uit de literatuur blijkt dat morfologische bewortelingskenmerken van grasland een belangrijke rol spelen in de opname van nutriënten. Ondanks de grote verschillen tussen nitraat en fosfaat in termen van mobiliteit en beschikbaarheid, blijken zowel bewortelingsdiepte als bewortelingsintensiteit bepalend te zijn voor de opname van beide nutriënten.

Voor de opname van stikstof zijn bewortelingsdiepte en wortelgroei cruciale factoren in situaties met N uitspoeling. De intensiteit van de beworteling is gecorreleerd met een betere nitraatopname, vooral in een inter-specifieke concurrentie (verschillende grassoorten) evenals onder uitspoelingsomstandigheden.

Voor de opname van fosfaat is bewortelingsintensiteit de belangrijkste factor. Hierbij gaat het om de uitbreiding van het contactoppervlak wortel-bodem, wat met een intensievere beworteling en/of meer wortelharen bereikt kan worden. Zoals bij stikstof nemen groeiende wortels P beter op. De bewortelingsdiepte speelt een rol in combinatie met bewortelingsintensiteit (dus intensieve beworteling ook in diepere lagen) wanneer het beschikbare fosfaat ook dieper gelokaliseerd is en er in de bovengrond uitdroging plaatsvindt.

Factoren en maatregelen die de beworteling beïnvloeden

Bodemfysische factoren zijn sterk bepalend voor de diepte en intensiteit van de beworteling van grasland. Daarnaast spelen bodemchemische en -biologische factoren een rol, evenals vochtvoorziening, lichtintensiteit en bodemtemperatuur. Niet alle factoren zijn op korte termijn beïnvloedbaar. Maatregelen bij inzaai, grassoort en -raskeuze, bemesting, maai- en beweidingstrategieën en graslandvernieuwing kunnen tot een diepere en intensievere beworteling van grasland leiden. Voor meer details wordt verwezen naar Tabel 3.6, pagina 50.

Conclusies

Ondanks dat gras van nature een uitgebreid wortelstelsel heeft blijkt uit de bestudeerde literatuur dat ook bij grassen een diepere beworteling en verhoogde wortelintensiteit bijdraagt aan een betere nutriëntenbenutting.

De wortelgroei en -morfologie van grasland zijn zeer gevoelig voor omgeving- en managementfactoren. Interacties tussen die factoren en verschillen in reactie tussen grassoorten en -rassen maken dat in de literatuur niet altijd eenduidige verbanden zijn gevonden. Binnen de kaders die de bodem fysiek aan de beworteling stelt lijkt het mogelijk om grasland dieper en intensiever te laten bewortelen door managementmaatregelen. Maatregelen bij de inzaai, aangepaste bemesting, maai- en beweidingstrategieën zijn de belangrijkste instrumenten hiervoor.

Summary

Rooting of grassland: a literature review on nutrient uptake in relation to rooting depth and density, and on potential measures to stimulate deep and dense rooting of grass.

Increasing the nutrient use efficiency of grassland will reduce pollution from run-off and leaching. Grassland with deeper and denser roots can take up more nutrients and be more productive with less input, while nutrient loss to the environment is minimized. The objective of the present literature review was to assess the extent of the effect of deeper and denser rooting on N and P use efficiency in grassland. A second objective was to investigate which environmental factors and management practices promote deeper and denser rooting.

Rooting patterns and uptake of N and P

The literature shows that root morphology plays an important role in nutrient uptake in grasslands. Despite the great differences in mobility and availability of nitrate versus phosphate, root depth and density are determining factors in the uptake of both nutrients.

For nitrogen uptake, both root depth and root growth are crucial factors in conditions where N leaching is likely to occur. Root density has been correlated to better nitrate uptake, particularly in mixed-species grasslands (interspecific competition), and in conditions favourable to N leaching.

For phosphate uptake, root density is the most important factor: the root-soil interface for P uptake is greater in a denser root system with more root hairs. Furthermore, actively growing roots have been shown to take up more P (as well as N). Root depth plays a role in combination with root density (i.e. dense rooting also in deeper soil layers), when phosphate is available at depth and the moisture content of the top soil layer is low.

Environmental factors and management practices influencing rooting patterns

Soil physical characteristics strongly influence both root depth and root density in grassland. Soil chemical and soil biological factors also play a role, as well as climatic conditions (moisture supply, light intensity and soil temperature). Not all factors can immediately be influenced by management practices. Specific measures at sowing, selection of grass species and cultivars, fertilization, mowing and grazing strategies, and grassland renewal (re-seeding) can all contribute to deeper and denser rooting in grassland. More details can be found in Table 3.6, page 51 (in English).

Conclusions

Although grass has an extensive root system by nature, there is still room for improving its nutrient use efficiency by promoting deeper and denser rooting, as shown in the literature.

Root growth and morphology are strongly influenced by environmental and management factors. However, due to interactions between these factors, and the different responses between grass species/cultivars, the literature does not always show straightforward correlations. Within the physical constraints imposed by the soil, deeper and denser rooting in grassland may be promoted through management measures – most importantly, specific measures at sowing, and optimized fertilization, mowing and grazing strategies.

1 Inleiding

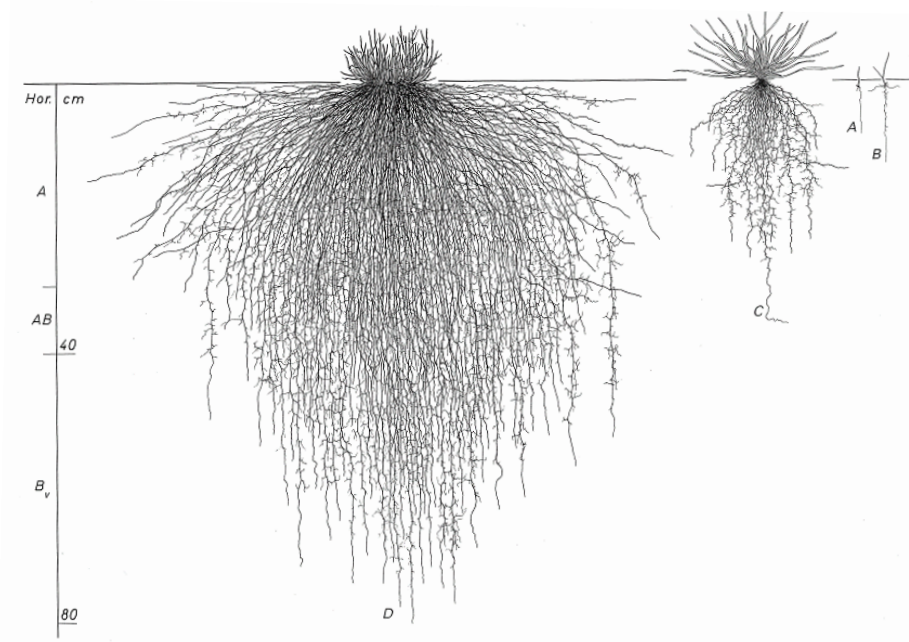
Stikstof, fosfor en kalium zijn de belangrijkste nutriënten die gras nodig heeft om te groeien. Dierlijke mest en kunstmest zijn hiervan de belangrijkste leveranciers. In de praktijk blijkt de toediening vaak te ruim of niet op het juiste moment te gebeuren. Hierdoor hoopt de overmaat zich in de bodem op en/of spoelt uit naar het oppervlakte- en grondwater. N en P hebben voor de waterkwaliteit het meest negatieve effect.

Naast een niet optimale toediening is een andere cruciale factor in hoeverre de plant in staat is de aanwezige bodemnutriënten te benutten voor groei. Beworteling zou daarbij van cruciaal belang kunnen zijn.

Nederland telt 1 miljoen ha grasland, ofwel de helft van het totale landbouwareaal (CBS, 2009). Een verlaging van de nutriëntenuitspoeling onder grasland heeft hierdoor snel een grote impact op de waterkwaliteit in Nederland. Een betere benutting van nutriënten door de plant verkleint de kans op verontreiniging. Wanneer grasland dieper en intensiever wortelt, en daardoor de nutriënten zoals N en P uit (kunst)mest en uit de mineralisatie van de bodemorganische stof beter benut, ontstaat een win-winsituatie voor de veehouder en de maatschappij: dezelfde grasproductie met minder bemesting en kleinere verliezen naar het milieu.

Algemene toelichting op beworteling van gras

Grassen hebben zoals de andere eenzaadlobbigen een typische vezelige ('fibrous') wortelstructuur: dunne vezelige wortels zonder of met minimale secundaire diktegroei en vertakkingen (Figuur 1.1). Dit in tegenstelling tot tweezaadlobbigen die over het algemeen een wortelstructuur hebben met een hoofdwortel met diktegroei en vertakkingen. Hiermee heeft gras een relatief zeer uitgebreid en fijnmazig wortelstelsel.



Figuur 1-1: Wortelstelsel van Engels Raigras in verschillende groeistadia, gezaaid begin maart.

*A: 2 weken na zaaien; B: 4 weken na zaaien; C: 10 weken na zaaien; D: 61 weken na zaaien (14 maanden)
(Kutschera en Lichtenegger, 1982)*

De maximale bewortelingsdiepte van grasland in de gematigde gebieden is volgens een review waarin graslanden over de wereld zijn meegenomen gemiddeld 2,5 m (Canadell, 1996). Ten opzichte van eenjarige landbouwgewassen heeft gematigd grasland volgens een vergelijkbare review een veel hogere wortelbiomassa per vierkante meter (1,4 kg versus 0,15 kg), maar met een groter aandeel wortels in de bovengrond (83% in de bovenste 30 cm versus 70% bij akkerbouwgewassen) (Jackson et al., 1996).

In Tabel 1.1 worden verschillende wortelparameters van gras vergeleken met een tweezaadlobbige plant. Hierbij valt inderdaad op dat zowel de wortelmassa, wortellengtedichtheid als de wortelharenoppervlakte bij gras soms vele malen hoger is.

Tabel 1.1: Verschillende parameters van de beworteling van gras vergeleken met die van een tweezaadlobbige plant.. Waardes zijn metingen van proeven beschreven in wetenschappelijke literatuur

Parameter	Gras	Witte klaver	Referentie
Wortelmassa (t/ha)	7,7	0,3	Young (1958)
Wortellengtedichtheid (cm/cm ³ grond) (bij 1,3 g/cm ³)	14,3-18,8	1,7-4,3	Tisdall en Oates (1979), Evans (1978)
Wortel diameter (mm)	0,19	0,26	Evans (1977)
Wortelharen lengte (mm)	0,23	0,55	Evans (1977)
Wortelharen oppervlakte (mm ²)	1230	490	Evans (1977)
Macroporiën (%)	24	45	Mytton et al. (1993)

Belang van beworteling bij grasland

Het is bekend dat beworteling niet los kan worden gezien van de bodemkwaliteit (Van Eekeren et al., 2007). Gras, beworteling, bodemleven en bodem vormen een zichzelf versterkende cyclus (Figuur 1.2).



Figuur 1-2: De bodemleven-, gewas- en bewortelingscyclus (Van Eekeren et al., 2007)

Beworteling geeft voedsel en leefruimte voor het bodemleven. Dit bodemleven zorgt voor een betere bodemstructuur en nutriëntenvoorziening, waarmee de gewasgroei en de beworteling weer versterkt worden. Binnen deze cyclus speelt de beworteling een centrale rol.

Ondanks de relatief gunstige morfologische bewortelingskenmerken van grassen komt ook bij grasland uit- en afspoeling van nutriënten voor. Overmatige bemesting, uitspoelingsbevorderende bodem- en weersgesteldheid en/of sub-optimale groeiomstandigheden kunnen hiervoor redenen zijn. Wanneer een uitgebreide beworteling tot een betere opname van de nutriënten N en P leidt en de benutting daarvan verbeterd is de kans op verontreiniging door uit- en afspoeling van deze nutriënten kleiner.

Het is waarschijnlijk dat een diepere beworteling zowel de opname van N als P ten goede komt omdat de opname over een grotere gedeelte van de bouwvoor plaatsvindt en is de beschikbaarheid van deze twee elementen voor het gras groter.

Wanneer de intensiteit van beworteling hoger is, dus wanneer per volume-eenheid grond meer wortels zijn is te verwachten dat vooral de opname van het weinig mobiele element P groter is. Bij een hogere intensiteit kan de landbouwkundige streefwaarde voor fosfaatbeschikbaarheid naar beneden en komt het landbouwkundige optimum van fosfaatbeschikbaarheid dichterbij de milieukundige doelstellingen.

Doel van de studie en leeswijzer

Het doel van deze literatuurstudie was het toetsen van de hypothese dat grasland met een diepe en intensieve beworteling meer N en P opneemt, waarbij de bewortelingsdiepte voor beide nutriënten geldt en bewortelingsintensiteit vooral bij P (hoofdstuk 2).

Daarnaast werd onderzocht welke omgevingsfactoren, en daarvan afgeleide agrarische managementmaatregelen, deze morfologische kenmerken beïnvloeden. Op basis van de gevonden informatie is een aantal potentiële maatregelen geformuleerd (hoofdstuk 3).

Gebruikte afkortingen:

- WLD: wortellengtedichtheid = lengte wortel per volume grond [cm/cm^3], een maat voor bewortelingsintensiteit.
- SWL: specifieke wortellengte = totale lengte / gewicht wortel [cm/gram], een maat voor worteldikte.

2 Nutriëntenopname in relatie tot bewortelingsdiepte en -intensiteit

In dit hoofdstuk wordt een overzicht gegeven van de internationale wetenschappelijke literatuur waarin de correlatie is onderzocht tussen *morfologische* kenmerken van het wortelstelsel van planten, zoals diepte en intensiteit van de beworteling, en de opname van de nutriënten stikstof en fosfor. Er is in het bijzonder gezocht naar proeven met grassen en grasland of naar aanverwante gewassen als gramineae of grasklaver.

Naast de morfologische kenmerken van beworteling spelen bij de opname van nutriënten uit de bodem in hoofdzaak de volgende aspecten:

- Fysiologische aanpassing: hiermee kan een wortelstelsel zonder toename in omvang de opnamesnelheid verhogen (o.a. Fransen et al. 1998)
- Wortellexudaten: deze kunnen de chemische toestand van de rhizosfeer beïnvloeden, waaronder de pH, en daarmee de nutriëntenbeschikbaarheid (o.a. Föhse et al, 1991).
- Mycorrhiza: deze symbiotische schimmels kunnen de opname van nutriënten als fosfaat door de plant verhogen (o.a. Bolan, 1991).

Vanwege de focus van deze studie op de morfologie van graswortels worden deze aspecten in dit rapport genoemd maar niet verder uitgewerkt.

2.1 Inleiding

In een review over het belang van beworteling voor de opname van nutriënten door planten in het algemeen laten Atkinson et al. (2005) zien dat morfologische wortelkenmerken als lengtedichtheid en bewortelingsdiepte in belangrijke mate de nutriëntopname bepalen (Tabel 2.1). Daarnaast valt op dat bij ieder verschillend kenmerk van nutriënten, zoals verdeling en beschikbaarheid in tijd en ruimte een verschillende wortelparameter (of set van parameters) van belang is voor optimale opname. Wanneer een voedingsstof wijd verspreid is in het bodemprofiel is zowel diepte als intensiteit van de beworteling van belang, terwijl bij een weinig mobiel nutriënt vooral een hogere wortelintensiteit een betere nutriëntopname oplevert.

Tabel 2.1: De relatie tussen kenmerken van nutriëntenbeschikbaarheid en kenmerken van wortelstelsels die mogelijk nutriëntopname bevorderen (Atkinson et al., 2005) (vervolg op volgende pagina)

Kenmerk van bodemnutriënt	Wortelkenmerk mogelijk van invloed op nutriëntopname	Meetbare parameter
Wijd verspreid door bodemvolume	Extensief, vertakt systeem; bewortelingsdiepte	Bewortelingsdiepte Wortellengtedichtheid
Hoeveelheid is beperkt	Worteldoordringing in bodemvolume; wortelactiviteit	Bewortelingsdiepte Wortellengtedichtheid Wortelactiviteit
Beschikbaarheid wisselend in tijd en ruimte	Wortelontwikkeling is flexibel en adaptatief (aanpasbaarheid)	'Root turnover' Periodiciteit van wortelontwikkeling

Kenmerk van bodemnutriënt	Wortelkenmerk mogelijk van invloed op nutriëntopname	Meetbare parameter
Gewasvraag en nutriëntbeschikbaarheid slecht gesynchroniseerd	Betere signalering tussen wortel en bovengronds milieu	Mycorrhizakolonisatie + activiteit Wortelsysteemactiviteit Periodiciteit van ontwikkeling
Mobiliteit en verdeling beperken beschikbaarheid	Wortelintensiteit in de juiste bodemzones + mycorrhiza	Mycorrhizainfectie + activiteit Status bodemenzym Wortellengtedichtheid
Fysische bodemgesteldheid beperkt toegang van de wortels tot nutriënten	Input van organische stof via de wortels om microbiële activiteit te bevorderen	Wortellengtedichtheid 'Root turnover'

Van de uit- en afspoelende nutriënten uit landbouwgebieden hebben vooral N (vooral in de vorm van nitraat) en P (in de vorm van fosfaat) een negatieve invloed op de waterkwaliteit. Beide voedingstoffen hebben tegenovergestelde eigenschappen in de bodem: nitraat is goed oplosbaar en daarom zeer mobiel in een vochtige bodem; fosfaat is sterk gebonden aan bodemdeeltjes en daardoor juist uiterst immobiel. De bevindingen van Atkinson et al. (2005) geven een indicatie dat, in overeenstemming met de hypothese, er een onderscheid kan worden gemaakt tussen stikstof en fosfaat wanneer het gaat om bewortelingskenmerken voor een efficiënte opname door gewassen in het algemeen (Tabel 2.1). In de volgende twee paragrafen wordt onderzocht of dit in het specifieke geval van grassen (of grasachtigen) ook geldt: er wordt ingegaan op de morfologische wortelkenmerken per nutriënt N en P.

2.2 Stikstof

Het merendeel van de studies waarin zowel bewortelingskenmerken als stikstofopname door het gewas en/of stikstofgehalten in de bodem zijn gemeten geeft een duidelijk verband tussen deze parameters weer (Tabel 2.2). Zowel bewortelingsdiepte als -intensiteit of een combinatie daarvan hebben een positief effect op de stikstofopname en een negatief effect op de hoeveelheid stikstof in de bodem. In deze paragraaf worden studies genoemd waar de verschillen in N-opname een gevolg zijn van verschillende bewortelingsdieptes en/of intensiteiten. In hoofdstuk 3 wordt juist vanuit de andere kant gekeken: wat is het effect van de N-toestand van de bodem op beworteling.

Tabel 2.2: Effect van bewortelingskenmerken op de opname en benutting van stikstof

Soort onderzoek	Factor / parameter	Effect / waarneming	Referentie
Veld, vanggewassen incl. It.r.gras, 0-1m	Wortelintensiteit, bewortelingsdiepte, biomassa-N	Sterke negatieve correlatie met het nitraatgehalte in 0,5-1m. Geen of zwakke correlatie in 0-0,5m	Thorup- Kristensen, 2001
Veld, maïscultivars, 0-1,5m	WLD	Hoe dieper hoe sterker de correlatie met N-uitputting van de bodem, en hoe lager de WLD	Wiesler en Horst, 1994
Kolommen, l. raaigras, versch. volumes	Wortelintensiteit (g/l)	Bij lage N-status en geen uitspoeling: N-opname niet gecorreleerd met wortelintensiteit	Cornforth, 1968
Kolommen, grassoorten, 0-1m	Wortelmassaverdeling door het 0-1m profiel	Geen effect op nitraatopname	Crush et al., 2005
Kolommen, grassoorten, 0-1m	Wortelmassa, totale massa (=N-behoefte voor groei)	Sterke positieve correlatie met nitraatopname	Crush et al., 2005
Kolommen, struisgrasclonen, 0-0,6m	Verdeling WLD door het profiel, totale WLD (genotypisch bepaald)	Sterke negatieve correlatie met nitraatconcentratie in de ondergrond en nitraatuitspoeling. Geen verschil in bovengrondse opbrengst.	Bowman et al., 1998
Kolommen, tarwe, 0-1m	Wortelmassa, WLD, N-toestand	Bij lager N-toestand hogere wortelmassa, WLD, N-opname en bovengrondse massa	Robinson et al., 1994
Pot, tarwe	Vershil in wortelintensiteit door individuele wortels weg te knippen	N-opname wordt alléén significant beïnvloed wanneer planten met verschillende WLD met elkaar concurreren. Plant-N-opname is dan in verhouding met de hoeveelheid wortels.	Andrews en Newman, 1970
Model, wortelarchitectuur	Wortellengtedichtheid, bewortelingsdiepte	Correlatie met nitraatopname en vermindering nitraatuitspoeling in bodems met hoge uitspoelingspotentie	Dunbabin et al., 2003
Model, tarwe, 0-2m	Wortellengtedichtheid, bewortelingsdiepte	Fijner vertakt wortelstelsel in de ondergrond gecorreleerd met betere N-en wateropname.	King et al., 2003
Model	Bewortelingsdiepte, synchronisatie van N-beschikbaarheid en behoefte	Belangrijk in bodems en situaties met een hoge uitspoelingspotentiaal van mobiele / weinig gebonden nutriënten	Van Noordwijk en De Willigen, 1991
Review	Wortelarchitectuur: verdeling in ruimte en tijd van hoofd-, zij- en adventiefwortels	N-verplaatsing in bodem vooral via door evapotranspiratie gedreven massastroom; wortelarchitectuur heeft weinig invloed	Barber 1995
Review, planten in het algemeen	WLD en bewortelingsdiepte	Effectiviteit voor N-opname wordt medebepaald door: - de overlevingstijd van wortels, - de hoeveelheid wortels op kritieke momenten - de wortelverdeling door het profiel, - de functionaliteit van de wortellengte	Atkinson et al., 2005

2.2.1 Diepte van de beworteling en stikstofopname

Thorup-Kristensen (2001) en Kristensen en Thorup-Kristensen (2004) onderzochten de bewortelingsdiepte bij verschillende vanggewassen, waaronder Italiaans raaigras, in de herfstperiode. Zij constateerden in een veldonderzoek onder Noord-Europese omstandigheden dat diep wortelende, groeiende gewassen juist in de ondergrond effectief nitraat uitputten. Ook werd d.m.v. injectie van ^{15}N eind oktober op verschillende dieptes vastgesteld dat op dat moment geen stikstof opgenomen wordt wanneer deze zich onder de wortelzone bevindt. Engelse onderzoekers vonden bij verschillende grassoorten een positief verband tussen de bovengrondse opbrengst en de effectieve wateronttrekkingsdiepte, wat gerelateerd was aan een wortelstelsel met veel wortels in de ondergrond (Garwood en Sinclair, 1979).

Metingen van de bewortelingsdiepte worden meestal weergegeven als de verdeling van de wortelmasa of de WLD door het bodemprofiel. Veel auteurs vonden positieve correlaties tussen deze parameters en N-opname (Tabel 2.2).

Onderzoek naar verschillende genotypen van Engels raaigras (Crush et al. 2007) laat zien dat bij een diepe en uitgebreide beworteling meer nitraat opgenomen wordt, maar ook dat binnen de soort grote genotypische verschillen zijn voor deze kenmerken. De auteurs bestudeerden de opname van een ^{15}N -injectie in de bodem en constateerden dat genotypen met een oppervlakkig wortelstelsel (genotypen met 70% van de wortels in de laag 0-10 cm en geen wortels onder 60 cm diepte) met een lage biomassa minder opnemen dan genotypen met een dieper wortelstelsel (genotypen met < 50% van de wortels in de laag 0-10 cm en wortels tot 100 cm diepte). Van deze genotypen was zowel de bovengrondse opbrengst als de wortelbiomassa en de wortel:spruit verhouding groter (Tabel 2.3). Onderzoek van Bowman et al. (1998) met struisgras in potproeven ondersteunt de stelling dat de diepte van de beworteling genotypische variatie vertoont en sterk bepalend is voor de opname van nitraat en voorkoming van uitspoeling.

Tabel 2.3: Drogestof opbrengsten van twee Engels raaigras-genotypen met de hoogste (genotype 1) en de laagste (genotype 2) nitraatopname van een ^{15}N -injectie in de bodem (Crush et al., 2007)

	Nitraatopname (deel van de ^{15}N-injectie)	Spruit (g droge stof)	Wortel (g droge stof)	Wortel:spruit verhouding
Genotype 1	0.51	2.2	3.0	1.4
Genotype 2	0.08	1.0	0.7	0.7

In een ander onderzoek vonden Crush et al. (2005) bij verschillende grassoorten ook een sterke correlatie tussen nitraatopname en totaal plantgewicht, totaal bovengronds gewicht en totaal wortelgewicht. Op basis daarvan stelden zij dat de stikstofvraag van de plant voor groei (in dit geval bepaald door de grassoort) en de grootte van het wortelstelsel uitgedrukt in biomassa een sleutelfactor is in de vermindering van nitraatuitspoeling van nitraat. Deze kenmerken zouden volgens de auteurs wellicht belangrijker zijn dan de bewortelingsdiepte zelf. In dit onderzoek was de verticale verdeling van de wortelmasa¹ door het bodemprofiel (0-1m), ofwel de verschillen in bewortelingsdiepte, niet gecorreleerd met de nitraatopname. Barber (1995) geeft ook aan dat wortelarchitectuur bij nitraat minder

¹ De verdeling van de wortelmasa was uitgedrukt in de vervalconstante van de exponentiële regressielijn die de wortelmassaverdeling in het profiel het beste volgt.

belangrijk is omdat nitraatopname vooral via door evapotranspiratie gedreven massastroom gebeurt. Hierdoor stroomt nitraat met het bodemvocht naar de wortel toe en is de verdeling van de wortels minder van belang.

Het onderzoek van Crush et al. (2005) wijkt af van de veelheid aan veld-, pot- en modelonderzoeken waarin nitraatopname en -uitputting juist significant positief is gecorreleerd met diepe beworteling (Tabel 2.2). Het verschil in resultaten kan te maken hebben met het feit dat de potproef in puur (metsel)zand is uitgevoerd waarbij de voedingsstoffen van boven werden toegediend en mogelijk geen neerslagoverschot werd gegeven. Als de stikstof vrijwel niet uitspoelt en dus bovenin blijft, nemen grassoorten met een ondiepe beworteling evenveel op als grassoorten met diepe beworteling. Daardoor lijkt het dat een diepe beworteling geen effect heeft. Daar waar nitraat in de ondergrond aanwezig is blijkt dat diepe beworteling een sterke correlatie heeft met nitraatopname (Bowman et al., 1998; Dunbabin et al., 2003; King et al., 2003; Thorup- Kristensen, 2001; Wiesler en Horst, 1994).

2.2.2 Intensiteit van de beworteling en stikstofopname

De theorie van de oplosbare, mobiele nutriënten (Nye en Tinker, 1977) voorspelt dat er maar een zwakke relatie is tussen wortelmorfologie (bijv. WLD) en de opname van mobiele ionen als nitraat: wanneer bijvoorbeeld één wortel nitraat kan opnemen in een straal van 2 cm rondom de wortel, zal de opname van de plant niet veel hoger zijn wanneer binnen die straal niet een, maar twee wortels zitten. Hierop is in dit rapport de werkhypothese gebaseerd: bij nitraat speelt vooral bewortelingsdiepte een rol (Van Noordwijk en De Willigen, 1991). Er zijn echter veel aanwijzingen dat een hogere WLD ook bij nitraat in een hogere opname resulteert.

Bewortelingsintensiteit en concurrentie voor nitraat

In een potproef met tarweplanten knipten Andrews en Newman (1970) een deel van de wortels door om een lagere WLD te krijgen. Ze lieten zien dat planten met doorgeknipte wortels alleen minder N opnemen wanneer ze concurreren met planten waarvan de wortels niet geknipt zijn. In een situatie zonder concurrentie heeft een lagere worteldichtheid in dit geval dus geen effect op de N-opname, wat verklaard wordt door de hoge mobiliteit van nitraat. In een concurrentiesituatie kan een plant met een hogere WLD echter sneller de beschikbare nitraat opnemen dan een plant met minder wortels. Dit resulteert in een verschil in opname. Knippen had wel een negatief effect op de bovengrondse massa, waarschijnlijk door een kleinere fosfaat- en/of wateropname.

Omdat nitraat in de bodem mobiel is en voornamelijk via watertransport naar de wortel stroomt kan bij voldoende vochttoestand en vochtbehoefte door de plant één wortel binnen een relatief grote straal nitraat uit de grond opnemen. Wanneer de worteldichtheid hoger is en binnen die straal meerdere wortels zitten wordt de effectieve onttrekkingstraal niet evenredig vergroot. Echter, wanneer nitraat langs een wortel uitspoelt en de opnamesnelheid per wortellengte-eenheid beperkend is, of wanneer de vochtbehoefte van de plant afneemt (de straal waarin N-opname in een bepaalde tijd kan plaatsvinden wordt feitelijk kleiner) zou een toename van de worteldichtheid, bij eenzelfde influxsnelheid², wel degelijk een hogere opname betekenen (Andrews en Newman, 1970). De resultaten van verschillende onderzoeken bevestigen dat een hogere WLD inderdaad tot een hogere nitraatopname kan leiden (Bowman et al., 1998; Cornforth, 1968; Dunbabin et al., 2003; Andrews en Newman, 1970; King et al., 2003; Thorup-Kristensen, 2001; Wiesler en Horst, 1994). In veel gevallen is de correlatie in de onderste lagen, daar waar de WLD

² influx is de snelheid per cm wortel waarmee een bepaalde hoeveelheid nutriënten opgenomen wordt

lager is, sterker. Dit is te verklaren doordat bij een mobiel nutriënt als nitraat de toegevoegde waarde (qua opname) van iedere extra wortel in een bepaald volume afneemt.

Bewortelingsintensiteit en pleksgewijze nutriëntenbeschikbaarheid

Er is een heel scala aan studies gedaan naar het effect van pleksgewijze (heterogene) nutriëntenverdeling in de bodem op beworteling en nutriëntenopname, omdat in het veld de nutriënten nooit homogeen verdeeld zijn door het profiel.

Anders dan klassieke onderzoeken als van Drew (1975), waarbij een grote plaatselijke toename in WLD bij gerst werd waargenomen na pleksgewijze verhoging van de gehalten aan N of P in de bodem, concludeerden Fransen et al. (1998) dat het vermogen van verschillende grassen om N en P uit bodem met heterogeen verdeelde nutriënten te halen niet gerelateerd was aan een plaatselijke verhoging van de WLD. Er wordt gesteld dat in een natuurlijk milieu lokaal hogere nutriëntenconcentraties minder hoog zijn en sneller uitgeput raken dan in veel experimenten. Hierdoor is een investering van de plant in plaatselijke toename van het wortelstelsel minder zinvol. Wijesinghe en Hutchings (1999) bevestigen dat de verhouding van wortelontwikkeling in nutriëntrijke en -arme plekken proportioneel is met de relatieve nutriëntrijkheid van deze plekken.

Bij zwakke heterogeniteit wijzen Fransen et al. (1998) op het belang van fysiologische plasticiteit, ofwel het vermogen van het gras om een snellere opname per bestaande worteleenheid te bewerkstelligen. Dit geldt vooral bij mobiele nutriënten en wanneer geen concurrentie tussen planten optreedt. In geval van wortelconcurrentie tussen twee planten werd een verhoging van de wortelproductie gemeten, maar *niet* wanneer alleen wortels van eenzelfde plant met elkaar concurreren (Gersani et al., 2001 en Maina et al., 2002).

Onderzoek van Van Vuuren et al. (1996) met tarwewortels leverde aanvullend bewijs dat de opname van (plaatselijk aangebrachte) ¹⁵N het gevolg is van zowel fysiologische als morfologische aanpassingen. Tijdens de eerste vijf dagen na de ¹⁵N-injectie werd 8 % van de uiteindelijk opgenomen ¹⁵N opgenomen door een verhoogde influx (zonder WLD-toename). Tijdens de volgende 7 dagen nam de influx af maar de WLD plaatselijk toe, waarmee 63% van de uiteindelijke N werd opgenomen. De resterende 29% van de N werd opgenomen tijdens een periode van een veel hogere plaatselijke wortelgroei.

In het geval van N-opname uit mineraliserende, pleksgewijs verdeelde organische stof (dus organisch gebonden N) vond Hodge et al. (1998) bij verschillende grassoorten in monocultuur een lagere plaatselijke toename van WLD en een minder sterke correlatie tussen N-opname en WLD dan in een concurrentiesituatie tussen twee grassen (Hodge et al., 1999). In het concurrentieonderzoek was geen indicatie van een verhoogde influx; de hogere N-opname was alleen gerelateerd aan een hogere WLD. Het monocultuuronderzoek werd in 2000 voortgezet (Hodge et al., 2000) met organische stof met verschillende en C/N ratio's. Hieruit bleek dat zowel de plaatselijke wortelgroei als de N-opname het grootste was bij lage C/N-verhoudingen. Een belangrijke mechanisme bleek de interactie tussen organische stof, groei en dynamiek van micro-organismen in de bodem en concurrentie voor nutriënten tussen micro-organismen en graswortels.

Uit de literatuur blijkt dus dat er bij concurrentie tussen verschillende grassoorten een betere relatie is tussen N-opname en wortelintensiteit (gemeten aan de WLD) dan wanneer één soort in monocultuur groeit. In monocultuur blijkt een lage C/N ratio van de organische stof tot een hogere groei en N-opname te leiden.

Samenvattend kan worden gesteld dat een intensievere beworteling (gemeten aan een hogere WLD) een positieve invloed op de N-opname kan hebben als er sprake is van concurrentie om N tussen grassoorten (Fransen et al., 1998; Hodge et al, 1998 en 2000; Hodge, 2003; Van Vuuren et al., 1996) en/of waarin N snel kan uitspoelen (Andrews en Newman, 1970).

2.2.3 Conclusie stikstof

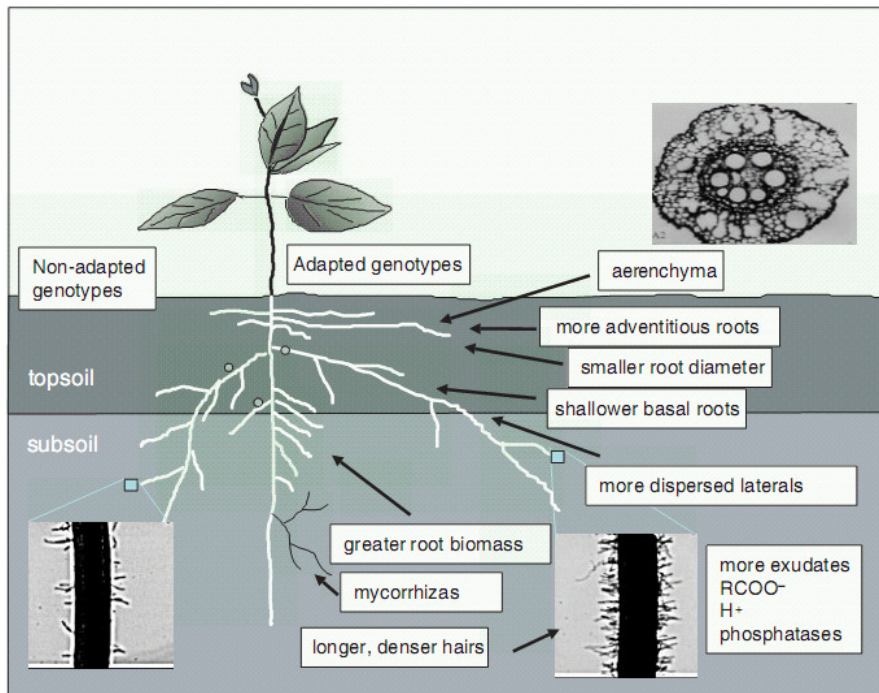
Uit bovenstaande onderzoeken kan geconcludeerd worden dat bewortelingsdiepte en de wortelgroei, zeker in situaties met N uitspoeling en/of in mengteelten van verschillende grassoorten, twee cruciale factoren zijn wanneer het gaat om opname van nitraat. Los van de bewortelingsdiepte is de N-vraag van het gewas voor groei een andere belangrijke factor voor de opname/uitputting van nitraat.

De hypothese dat bewortelingsdichtheid voor mobiele nutriënten als nitraat minder belangrijk is wordt niet ondersteund door de gevonden literatuur. WLD is vaak gecorreleerd met een betere nitraatopname, maar hoe hoger de dichtheid hoe kleiner die correlatie. Omdat bij de meeste gewassen, en zeker bij grassen, de worteldichtheid in de bovengrond zeer hoog is is de correlatie vooral in de ondergrond zichtbaar. Wanneer nutriënten in de bodem pleksgewijs voorkomen kunnen deze door grassen zowel benut worden met een verhoging van de WLD (morfologische aanpassing) als met een verhoogde influx (fysiologische aanpassing). In monocultuur wordt N oegenomen met voornamelijk een hogere influx en zonder toename in WLD; in een inter-specifieke concurrentie (verschillende grassoorten) evenals onder uitspoelingsomstandigheden is juist een hogere WLD gecorreleerd met de N-opname.

2.3 Fosfor

Fosfor is zeer immobiel in de bodem. Het heeft een hoge adsorptiecoëfficiënt, is dus sterk gebonden aan de bodemdeeltjes en heeft daardoor een zeer lage diffusiesnelheid: $3,7 \cdot 10^{-10} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ (Föhse et al., 1991). Lewis en Quirk (1967) vonden met radiografische analyses dat de opnamezone voor fosfaat in de bodem tot maximaal 1 mm van de wortelwand reikte, wat overeenkwam met de lengte van de wortelharen. Door de zeer trage diffusie moeten wortels, anders dan bij nitraat, in de bodem zelf naar deze voedingsstof toe groeien om aan de vraag van het gewas te kunnen voldoen. Lynch (2007) heeft de verschillende noodzakelijke aanpassingsmechanismen van het wortelstelsel van de bonenplant voor een optimale P-opname schematisch weergegeven (zie Figuur 2.1). Hierin laat Lynch (2007) duidelijk zien dat de intensiteit van beworteling de belangrijke factor is bij P-opname. Een hogere intensiteit en opname-efficiëntie wordt bereikt door:

- groter aantal wortels
- dunnere wortels
- meer wortelharen (langer en dunner)
- beworteling in de bovengrond / daar waar de nutriënten voorkomen.



Figuur 2-1: Wortelaanpassing van de bonenplant voor lage P-beschikbaarheid (linkerkant van de plant: niet aangepast; rechts: aangepast) (Lynch, 2007)

De literatuur ondersteunt de bevindingen van Lynch (2007): hoe intensiever een plant de bodem kan doorwortelen hoe hoger de fosfaatopname is. Dit geldt ook voor grassen: uit zowel veld-, pot- als modelonderzoek en reviews over gras, grasklaver, klaver en vergelijkingen tussen gras en andere gewassen (zie Tabel 2.4).

Tabel 2.4: Opname van fosfaat versus bewortelingskenmerken

Soort onderzoek	Factor / parameter	Effect / waarneming	Referentie
Veld, gras-klover, 0-0,3m	Opname van ³² P-injectie op verschillende dieptes	In mengsel: P-opname van gras hoger, en van diepere lagen, dan van klover.	Goodman en Collison, 1981
Pot, witte klaversoorten	SWL, lengte, diameter, vertakking van de wortels	Zowel influxsnelheid als P-opname en bovengrondse opbrengst groter bij hogere genoemde factoren	Crush et al., 2008
Pot, E. raaigras, één plant versus zode	Wortellengte bij versch. deficiënte P-niveaus	Zode heeft veel meer wortellengte, dunnere wortels, hogere opbrengst en P-opname	Powell, 1977
Kolommen, I. raaigras	Wortelintensiteit (g/l) in verschillende volumes	P-opname gecorreleerd met wortelintensiteit	Cornforth, 1968
Pot, E. raaigras tov andere gewassen	Influxsnelheid, Wortel-spruitverhouding	Hoge P-opname efficiency bij gras door de hoge wortel:spruit-verhouding. Bij koolzaad en spinazie: door hoge influxsnelheid.	Föhse et al., 1988
Veld, E. raaigras vs rode klover, 0-1m	Wortellengte, wortelversgewicht	Zeer hoge correlatie met P-opname.	Steffens, 1984
Pot, tarwe	Verschil in wortelintensiteit door individuele wortels weg te knippen	P-opname kleiner bij lagere wortel-intensiteit, zowel individueel als in concurrentie. P-opname niet proportioneel met wortelhoeveelheid.	Andrews en Newman, 1970
Pot, tarwe	Wortelgroei, toename wortellengte	Sterke correlatie met P-opname maar niet met DS-productie.	Newman en Andrews 1973
Model / pot, E. raaigras e.a	Wortelharen: lengte en dichtheid	Hoofdfactor bij P-opname. Zie tekst.	Föhse et al., 1991
Model	WLD in niet-droogtegevoelige bodemlaag	Cruciaal voor de opname van sterk gebonden nutriënten als P waarvan de opname wordt beperkt door droogte.	Van Noordwijk en de Willigen, 1991
Review	Wortelarchitectuur: verdeling in ruimte en tijd van hoofd-, zij- en adventiefwortels	Beworteling van de bovengrond belangrijk voor P-opname in onvruchtbare bodems.	Lynch 2007
Review	Lengte en dichtheid wortelharen	Belangrijk voor opname van sterk gebonden nutriënten als P waarbij de diffusiesnelheid naar het worteloppervlak beperkend is.	Lynch 2007

2.3.1 Diepte van de beworteling en fosfaatopname

Uit onderzoek in Wales bleek de opname van fosfaat door Engels raigras tot 22,5 cm diepte per meetpunt (5, 10, 15, 22,5 cm onder maaiveld) ongeveer even groot te zijn. Witte klaver nam in totaal minder fosfaat op en een groter percentage in de bovenste laag (Goodman en Collison, 1981). Het is bekend dat de WLD van gras veel hoger is dan van klaver, zowel in de bouwvoor als daaronder (Tisdall en Oades, 1979). In het geval van de vergelijking tussen gras en een tweezaadlobbige plant als klaver, geven de resultaten van Goodman en Collison (1979) aan dat bij een diepere beworteling de totale wortelintensiteit hoger is, en ook de P-opname.

In Nieuw Zeelands onderzoek waar fosfaat en vocht meer bovenin het bodemprofiel waren geconcentreerd vond 90% van de ^{32}P -opname in de bovenste 7 cm plaats (Gillingham et al., 1980; Goodman en Collison, 1982). De mate waarin een diepe beworteling beter fosfaat opneemt, is logischerwijs afhankelijk van de fosfaat- en vochtverdeling in de bodem, wat mede locatieafhankelijk is. Omdat de bovengrond meestal sneller uitdroogt dan de ondergrond, kan een diepe beworteling in een fosfaatrijke bodem tijdens droogteperiodes effectief bijdragen aan de opname van P door gras, ondanks het feit dat de wortellengtedichtheid bij gras meestal sterk afneemt met de diepte (Davidson 1969a; Gates, 1979; Van Noordwijk en De Willigen, 1991).

Concluderend kan gesteld worden dat diepere beworteling een betere toegang tot de beschikbare P geeft omdat het wortelstelsel uitgebreider is en de plant niet alleen afhankelijk van de beschikbare P in de bovengrond.

2.3.2 Intensiteit van de beworteling en fosfaatopname

Omdat P slecht oplost in bodemvocht, kan er meer P opgenomen worden als de afstand tussen het wortelstelsel en de P kleiner is. Hoe lager de P-toestand, des te meer wortels per eenheid grond nodig zijn om de P-opname op hetzelfde niveau te houden. Een duidelijk voorbeeld hiervan is de relatie tussen de wortellengtedichtheid en de vereiste fosfaattoestand. Voor een bepaalde P-ontrekking heeft een gewas met 0,5 cm wortel per cm^3 bouwvoor een Pw-getal van 50 nodig; bij 3 cm wortel per cm^3 is een Pw-getal van 30 nodig en bij 10 cm wortel per cm^3 is een Pw-getal van 10 nodig (Noordwijk, 1986).

Worteldichtheid en concurrentie voor P

De potproef met tarweplanten met geknipte en ongeknipte tarwewortels van Andrews en Newman (1970) (beschreven in paragraaf 2.2.2) geeft een duidelijke illustratie van de lage mobiliteit van fosfaat en het effect van wortelintensiteit op de opname daarvan, ook in vergelijking met nitraat. P-opname was verlaagd door wortelknippen, en dit verschil was onveranderd wanneer planten met elkaar concurreerden. Hiermee werd duidelijk dat ondanks verstrengeling van de wortels er pas concurrentie voor P optreedt wanneer de worteldichtheid zeer hoog is. Bij een WLD van 30 cm/cm^3 was bij het onderzoek van Newman en Andrews (1973) nog geen P-concurrentie merkbaar. Dit is overeenkomstig de bevindingen van Lewis en Quirk (1967): bij 30 cm/cm^3 en een theoretisch gelijke verdeling van de wortels is gemiddeld nog 0,8 mm afstand tussen de wortels inclusief wortelhaar (Newman en Andrews 1973). Ervan uitgaande dat 30 cm/cm^3 de ondergrens is waarbij concurrentie tussen wortels optreedt is het van belang te weten hoe de verdeling van de WLD in het profiel verloopt. Een verhoging van de WLD boven de 30 cm/cm^3 zou voor P-opname weinig effect hebben.

In de literatuur zijn zeer uiteenlopende waarden van de WLD van Engels raaigras door het profiel gevonden (Tabel 2.5), waardoor een algemeen beeld over het nut van een verhoging van de WLD op een bepaalde diepte niet kan worden gegeven. Mogelijk spelen zowel methodische als locatiespecifieke factoren in deze spreiding een rol. Er kan wel geconcludeerd worden dat in principe een verhoging van de WLD (tot een optimum) de P-opname verhoogt.

Tabel 2.5: Lengtedichtheid [cm/cm³] van Engels raaigras

Minimale WLD	Maximale WLD	Diepte	Bron
2	9	0-5 cm	Lodge en Murphy, 2006
17	28	0-5 cm	Macklon et al, 1994
6	7	5-15 cm	
7	10	Bouwvoor	Van Eekeren et al., 2003
14	19	0-10 cm	Tisdall en Oates 1979
36	340	0-10 cm	Uit: Andrews en Newman, 1970
80	92	0-10 cm	Grawood en Sinclair, 1979
11	15	10-20 cm	
10	19	0-10 cm	Fairley, 1985
4	12	10-20 cm	
8	18	0-20 cm	Fransen et al. 1998
5	80	In laag met verhoogde O.S. op 13 cm diepte	Hodge et al., 1999

Wortelgroei

Opmerkelijk in het onderzoek van Andrews en Newman (1970) (beschreven in paragraaf 2.2.2) was dat het verschil in P-opname tussen geknipte en niet geknipte planten niet evenredig was met het verschil in wortelhoeveelheid. Uit de resultaten blijkt dat wortelknippen een kleiner effect had op de wortelgroei dan op de wortelhoeveelheid: P-opname kwam beter overeen met de wortelgroei. Een mogelijke verklaring was de hypothese dat jonge wortels sneller P opnemen.

Dit werd door Newman en Andrews (1973) bevestigd: de P-opname van wintertarwe was gerelateerd aan de toename van de wortellengte en wortelgroei. De verklaring voor het feit dat jonge wortels beter P opnemen dan oudere wortels is dat bij oudere wortels de P-concentratie rondom de wortel door eerdere P-opname al afgenomen is, waardoor verdere opname beperkt wordt of niet meer mogelijk is. Andere studies met granen geven aan dat oudere wortels in principe net zo goed P kunnen opnemen, zolang ze geen droogtestress hebben gehad. Een onderzoek van Powell (1977) met Engels raaigras in een P-deficiënte situatie gaf aan dat gewasgroei afhankelijk was van voortdurende P-opname door de wortels, wat alleen gebeurde wanneer nieuwe wortels werden aangemaakt en dus nieuwe bodemvolume werd bereikt. Niet-groeiende wortelstelsels namen amper P op.

Het zorgen voor voortdurende groei en verjonging van het wortelstelsel van grasland is hiermee een potentiële maatregel ter verhoging van de P-opname.

Fosfaatbenutting en wortelkenmerken

Föhse et al. (1988) bestudeerden de benodigde P-concentratie in de bodem om 80% van de maximumopbrengst te halen voor verschillende gewassen (Tabel 2.6). Een eerste observatie was dat er een grote variatie was tussen de gewassen, waarbij de gramineae met de laagste P-concentraties toe kunnen.

Daarbij was bij eenzelfde P-bemesting voor alle gewassen de wortel-spruitverhouding (Engels raaigras: hoogst) en de influx (Engels raaigras: laagst) zeer verschillend (Tabel 2.7). Verschillen in P-opname door gewassen werden met deze twee parameters verklaard: tarwe en gras hadden ondanks een lage influx een hogere P-opname door een hoge wortel-spruitverhouding (veel wortels die langzaam P opnemen), spinazie neemt P op ondanks een lage wortel-spruitverhouding, dankzij een hogere influx.

Tabel 2.6: Externe en interne P-behoefte van verschillende gewassen: P-concentratie in bodemvocht en in het gewas voor 80% van de maximumopbrengst (bij verschillende P-bemestingsniveaus's). Uit: Föhse et al., 1988

Gewas	P-concentratie in bodemvocht ($\mu\text{mol P l}^{-1}$)	P-concentratie in droge stof gewas (%)
E. raaigras	1.4	0.33
Tarwe	1.2	0.28
Ui	6.9	0.14
Spinazie	4.6	0.83

Tabel 2.7: Influx en wortelparameters van verschillende gewassen bij een P-bemesting van 5 mg / 100g grond. Uit: Föhse et al., 1988 en 1991

Gewas	P-influx snelheid ($\text{mol} \cdot 10^{-14} \text{ s}^{-1} \text{ cm}^{-1}$)	Wortel-spruitverhouding (cm/mg)	Wortellengte (cm plant ⁻¹)	Wortelharen (aantal per mm)
E. raaigras	1	22	278	45
Tarwe	1	15	374	46
Ui	1	4	102	1
Spinazie	5	6	607	71

Powell (1977) vergeleek in een potproef bij P-bemestingsniveau's variërend van geen bemesting tot evenwichtsbemesting de wortel- en spruitgroei en P-opname van Engels raaigras bij één plant per pot en bij ca. 70 planten per pot (benadert een graszode). Hoe lager de P-bemesting hoe groter de verschillen tussen één plant en de zode. De zode had bij eenzelfde bemesting na 60 dagen tot tien maal de wortellengte van planten die alléén in een pot groeiden. Het spruitgewicht per vierkante meter was 10 tot 20 maal zo hoog en dit resulteerde in een veel hogere P-opname door de zode.

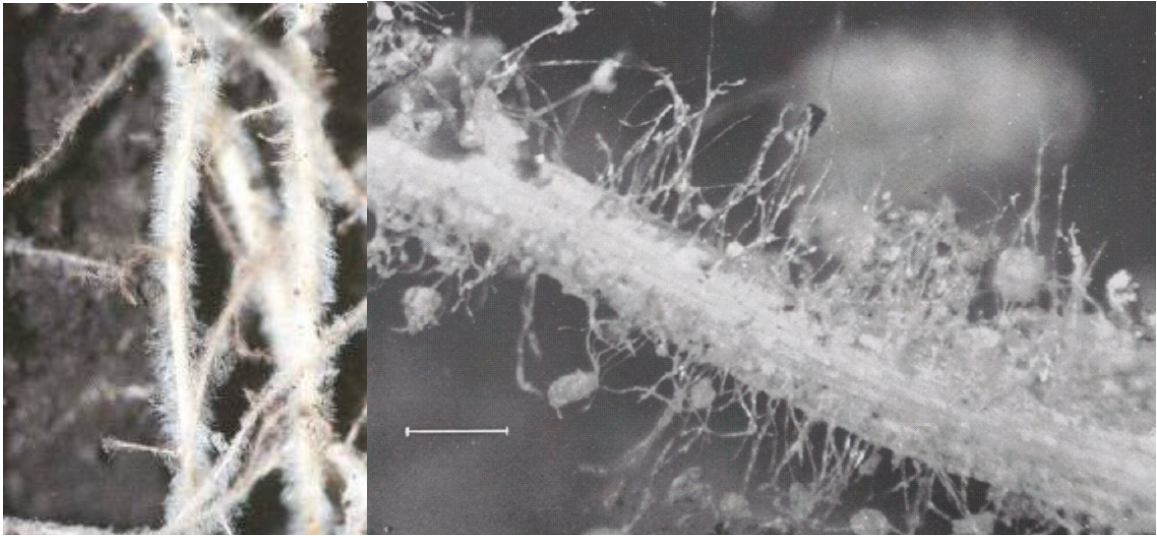
Dit onderzoek laat duidelijk zien dat meer concurrentie tussen grasplanten (in dit geval planten van dezelfde soort) tot een intensievere beworteling, een hogere wortel-spruitverhouding en een hogere P-opname en bovengrondse groei leidt.

Een mogelijke maatregel die hieruit vloeit is het nastreven van een zo hoog mogelijke plantdichtheid in de zode waarbij de hypothese is dat een open graszode tot lagere P-opname leidt.

Wortelharen en bewortelingsintensiteit

Vanwege het immobiele karakter van P in de bodem zijn de morfologische aspecten van de wortel, zoals worteldiameter, wortelharen, afstand tussen worteltoppen etc. die het contact- en opnameoppervlak van de wortels

met het bodemvocht bepalen belangrijk (Föhse et al., 1991; Goodman en Collison, 1981). Figuur 2.2 geeft een indruk van het voorkomen van wortelharen.



Figuur 2-2: Wortelharen bij maïs (links; Kutschera et al. 2009) en bij tarwe (rechts, Lewis en Quirk, 1967).

Het onderzoek van Föhse et al., (1991) naar wortelharen gaf een verdere verklaring voor de resultaten van 1988 (zie boven). Er wordt geconcludeerd dat wortelharen een cruciale rol spelen in de P-opname door planten door de volgende factoren:

1. Vergroting worteloppervlak (bij Engels raaigras: + ca. 100% t.o.v een 'kale' wortel) waardoor bij eenzelfde influxsnelheid per worteloppervlakte-eenheid de P-opname langzamer gaat. Hierdoor duurt het langer voordat de beschikbare P-voorraad in de bewortelde grond opgenomen is en kan de opname langer voortgaan.
2. Zeer kleine diameter (20-30 maal kleiner dan hoofdwortels). Hierdoor is meer grondhoeveelheid per worteloppervlakte-eenheid aanwezig en zakt bij eenzelfde influx van P de P-concentratie in die grondhoeveelheid minder snel en is de concentratiegradiënt minder snel beperkend voor opname. Ook hierdoor kan de opname langer voortduren.
3. Vergroting bodemvolume waaruit P-opname kan plaatsvinden (wortelharen groeien haaks op de wortel), waardoor de totale hoeveelheid beschikbare P groter is.

Forde en Lorenzo (2001) bevestigen in een review de conclusies van Föhse et al. (1991) over de belangrijke rol van wortelharen voor de opname van immobiele nutriënten als P. Engels raaigras heeft een hoge wortel-spruitverhouding en een gemiddelde hoeveelheid wortelharen ten opzichte van de andere onderzochte gewassen (Föhse et al., 1988). Met die combinatie wordt ondanks een lage influxsnelheid en een lage P-concentratie in de bodem een gemiddelde P-opname bereikt.

Op grond van deze bevindingen lijkt er bij lage P-concentraties vooral winst te halen bij maatregelen die leiden tot hogere influxsnelheid en meer wortelharen. Een verhoging van de intensiteit van beworteling werkt positief voor de P-opname vanwege de verhoging van de hoeveelheid wortelharen.

2.3.3 Conclusie fosfaat

De zeer beperkte hoeveelheid bodem rondom de wortel waaruit fosfaat kan worden opgenomen maakt dat de bewortelingsintensiteit als belangrijkste te beïnvloeden factor geldt voor P-opname. Hierbij gaat het om de uitbreiding van het contactoppervlak wortel-bodem, wat op twee manieren bereikt kan worden:

- intensievere beworteling (hogere WLD),
- meer wortelharen (dichtheid en lengte)

Er zijn aanwijzingen dat de maximaal nog effectieve WLD op een bepaalde plek voor de opname van P rond de 30 cm/cm³ is (Newman en Andrews 1973). Daarboven ontstaat concurrentie tussen de wortels. Naast de intensiteit blijkt uit een aantal onderzoeken dat *groeïende* wortels P beter opnemen. De bewortelingsdiepte speelt een rol in combinatie met bewortelingsintensiteit (dus intensieve beworteling ook in diepere lagen) wanneer het beschikbare fosfaat ook dieper gelokaliseerd is, er in de bovengrond uitdroging plaatsvindt en wanneer de bewortelingsintensiteit in de bovengrond hoger is dan de waarde waarbij concurrentie voor P tussen wortels optreedt.

3 *Factoren die de beworteling beïnvloeden en potentiële maatregelen voor een diepe en intensieve beworteling*

In hoofdstuk 2 is gekeken in hoeverre een diepe en intensieve beworteling inderdaad tot een betere nutriëntenbenutting leidt. In het komende hoofdstuk wordt aangegeven welke factoren van invloed zijn op de beworteling van gras, en wordt waar mogelijk de link gelegd naar potentiële maatregelen waarmee een diepere en intensievere beworteling van grasland bereikt kan worden.

3.1 *Inleiding*

3.1.1 *Groeiwijze van meerjarig gras en belang van het wortelstelsel*

Meerjarige grassen hebben zich in de evolutie door middel van twee mechanismen aangepast aan grazers: 1) de groeipunten zitten laag bij de grond en 2) in het wortelstelsel kunnen energiereserves opgeslagen worden waarmee snelle hergroei na begrazing mogelijk is.

Dit heeft invloed op de groeiwijze van gras. Na beweiden zijn vier groeifases te onderscheiden (Bingham et al. 1984; Savory, 1988):

Fase 1. Als een gras wordt beweid of gemaaid, loopt het na 3 dagen weer uit. Dit kost energie, waarvoor wortelreserves worden gebruikt. Hierdoor sterft het wortelstelsel gedeeltelijk af.

Fase 2. Het jonge blad heeft een klein bladoppervlak, waardoor er via de fotosynthese weinig energie wordt vastgelegd. De eerste grasgroei is traag en komt voor een groot deel uit de wortelreserves.

Fase 3. Het bladoppervlak breidt uit. De bladassimilatie neemt de energietoevoer vanuit de wortels geleidelijk over. Er is een snellere groei van de plant zichtbaar.

Fase 4. Het bladoppervlak is zo groot, dat er meer energie wordt gevormd dan er gebruikt wordt voor bovengrondse blad- en stengelgroei. Deze energie wordt opgeslagen in de wortels.

Naast deze algemene groeiwijze van gras wordt de groei van het wortelstelsel beïnvloed door bodem-, gewas- en managementfactoren. Een overzicht daarvan wordt in Tabel 3.1 weergegeven en in de volgende vier paragrafen behandeld.

Tabel 3.1: Factoren die de beworteling beïnvloeden

Categorie	Factor
Bodem (3.2)	Fysische toestand Chemische toestand Bodembioologische aspecten
Gewas (3.3)	Maatregelen bij inzaai Soorten, rassen en veredeling
Management (3.4)	Bemesting Maaien en beweiden Leeftijd grasland, grondbewerking en vruchtwisseling
Overig (3.5)	Vochtvoorziening Lichtintensiteit en temperatuur

3.1.2 *Vergelijkbaarheid van onderzoeksresultaten*

In een review over de beïnvloeding van de beworteling door nutriënten wijzen Forde en Lorenzo (2001) op het feit dat plantenwortels tussen soorten, en soms zelfs tussen genotypen van eenzelfde soort, in groei en ontwikkeling verschillend kunnen reageren op eenzelfde omgevingsstimulus. Daarnaast kunnen interacties optreden tussen reacties op nutriëntenconcentraties en overige omgevingsfactoren. Verder is bekend dat het ontwikkelingsstadium van planten van invloed is op de groei van het wortelstelsel en de manier waarop wortels op de omgeving reageren. Bij het vergelijken van resultaten van verschillende experimenten over de beïnvloeding van bewortelingsdiepte en -intensiteit is het zinvol om bewust te zijn van deze grote gevoeligheid voor specifieke (proef)omstandigheden, waardoor ogenschijnlijk tegenovergestelde reacties gevonden kunnen worden.

Een ander punt van aandacht wanneer er wordt gemeten aan wortels is de voortdurende groei en afbraak en het verschil tussen bruto en netto groei. Stewart en Frank (2008) en Steingrobe et al. (2001) hebben bij respectievelijk Engels raaigras en gerst gekeken naar de 'wortelomzet' (root turnover), ofwel de bruto wortelproductie tijdens het seizoen. Zij lieten zien dat de totale seizoensproductie tot drie keer hoger kan zijn dan wat aan het eind van het seizoen wordt gemeten. Gibbs en Reid (1992) bevestigen dat bij Engels raaigras de bruto wortelgroei 45% groter is dan wat op een bepaald moment gemeten wordt.

3.2 *Bodem*

Wortelgroei is voor een groot deel afhankelijk van de biologische-, fysische- en chemische bodemvruchtbaarheid. Een deel van deze factoren zijn inherent aan de grondsoort of zijn alleen op de lange termijn door maatregelen te beïnvloeden.

3.2.1 Bodemfysisch

Bodemstructuur, water en zuurstof

Grond met een goede structuur en een lage indringingsweerstand is goed doorwortelbaar. Kutschera et al. (2009) noemen preventie van bodemverdichting een van de belangrijkste onderwerpen in de landbouw vanwege de grote negatieve invloed, via een verminderde beworteling, op de opbrengsten.



Figuur 3-1: Maiswortels en verdichting. Links: normale dichtheid; rechts: verdichte grond (Kutschera et al., 2009)

Het effect van verdichting op de opbrengst van gras is twee jaar na de verdichting nog meetbaar (Douglas et al., 1991). Houlbrooke et al. (1997) vonden hetzelfde effect op de beworteling in een potexperiment met verschillende Engels raaigrassoorten. Een verdubbeling van de penetratieweerstand in de laag 4-14 cm reduceerde de totale wortellengte in die laag significant van 20 m (dichtheid van $0,9 \text{ Mg/m}^3$) naar 8 m ($1,2 \text{ Mg/m}^3$) en dit was gekoppeld aan een halvering in bovengrondse opbrengst.

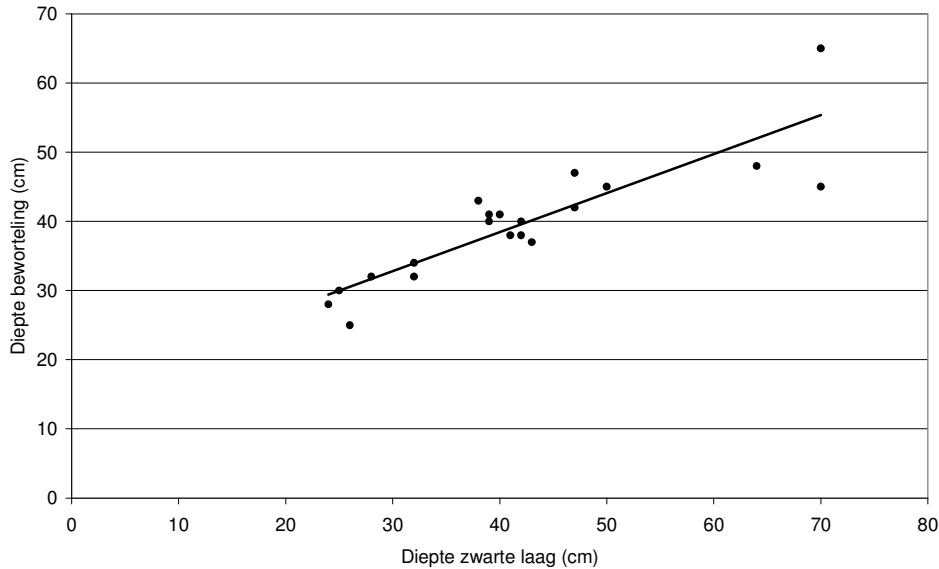
Beweiden onder slechte omstandigheden kan door vertrapping leiden tot bodemverdichting en daardoor afname van het wortelstelsel. Dit effect is sterker bij grasklaver dan bij puur gras, vanwege de dikkere wortels van klaver (Vertes et al., 1988). In Engels onderzoek met gras-klaver werd met de begrazing van schapen onder slechte omstandigheden een reductie van 47% in wortelmasse gevonden (Curl en Wilkins, 1983).

Volgens Kutschera et al. (2009) ligt de oorzaak van de afname van beworteling door bodemverdichting, naast de fysieke weerstandstoename, voornamelijk in een afname van de grootte van de poriën, waardoor de vocht- en luchtbeschikbaarheid in de bodem beperkt wordt.

Bij tekort aan water probeert het wortelstelsel de natte delen van de bodem te doorwortelen, wanneer de bodemstructuur dit toelaat. Deze investering in wortelstelsel kost echter zelf water. Onder te natte omstandigheden kan het wortelstelsel door zuurstoftekort afsterven (Van Eekeren et al., 2003).

Organische stof

In een proef waarin de bewortelingsdiepte van grasland op zand visueel werd beoordeeld is een sterke relatie gevonden met de diepte van de zwarte laag (Figuur 3.2.; Van Eekeren en Bokhorst, 2009).



Figuur 3-2: Bewortelingsdiepte in relatie tot diepte donkere bovenlaag op 20 graslandpercelen op zandgrond (Van Eekeren en Bokhorst, 2009)

Door het N-leveringsvermogen (via mineralisatie), watervasthoudend vermogen en goede doorwortelbaarheid van organische stof is het te verwachten dat wortels het meest in de zwarte laag voorkomen. Dit is in sterkere mate te verwachten bij een relatief lage nutriëntenstatus.

In de relatie tussen bodem en beworteling speelt organische stof een belangrijke rol.

In een review over de factoren die 'rhizosphere priming effect' (RPE) beïnvloeden beschrijft Kuzyakov (2002) het belang van bodemorganische stof, nutriëntenstatus en de beworteling in relatie tot nutriëntenopname. RPE is het fenomeen dat in bewortelde grond de afbraak van bodemorganische stof sneller of langzamer verloopt dan in niet bewortelde grond.

Tijdens het groeiseizoen is RPE positief: de mineralisatie van organische stof vindt sneller plaats in bewortelde grond. Dit gebeurt doordat energierijke exudaten door worteltoppen worden afgegeven. Er ontstaat een verhoging van de microbiële activiteit rondom die wortel. De microbiële groei en de hoge C/N ratio van exudaten veroorzaken een nutriëntentekort (bijv. van N). Hierdoor breken microben de omgevende organische stof versneld af, om daaruit nutriënten te halen. Netto komen door die afbraak en bij afsterven van de microben nutriënten vrij voor de plant (Kuzyakov, 2002).

Fotosynthese-intensiteit en wortelgroei zijn de belangrijkste factoren die invloed hebben op de afgifte van exudaten (Kuzyakov, 2002). De fotosynthese beïnvloedt dus indirect, via bovengenoemd mechanisme, de mobilisatie van nutriënten uit de organische stof. Hiermee worden nutriëntvraag (fotosynthese = groei) en -mobilisatie (fotosynthese = exudaten = positieve RPE) in tijd en ruimte op elkaar afgestemd (Kuzyakov, 2002).

Onderzoek van Hodge et al (2000) liet zien dat het effect van mineraliserende, pleksgewijs aangebrachte, bodemorganische stof op beworteling van gras sterk afhankelijk is van de C/N verhouding van die organische stof. Bij een lage C:N ratio is de wortelgroei in de plek met organische stof het sterkst.

Duits potonderzoek naar het effect van de verdeling van organische stof in de bovenste 20 cm van de bodem op de groei van Engels raaigras en witte klaver toonde een significante verhoging aan van de totale wortelbiomassa wanneer de organische stof in één laag was geconcentreerd, ten opzichte van een verdeling van diezelfde hoeveelheid in 5 lagen of geheel gemengd door het profiel (Kreuzer et al. 2004).



Figuur 3-3: Wortels van suikerbieten groeien in de humusrijke zwarte laag (Kutschera et al., 2009)

De hoeveelheid, kwaliteit en verdeling van de organische stof in de bodem is een belangrijke factor voor beworteling, zeker in situaties waarbij het bemestingsniveau verlaagd is en de plant meer aanspraak moet maken op de nutriëntenlevering uit de mineralisatie van organische stof. Uit bovenstaande studies blijkt dat mechanismen als RPE de gewasvraag en de mobilisatie van nutriënten uit organische stof synchroniseren. Hierdoor kan de combinatie van intensieve beworteling met een hoge organische stofgehalte in de bodem mogelijk nutriëntenverliezen naar het milieu verder beperken. Echter, de percentage organische stof in de bodem is via managementmaatregelen moeilijk op korte termijn beïnvloedbaar.

3.2.2 Bodemchemisch

Zuurtegraad

Een lage pH heeft een negatieve invloed op de beworteling. He et al. (1999) constateerden bij toevoeging van kalk, rockfosfaat of bijproducten van kolen-verbranding aan een zeer zure leemgrond (pH 3,9) dat de wortelmasse van Engels raaigras verhoogde. Dit had te maken met een betere beschikbaarheid van Ca en Mg als gevolg van de verhoging van de pH. Daarnaast zorgde de betere beworteling voor een betere P-beschikbaarheid en gebruiksefficiency.

Het op peil houden van de pH kan daarmee een maatregel zijn die de beworteling vergroot.

Fosfaattoestand van de bodem en P-bemesting

Een lage P-toestand van de bodem heeft een verhoging van de wortel-spruitverhouding, een belangrijke factor voor de P-opname, tot gevolg (Davidson, 1969a; Föhse et al., 1988; Steingrobe et al., 2001). Steingrobe et al. (2001) constateerden uit bemestingsexperiment, met een duur van 14 jaar, dat de 'wortelomzet' (root turnover) van gerst significant hoger was bij behandelingen met een P-tekort. Er was echter geen verandering gemeten aan het 'standing' wortelstelsel, de wortels die netto overblijven na een bepaalde meetperiode.

In onderzoek van Davidson (1969a) leidde een lage P-toestand tot een hoge wortel-spruitverhouding. In tegenstelling daarmee zijn er ook publicaties waarin een lagere P-toestand juist een verlaging van de wortelgroei tot gevolg had, wanneer andere nutriënten in voldoende mate aanwezig waren.

Zo vond Powell (1977) in een potexperiment met Engels raaigras in een sterk P-bindende bodem dat in het traject tussen een zeer deficiënte P-toestand/bemesting en een voldoende P-niveau de wortel- en spruitgroei verschillend reageren:

- Zeer lage P-toestand: het gras kan te weinig P opnemen waardoor groei van zowel wortel als spruit na een korte groeiperiode stoppen.
- Lage P-toestand: het gras neemt genoeg P op om wortelgroei te handhaven, maar er is niet genoeg P over voor spruitgroei, waardoor deze stagneert.
- Normale P-toestand: er kan genoeg P worden opgenomen om zowel wortel als spruit door te laten groeien. Door de goede beworteling is de P-benutting hoger dan bij een lagere P-toestand.

Zowel groei als P-opnamesnelheid namen af met tijd. Powell (1977) beschreef dat de SWL (een maat voor de gemiddelde worteldikte) bij een graszode onafhankelijk van de P-bemestingsniveau 0,68 m/mg was. Bij planten die alléén in de pot groeiden was de SWL wel afhankelijk van de P-bemestingsniveau: bij een lage P-toestand waren de wortels kort en dik, bij een normale P-toestand waren de wortels even dun als de wortels van de zode. De zode nam P sneller en meer op dan planten die alléén groeiden.

Een potentiële maatregel in relatie tot bovenstaande zou kunnen zijn om een goede zodedichtheid handhaven.

Onderzoek aan haver op arme zandgrond met een humeuze laag van 20 cm toonde aan dat een betere fosfaatvoorziening in de bouwvoor niet alleen leidde tot een hogere wortelbiomassa in die laag, maar ook in de fosfaatloze/fosfaatarme ondergrond (Goedewagen, 1954).

Uit bovenstaande onderzoeken blijkt dat de P-toestand van de bodem een grote invloed op de beworteling heeft, maar zowel negatieve als positieve effecten zijn beschreven.

Onder een lage P-toestand kan een verhoging van de P-toestand een positief effect op de beworteling hebben. Wanneer de P-toestand ruim wordt groeit de bovengrondse massa relatief sneller dan de wortels, waardoor het relatieve aandeel van de beworteling kleiner wordt. Daardoor is een verhoging van de wortel-spruitverhouding een typisch respons op P-tekort (Gales, 1979).

Zoals Forde en Lorenzo (2001) aangeven is het effect van de P-toestand op de beworteling sterk afhankelijk van andere factoren. Davidson (1969a) beschreef interacties tussen de effecten van N-, P- en vochniveaus op de wortel-spruitverhouding van Engels raaigras en Gales (1979) bevestigde de interactie met de vochttoestand. Pant et al. (2004) beschrijven in een review dat bij bodems met een hoge P-adsorptiecapaciteit de benodigde P-concentratie (P_w) voor een optimale plantengroei lager is dan bij bodems met een lage adsorptiecapaciteit, zoals zandgronden.

3.2.3 Bodembologisch

Regenwormen

Regenwormen beïnvloeden met de volgende activiteiten in de bodem direct en indirect de beworteling van gras (Scheu, 2003; Van Eekeren et al. 2003):

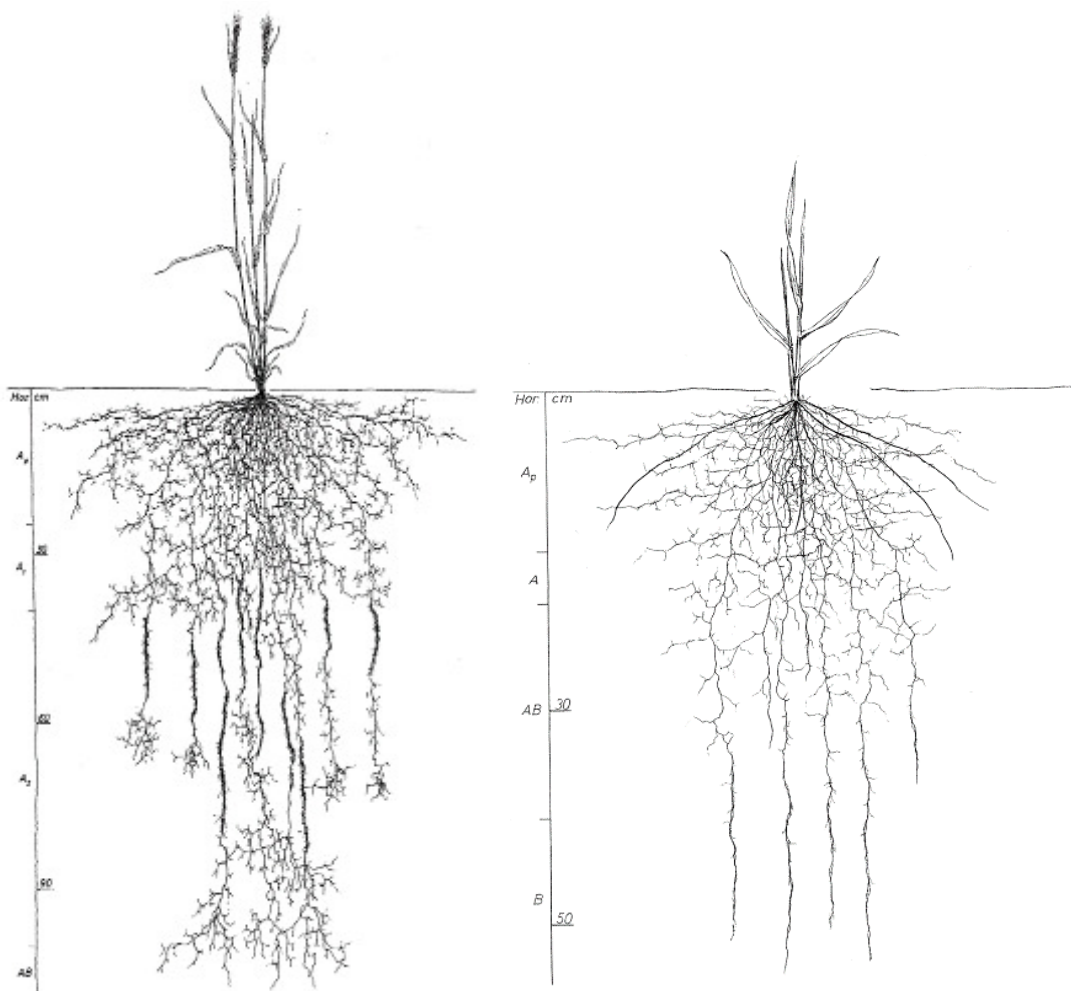
- transport en afbraak organisch materiaal
- beschikbaarheid van nutriënten vergroten door versnelling van de mineralisatie
- bodemstructuurverbetering en aggregaatvorming
- poriënvolume vergroten, drainage
- verdeling van groeistimulerende organismen
- eten van wortels

Onderzoek onder grasland in Biddinghuizen, waar wormen na de ontpoldering zijn geïntroduceerd, gaf een duidelijke correlatie tussen de wortelmasse en het aantal jaren nadat regenwormen zijn ingevoerd (Tabel 3.2). Het effect van regenwormen op de beworteling van gras of grasklaver wordt in de overige wetenschappelijke literatuur zowel positief als negatief gerapporteerd, terwijl er in de meeste gevallen een positief effect op bovengrondse opbrengst en de wortel-spruitverhouding wordt gevonden (Kreuzer et al. 2004; Scheu, 2003).

Tabel 3.2: verloop van beworteling na introductie van regenwormen (Hoogerkamp, 1983)

Jaar na introductie wormen	Beworteling gras in de laag 0-15 cm (kg ds/ha)
0	570
1	570
2	750
3	1875
4	1965

Een algemeen verschijnsel is dat pendelaars (*Lumbricus terrestris*) met hun diepe verticale gangen verdichte lagen in de bodem kunnen doorbreken, en dat plantenwortels vervolgens via die gangen toegang hebben tot de laag onder de verdichting (Figuur 3.4, links) (Kutschera et al. 2009; pers. comm. Bokhorst, 2009). Eenzelfde mechanisme is waargenomen bij haverplanten waarvan de wortels de gangen van afgestorven wortels van heermoes (*Equisetum arvense*) volgen.



Figuur 3-4: Wortels passeren verdichte lagen door verticale gangen van regenwormen (links: gerst) en van afgestorven wortels van heermoes (rechts: jonge haverplant, onderste verticale wortels). Let op: schaal is links en rechts verschillend (Kutschera et al., 2009)

Een maatregel voor het stimuleren van de bewortelingsdiepte, en in mindere mate de bewortelingsintensiteit is het bevorderen van de aantallen en activiteit van regenwormen, vooral pendelaars.

3.3 Gewas

3.3.1 Maatregelen bij inzaai

Gerst meezaaien

Zoals op Figuur 3.4. is te zien gebruiken wortels gangen van afgestorven wortels en kunnen hierdoor dieper komen. In bepaalde landbouwsectoren wordt gerst of haver in de eerste fase van de gewasgroei meegezaaid. Bij teelt voor grasdrogerijen wordt haver of Alexandrijnse klaver samen met luzerne gezaaid om sneller een gesloten gewas te bereiken en onkruidgroei tegen te gaan. In de teelt van wortels wordt gerst meegezaaid tegen verstuiwing. Graan (haver of gerst) wordt meegezaaid als dekvrucht bij voorjaarsinzaai van gras om een snellere bodembedekking te

krijgen en de wortels zorgen ervoor dat de losgemaakte bodem minder snel inzakt (pers. comm. Van Eekeren, 2009). Er zijn geen metingen bekend van het effect van deze maatregel op de wortelgroei van gras. Wel is de veronderstelling dat graswortels de gangen van de graanwortels volgen. Wanneer deze maatregel bodemverdichting na herinzaai voorkomt of vertraagt zou het een positief effect op de wortelgroei kunnen hebben (zie 3.2.1).

Zaaizaadbehandeling

Behandeling van snijmaïszaad met de Trichodermaschimmel leidde in een proef op Aver Heino tot een uitgebreider wortelstelsel. Bij de meting in juni was de ondergrondse drogestofopbrengst 15 tot 30% hoger bij zaadbehandeling met Trichoderma, met een groter effect bij een lage stikstofgift (Van der Schoot en Van Dijk, 2002). In de betreffende proef leidde dit echter niet tot een verandering in bovengrondse opbrengst.

Graszaad dat gecoat is met N- en P-kunstmest zorgt mogelijk voor een snellere startontwikkeling met langere en meer vertakte wortels dan ongecoat zaaizaad (Hogekamp, 2008), maar hier zijn geen onderzoeksresultaten over gevonden.

Granen waarvan het zaaizaad een hittebehandeling met stoom heeft ondergaan lijkt een beter ontwikkeld wortelstelsel te hebben dan onbehandeld graan (Anonymus, 2010).

Zaaidichtheid

De plantdichtheid heeft een duidelijke invloed op de beworteling van gras.

Onderzoek in Wales met Engels raaigras wees uit dat wanneer twee versus zes planten per pot geteeld werden, de totale biomassa per pot hoger was. Individuele planten waren kleiner, maar het aandeel biomassa in de wortel was significant groter (Troughton, 1956). Ook Berendse (1981) vond in een potproef de wortel-spruitverhouding van zowel gras (*Anthoxanthum odoratum* L.) als weegbree (*Plantago lanceolata* L.) positief gecorreleerd met de plantdichtheid, maar deze verhouding had geen effect op de verticale verdeling van de wortelmasse. Powell (1977) vergeleek de beworteling van Engels raaigras wanneer één plant per pot werd geteeld met een zode (70 planten op dezelfde oppervlakte). Ook deze auteur vond dat een dichte zode significant meer wortels produceerde. Bij de behandelingen met een laag niveau van P-bemesting waren de wortels dikker en korter bij planten die alleen groeiden.

Bij een uitstoelend en meerjarig gewas als grasland heeft de oorspronkelijke zaaidichtheid minder invloed op de spruitdichtheid in de jaren na het zaaien dan andere managementfactoren als maai- en beweidingsregimes. Zie hiervoor paragraaf 3.4.2.

In een dichte zode kan voor mobiele nutriënten als nitraat wortelconcurrentie optreden. De volgende paragraaf laat zien wat het effect is op wortelgroei van concurrentie tussen soorten.

Grassoortenmengsels en gras-klaver

In paragraaf 2.2.2 is de intensiteit van de beworteling besproken in relatie tot heterogene nutriëntenverdeling in de bodem. Hutchings en John (2004) gaven in hun review aan dat wortelconcurrentie van verschillende soorten voor plekgewijs verdeelde nutriënten tot een significant hogere wortelproductie leidde dan wanneer er geen concurrentie was.

Toevoeging van witte klaver bij Engels raaigras gaf in een experiment van Troughton (1956) een niet significante stijging van de totale biomassa en van de wortel-spruitverhouding. Goodman en Collison (1982) deden geen directe metingen aan de beworteling, maar maten een hogere opname van P, en van diepere lagen, in grasklaver dan in puur gras. Het is mogelijk dat dit effect het gevolg is van de extra N-toevoer in het systeem door de klaver, en dus niet door de mengteelt zelf.

In een veldproef waarin o.a. de wortelbiomassa van monoculturen van Engels raaigras, rietzwenkgras en kroppaar en van de mengsels Engels raaigras/rietzwenkgras en Engels raaigras/kroppaar is gemeten was geen hogere wortelproductie of andere verdeling in het profiel gevonden bij mengteelten (Van Eekeren et al., 2010). Het mengsel met kroppaar volgde de trends van kroppaar in monocultuur, dus met een lage wortelbiomassa en veel bodemnitraat, meer dan die van Engels raaigras in monocultuur. Het mengsel met rietzwenkgras volgde de trends van Engels raaigras (Tabel 3.3).

Tabel 3.3: Wortel en gewasparameters bij verschillende grassoorten in monocultuur en mengteelt (naar Van Eekeren et al., 2010). Tekens geven relatieve verschillen tussen de soorten en mengsels aan.

	E. raaigras	Rietzwenkgras	Kroppaar	E+R	E+K
Wortelbiomassa (0-30cm)	+	+	-	+	-
Grasopbrengst	-	+ / ++	++	- / +	++
Wortel-spruit	+	- / +	-	+	-
Bodemnitraat (0-30cm)	-	-	+	-	++

Recent potonderzoek met twee grassoorten en twee tweezaadlobbigen uit natuurlijke graslanden (Mommer et al., 2010) liet zien dat mengteelten een significant hogere wortelbiomassa produceren, dus intensiever wortelen, dan monoculturen. Echter, er was geen verschil in bewortelingsdiepte: de extra wortelgroei gebeurde bovenin het profiel en was onafhankelijk van de nutriëntstatus van de bovengrond.

Hoewel er vanuit potonderzoek indicaties zijn dat soortenmengsels een intensievere beworteling vertonen dan monoteelten is dit in de bestudeerde veldproeven bij grassen niet altijd gemeten. Mogelijk heeft dit te maken met de grote variatie in het veld waardoor verschillen moeilijker meetbaar zijn.

3.3.2 Soorten, rassen en veredeling

Soorten en rassen

Er zijn veel studies gedaan naar verschillen in beworteling tussen soorten en rassen. Deels zijn in de vorige paragraaf verschillen tussen grassoorten reeds beschreven (Van Eekeren et al., 2010).

Grassoorten uit verschillende habitats verschillen in beworteling. Fransen et al. (1999) concludeerden dat grassoorten uit nutriëntrijke habitats (zoals raaigrassen en kroppaar) afhankelijk lijken te zijn van een hogere wortelproductie en wortelomzet (root turnover) voor een snelle opname van nutriënten, dan soorten uit nutriëntarme habitats. Dit kwam overeen met de gemeten veel kortere levensduur van wortels van Engels raaigras ten opzichte van wortels van grassen uit nutriëntarme habitats (Van der Krift en Berendse, 2002).

Ook grassoorten die in de landbouw gebruikt worden (nutriëntrijk habitat) vertonen soortenverschillen. Garwood en Sinclair (1979) voerden een proef uit met vier grassoorten en vonden grote verschillen in bewortelingsintensiteit door het profiel (0-60cm), en de beworteling van de verschillende soorten reageerde verschillend op maaifrequentie en irrigatie. Rietzwenkgras had de hoogste bovengrondse opbrengst (bij een maaifrequentie van 6 weken, en geen beregening). Het was opvallend dat deze soort ten opzichte van de andere soorten in de ondergrond de hoogste wateronttrekkingsdiepte en WLD (intensiteit van beworteling) en de dikste wortels had (laagste SWL, Tabel 3.4).

Tabel 3.4: Opbrengst, wateronttrekkingsdiepte en wortelparameters van vijf grassen bij een maaifrequentie van zes weken (Garwood et al., 1979 en Garwood en Sinclair, 1979)

	Opbrengst boven- gronds (t ds/ha) 27 mei – 18 aug	Effectieve water- onttrekkingsdiepte (cm)	Gemiddelde WLD (cm/cm ³) op 30-60 cm diepte	Gemiddelde SWL (cm/g) op 30-60 cm diepte ³
Ruw beemdgras	0,1	40	-	-
Timotheegras	1,1	70	3,4	4,3
Kropaar	2,0	70	2,7	3,2
Engels raaigras	2,3	80	4,9	3,6
Rietzwenkgras	3,3	>100	6,3	2,1

Ook binnen grassoorten zijn genotypische verschillen in beworteling. Van Loo et al. (2003) vonden dat raaigrassoorten, geselecteerd op hoge N-benutting een grotere wortelgroei hebben bij een lage N-gift dan bij een hoge N-gift, terwijl de beworteling van raaigrassoorten geselecteerd op lage NUE niet op de N-gift reageert. Onderzoek van Ennik (1981) bij zes rassen van Engels raaigras geteeld in monocultuur met weinig verschil dezelfde bovengrondse productie liet een variatie zien in wortelmassa tot + of – 50% (Ennik, 1981). Macdonlad et al. (2006) vonden een significant hogere WLD bij gelijke wortelmassa bij Engels raaigras cultivar AberDove ten opzichte van cultivar S23, wat duidde op een intensievere en fijnere beworteling.

Veredeling

Gezien de bovenbeschreven genotypische variatie in wortelgroei binnen soorten is het denkbaar om de beworteling in veredelingsprogramma's op te nemen. Verschillende onderzoeken laten zien dat het bij gras mogelijk is om wortelkenmerken via de veredeling te beïnvloeden.

In een review stelt Lynch (2007) dat een tweede groene revolutie nodig is, gebaseerd op gewassen die kunnen groeien in nutriëntarme bodems. Voor efficiënte nutriëntopname is de wortelarchitectuur (de verdeling in ruimte en tijd van de wortels in de bodem) uiterst belangrijk. Lynch (2007) vond een groot aantal kenmerken van wortelarchitectuur die genetisch gestuurd zijn, zoals gravitropie van de hoofdwortel en vorming van zij-wortels, maar concludeert dat ten opzichte van het belang van het onderwerp nog te weinig onderzoek en veredeling is gedaan in die richting.

In Nieuw Zeeland stelden Crush et al. (2007) vast dat het mogelijk is om voor nitraatopname te veredelen in Engels raaigras, maar de lage erfelijkheid van de verticale verdeling van de wortels zal verdeling voor dit kenmerk traag en

³ WLD/SWL geeft de wortelbiomassa (g/cm³) in die laag. De wortelbiomassa van rietzwenkgras is verreweg het grootst.

moeilijk maken. Totaal wortelgewicht had in een onderzoek in 2006 (Crush et al.) een betere erfelijkheid. Dit laatste is ook door Bonos et al. (2004) gevonden voor rietzwenkgras en Engels raaigras.

3.4 Management

3.4.1 Bemesting

Effect van nutriëntenvoorziening op beworteling

In een review over het effect van voedingstoffen op de ontwikkeling van plantenwortels geven Forde en Lorenzo (2001) aan dat voedingstoffen de volgende wortelkenmerken kunnen beïnvloeden:

- Wortelgroei en -vertakking
- Worteldiameter
- Lengte en dichtheid van de wortelharen

De invloed van voedingstoffen op deze kenmerken wordt hieronder beschreven.

Wortelgroei en -vertakking

Een parameter voor wortelgroei is de hoeveelheid wortelbiomassa of de verdeling van de biomassa door het profiel. Gerelateerd hieraan is de 'wortelomzet' (root turnover), besproken in relatie met de fosfaattoestand van de bodem in paragraaf 3.2.2.

De mate van vertakking van een wortelstelsel wordt uitgedrukt in wortellengtedichtheid (WLD).

Veldonderzoek bij haver op zandgrond liet zien dat de macronutriënten N, P en K zeer verschillende effecten hebben op de groei van wortels. De N-gift had geen effect op de drogestofopbrengst van de beworteling in de bouwvoor, en een negatief effect op 20-100 cm. Een verhoogde P-beschikbaarheid in de bovenlaag bevorderde de algehele beworteling en K gaf geen effect op de beworteling (Goedewagen, 1954).

Wat in bovenstaande proef is gevonden is later bevestigd door verschillende auteurs.

Het is algemeen bekend dat de wortel-spruitverhouding van planten hoger is bij beperkende groeifactoren, waaronder nutriënten als N, P of S (Davidson, 1969a; Forde en Lorenzo, 2001; Kuzyakov, 2002; Troughton, 1956) en dit effect is sterker bij (gras)soorten die aangepast zijn aan een hoge bodemvruchtbaarheid (Van Loo et al. 2003). Net als Goedewagen (1954) vond Drew (1975) bij gerst dat K geen effect had op de wortelgroei. Fairley (1985) vond bij Engels raaigras een sterke reductie in wortellengtedichtheid door het profiel bij toenemende N-bemestingsniveau. Uit paragraaf 3.2.2 over het effect van de P-toestand komt hoofdzakelijk een positief verband tussen de P-toestand en de beworteling naar voren, in het traject van landbouwkundig lage P-waardes. Bij een hoge P-toestand neemt de wortelmasse relatief af, omdat de bovengrondse groei sterker toeneemt.

Bij beperkte N-voorziening concludeerde Ennik (1981) zowel in een potexperiment als in een veldexperiment dat de wortelmasse van Italiaans raaigras relatief en absoluut groter is dan bij een hoge N-voorziening.

Een potexperiment over het effect van N, P en water op Engels raaigras liet zien dat een vermindering van de beschikbaarheid van (een van) deze factoren een toename van de wortel-spruitverhouding tot gevolg had (Davidson

1969a). Deze toename was echter in de meeste gevallen het gevolg van een grote vermindering in bovengrondse opbrengst bij beperkte N, P of water, meer dan van een verhoging van de wortelmasse.

Onderzoek van Robinson et al. (1994) wees uit dat naast een algemene negatieve invloed van de aanwezigheid van voedingstoffen op de beworteling, pleksgewijze toediening tot een sterke plaatselijke wortelgroei en -vertakking kan leiden.

In kolommenproeven met tarweplanten van 6 weken oud met suboptimale N-voorziening (N0) vonden ze meer wortelmasse en een hogere WLD in de ondergrond dan bij optimale N-voorziening (N+). Na 6 weken was in de N0-behandeling alle nitraat uit de bodem opgenomen, terwijl de nitraattoestand bij N+ nog ruim was. Op dat moment werd een injectie van ¹⁵N op 50 cm diepte uitgevoerd. N0-planten namen de toegediende stikstof 11 keer zo snel op als de N+-planten. Opvallend was dat één week na de injectie de WLD van N0-planten bijna verdubbeld was, ook buiten de injectieplaats in de boven- en ondergrond, terwijl de WLD van N+-planten niet significant was gestegen. N0-planten hadden tot 6 weken een veel hogere bovengrondse massa maar ná 6 weken stopte de groei. Het feit dat N0-planten in de week na de ¹⁵N-injectie ondanks de hogere opname en WLD toch in groei achterbleven bij N+-planten gaf aan dat de N-toestand van de N0-bodem pas na 6 weken kritisch was geworden. Het is dus mogelijk dat de lage nitraattoestand bij N0 tijdens de eerste 6 weken nog niet beperkend voor de plant, maar laag genoeg om uitbreiding van het wortelstelsel en de N-opnamecapaciteit van het wortelstelsel sterk te stimuleren (zie Ennik et al., 1981).

Een hoog N-niveau in de bodem heeft dus een negatieve invloed op de beworteling. Het positieve effect vindt vooral plaats bij pleksgewijze beschikbaarheid van nutriënten in de bodem (Drew, 1975; Forde en Lorenzo, 2001).

Worteldiameter

Dunne wortels stellen de plant in staat om met minimale investering in drogestof de bodem optimaal te doorzoeken (Forde en Lorenzo, 2001). De specifieke wortellengte (SWL) geeft een indicatie van de gemiddelde dikte van wortels. Fitter (1985) vond bij grassen dunnere wortels bij deficiënte nutriëntenomstandigheden. Ditzelfde effect heeft Kutschera (2009) geobserveerd bij bemeste versus onbemeste rogge.

Verschillende P-bemestingsniveaus hadden in een onderzoek van Powell (1977) met Engels raagrass geen effect op de SWL wanneer het gewas als zode was gezaaid. Planten die alleen groeiden hadden dikkere en kortere wortels bij lage P-bemesting.

Het nutriëntenniveau kan ook indirect de gemiddelde worteldikte beïnvloeden wanneer het wortelsysteem meer vertakking vertoont in plekken met een hoge nutriëntenstatus, omdat zij-wortels dunner zijn dan hoofdwortels (Forde en Lorenzo, 2001).

Maatregelen die de beworteling bevorderen (dichte zode, pleksgewijze nutriëntenverdeling) hebben dus ook invloed op de dikte van de wortels. Daarnaast is de worteldikte soortafhankelijk (Tabel 3.4).

Lengte en dichtheid van de wortelharen

Zoals in paragraaf 2.3.2 beschreven spelen wortelharen een belangrijke rol voor de opname van nutriënten door het vergroten van de worteloppervlak, van het bodemvolume waaruit opname kan plaatsvinden en door hun kleine diameter. Zowel de lengte van wortelharen als de dichtheid op de worteloppervlak kunnen beïnvloed worden door de

nutriëntenstatus. Over het algemeen wordt bij planten een toename gevonden bij P- en N-tekort. Bij grassen lijkt de groei van wortelharen echter niet gevoelig te zijn voor N in de vorm van nitraat (Forde en Lorenzo, 2001).

Tijdstip van stikstofbemesting na maaien

Ennik (1981) liet zien dat, wanneer gras ruim bemest met stikstof, vier dagen stikstof onthouden wordt, dit kan leiden tot een sterke toename van de wortelmasse. Ennik's observaties worden ondersteund door observaties in Van Eekeren et al. (2009) in een veldproef met grasland bemest met verschillende mestsoorten. Jarvis en Macduff (1989) hebben in een proef met Engels raaigras in een voedingsoplossing het effect op de wortelgroei van een nitraattekort van 11 dagen gemeten. Zij vonden geen negatief effect op de totale biomassa-productie, maar de wortellengte-groei nam toe. Sheldrick et al. (1994) vonden in een veldproef waarbij de N-gift na het maaien uitgesteld was tot maximaal 14 dagen dat de N-benutting van Engels raaigras over 4 snedes een optimum had rond de 7 of 10 dagen uitstel. Bij de behandeling waarbij 14 dagen uitstel is gedaan had het gras een te lange periode tijdens de hergroei een lage N-voeding en een kortere periode vóór de snede om de N-gift op te nemen, waardoor de benutting lager was. In de proef werd alleen de bovengrondse opbrengst bepaald, en het is daarom onduidelijk waarom de benutting bij 0 en 3 dagen lager was dan bij 7 en 10 dagen uitstel. Mogelijk zou een verhoogde beworteling volgens de bevindingen van Ennik (1981), en daardoor een betere benutting, hierin een rol hebben gespeeld.

Een mogelijke maatregel voor het stimuleren van de beworteling zou kunnen zijn om de bemesting (stikstofgift) na het maaien met 7-10 dagen uit te stellen.

Stikstoftoediening onder het maaiveld

Het injecteren van vloeibare stikstofbemesting (waarbij N dieper en lokaal geconcentreerd toegediend wordt) zou kunnen leiden tot meer wortelmasse en een diepere beworteling vergeleken met oppervlakkige toediening. Laine et al. (1998) lieten zien dat geconcentreerde toediening van N kan leiden tot een hogere wortelmasse dan minder geconcentreerde toediening. In een hydrocultuur splitsen zij de wortels van met nitraat bemeste Italiaans raaigrasplanten in twee helften: de ene helft ontving dezelfde nitraatoplossing, terwijl de andere geen nitraat meer ontving. De plant reageerde door in de bemeste helft de nitraat-influx te verhogen, en meer wortels aan te maken. Na twee weken nam de plant met gesplitste bemesting evenveel nitraat op als de plant waarbij alle wortels nitraat kregen.

Murphy en Zaurov (1994) concludeerde dat injectie van ureum leidde tot een hogere wortelmasse en diepere beworteling vergeleken met oppervlakkig toediening. Injectie op 5 cm diepte gaf de hoogste drogestofopbrengst en N-opname. Een deel van het effect werd mogelijk veroorzaakt doordat van de oppervlakkig toegediende ureum een deel vervluchtigd is, hoewel dagelijks werd geïrrigeerd.

Een mogelijke bemestingsmaatregel zou kunnen zijn om de kunstmest in vloeibare vorm onder de zode (5 cm diepte) toe te dienen.

Toediening van humuszuren

Het effect van toediening van humus- en fulvazuren op grasgroei is door Hogeschool Gent uitgezocht. Er werd een verhoging van de eerste snede en een verlaging van de 3^e en 4^e snede snedes gemeten vanaf het 2^e jaar na inzaai, mogelijk vanwege een gunstig effect op bodemchemische eigenschappen en betere opname van nutriënten in het voorjaar (Verlinden et al. 2010). De jaaropbrengst was onveranderd, de verdeling van de productie was echter meer

naar het begin van het seizoen verschoven. Het effect van humuszuren op beworteling van struisgras is door Cooper et al. (1998) onderzocht. Er werd een positief effect op de wortellengte (+15%) gevonden bij toediening in de grond vóór het zaaien, maar geen effect was waargenomen wanneer humuszuren als oplossing boven het gewas werd gespoten. Verder concludeerden Cooper et al. (1998) bij toediening in de grond de fosfaatopname met 3-5% verhoogd werd.

3.4.2 *Maaien en beweiden*

Beweiding en berijding van grasland kunnen onder natte omstandigheden negatieve gevolgen hebben voor de bodemstructuur waardoor een goede beworteling geremd wordt (zie paragraaf over bodemstructuur). De beworteling wordt naast deze fysieke ingreep ook sterk beïnvloed door fysiologische veranderingen in de plant na het maaien of grazen.

Wortelreserves en hergroei na maaien / grazen

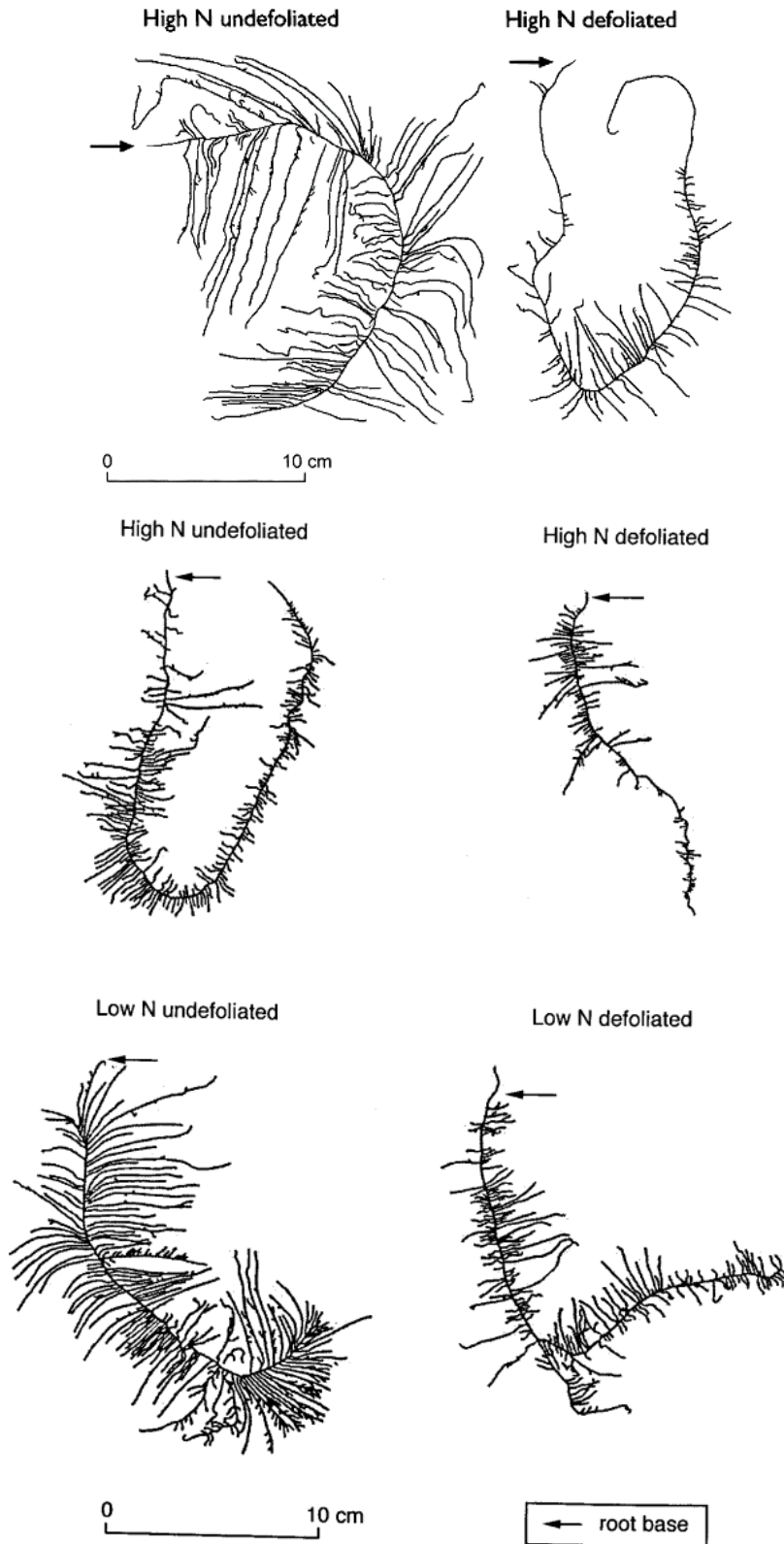
In de inleiding van dit hoofdstuk is kort beschreven hoe grassen aangepast zijn door de manier van reserveopbouw in de wortels en hergroei na begrazing. De mobilisatie van suikers en aminozuren uit de wortels en stoppels speelt daarbij een belangrijke rol (Ourry, 1989; Sullivan, 1949).

Het effect van management, zoals de frequentie van maaien of weiden, op de beworteling hangt sterk af van de aanspraak die dat management doet op wortelreserves en de mogelijkheid om wortelreserves weer te herstellen. Daarnaast is de reactie van het wortelstelsel op maaien of grazen afhankelijk van de N-toestand en van de grassoort(en).

In onderzoek van Schuurmans (1954) nam de wortelbiomassa duidelijk af bij frequenter maaien. In een ander onderzoek in potproeven met gras (Ennik, 1981) werd een verdubbeling van de wortelbiomassa gemeten bij ongestoorde groei in vergelijking met het maaien iedere vier weken. Uit dit onderzoek kwam duidelijk naar voren dat de wortelmasse na maaien pas weer toenam wanneer de oorspronkelijke wortel-spruitverhouding (van vóór het maaien) weer bereikt was (Ennik, 1981).

Veel onderzoek bevestigt dat zowel wortelmasse als wortellengte en -groei (ook 'wortelomzet' of root turnover) bij gras geremd worden door het verwijderen van de bovengrondse delen (Dawson, 2000; Dawson et al., 2003; Evans, 1971 en 1972; Jarvis en Macduff, 1989; Macdonlad et al. 2006; Mackie-Dawson, 1999).

Minder frequent maaien, dus zwaardere snedes oogsten, zou hierdoor een maatregel kunnen zijn om een diepere en intensievere wortelgroei te bereiken.



Figuur 3-5: Wortels van Engels raaigras (bovenste 2 tekeningen) en schapengras (onderste 4 tekeningen) bij verschillende bemestingsniveaus en maaieregimes (Dawson, 2000 en Dawson et al. 2004)

Effect van N-niveau en grassoort

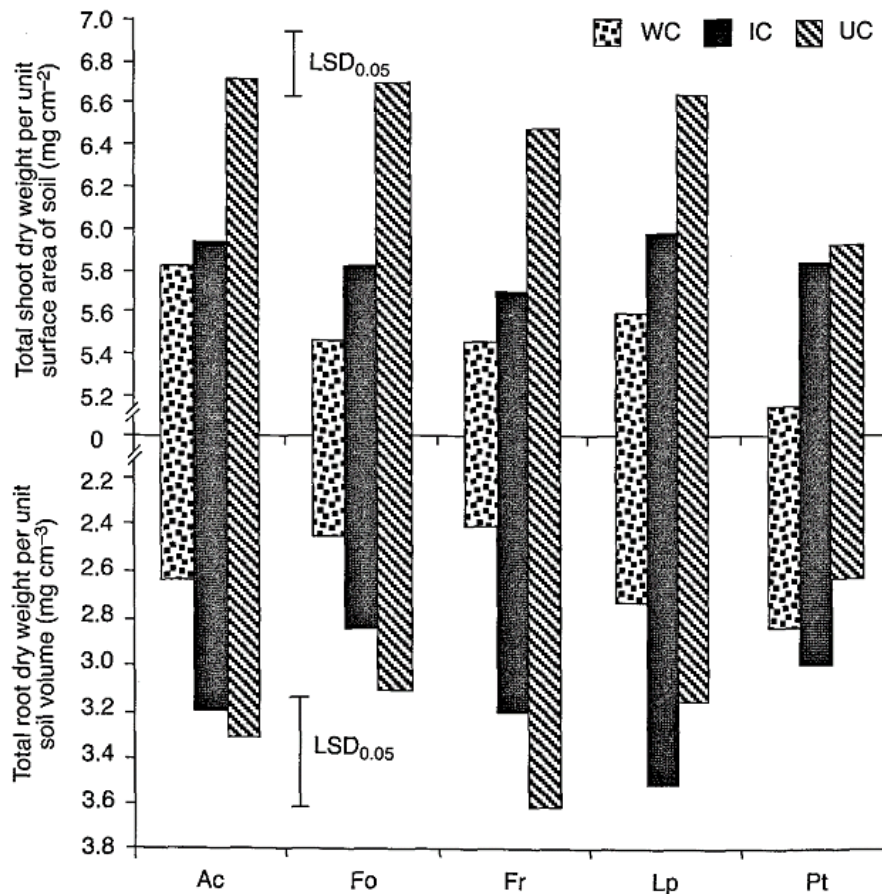
Naast de algemene trend dat beweiden of maaien een aanslag is op de wortelgroei, wijzen meerdere auteurs op verschillen in reacties tussen grassoorten, genotypes en bij verschillende bemestingsniveau's.

Fairley (1985) concludeerde dat een met schapen begraasd veld minder beworteld was dan niet begraasde velden, en dat de wortels zich meer boven in het profiel concentreren. De afname was sterker bij hoge N-giften. Mackie-Dawson (1999) rapporteerde een vermindering van de wortelgroei van Engels raaigras door maaien onder alle N-bemestingsniveau's maar bij het onderzoek van Macdonald et al. (2006), ook bij Engels raaigras, was dit effect alleen zichtbaar wanneer geen N-bemesting was gegeven.

Dawson (2000) en Dawson et al. (2003) constateerden dat Engels raaigras en schapengras verschillend reageerden op de combinatie van maaien en bemesten. De wortelvertakking van Engels raaigras reageerde sterker op begrazing bij een hoog N-niveau dan bij een laag N-niveau, terwijl schapengras (een soort uit nutriëntarme habitats) juist een hoge wortelplasticiteit vertoonde bij een laag N-niveau (Figuur 3.5). Arredondo en Johnson (1999) vonden ook verschillende reacties in de groei van de wortels op maaien bij drie semi-aride grassoorten, voornamelijk in behandelingen waar de nutriëntenverdeling in de bodem heterogeen was.

Dawson (2000) onderzocht een grote variatie tussen grassoorten in reactie op verschillende maaieregimes: in het algemeen had maaien een groter negatief effect op langzaam groeiende soorten (Ac, Fo en Fr in Figuur 3.6). Bij Engels raaigras gaf om de 8 weken maaien een grotere wortelbiomassa dan niet maaien. Beyrouy et al. (1990) vonden bij rietzwenkgras geen effect van maai-interval op de wortellengte wanneer elke drie ten opzichte van zes weken werd gemaaid.

Naast verschillen tussen soorten zijn ook tegenovergestelde reacties op maaifrequentie bij verschillende genotypes van eenzelfde soort gemeten (Dawson, 2000).



Figuur 3-6: Bovengrondse biomassa (mg/cm²) en wortelbiomassa (mg/cm³) bij vijf grassoorten. De planten zijn na zaai gedurende één jaar wekelijks gemaaid (WC), gemaaid om de 8 weken (IC) en niet gemaaid (UC). Uit: Dawson (2000)

- Ac: *Agrostis capillaris* (gewoon struisgras)
- Fo: *Festuca ovina* (schapengras)
- Fr: *Festuca rubra* (roodzwenkgras)
- Lp: *Lolium perenne* (Engels raaigras)
- Pt: *Poa trivialis* (ruw beemdgras)

Beweidingsstelsel en beworteling

In een vergelijkend onderzoek naar omweiden en standweiden werd bij standweiden een hogere wortelmasse gevonden in vergelijking tot omweiden (Tabel 3.5; Deinum, 1985). De verklaring hiervoor kan zijn dat bij optimale veebezetting ten opzichte van de grasgroei bij standweiden het gras op een gemiddelde bladlengte van 7-8 cm wordt gehouden. Naast het constante bladoppervlakte wordt door de constante beweiding het gras gestimuleerd meer spruiten te vormen. Hiermee wordt bij een lage gewaslengte een maximaal bladoppervlakte gecreëerd waardoor de fotosynthese van de grasmat optimaal verloopt. Er hoeft dan minder aanspraak te worden gemaakt op wortelreserves voor het opnieuw uitschieten van het gras, zoals bij omweiden het geval is. Hier komt nog bij dat gras bij stengel en aarvorming alle energie investeert in de zaadvorming (Parsons, 1981) wat ten koste gaat van het wortelstelsel (Troughton, 1978b). Bij standweiden krijgt gras ook minder kans om stengel en zaad te schieten waardoor ook minder aanspraak wordt gemaakt op wortelreserves.

Tabel 3.5: Wortelmasa bij twee beweidingssystemen (Deinum, 1985)

Jaar	Omweiden t ds / ha	Standweiden t ds / ha
1980	4,84 (85%)	7,08 (83%)
1981	6,20 (81%)	8,55 (85%)

(..) percentage wortelmasa in de laag 0-10 cm

Wanneer de veebezetting te hoog is kan standweiden de groei van de wortels juist tegenwerken. Het bladoppervlak is dan niet groot genoeg om zonder wortelreserves uit te schieten. Hiermee kunnen wortelreserves worden uitgeput. In Belgisch onderzoek werd een vergelijkbaar of lagere wortelbiomassa gevonden bij standweiden in vergelijking met omweiden afhankelijk van de intensiteit van begrazen (Deinum, 1985).

Voor het benoemen van een maatregel voor toename van wortelgroei zou eerst het optimum gevonden moeten worden tussen beweidingstelsysteem (~ maai-frequentie) en veebezetting (~ maai-hoogte).

Maaihoogte en -frequentie

Het onderzoek van Evans (1971) illustreert goed de beschreven mechanisme van hergroei van gras. Hij bestudeerde het effect van maaien op 2,5, 5 en 7,5 cm op de wortelgroei (dagelijkse lengtegroei van de primaire wortels) van Engels raaigras in monocultuur tijdens de volgende 16 dagen ten opzichte van niet maaien. Hoe korter er werd gemaaid hoe lager de wortelgroei en hoe langer het duurde voordat de groeisnelheid gelijk was aan het niet-gemaaid gras. Dit duurde 11 dagen bij 7,5 cm en 17 dagen bij 2,5 cm. Hiermee was bij 7,5 cm maaien na 11 dagen de wortelmasa hoger dan bij 2,5 cm maaien na 17 dagen.

Ook werd het effect op wortellengtegroei en -masa van om de dag maaien bij de verschillende maaihoogtes gemeten. De wortelgroei nam bij maaien op 7,5 cm duidelijk minder af dan de kortere snedes. In de loop van 14 dagen hadden de gemaaide potten de groeisnelheid van de controle nog niet bereikt. De wortels van het gemaaid gras had veel dunnere wortels dan de controle.

Figuur 3.6 geeft duidelijk weer dat vaker maaien in het algemeen een negatief effect heeft op de bovengrondse opbrengst en worteling. Bij Engels raaigras en ruw beemdgras is echter een optimum bij 8 weken maaien.

Bovenstaande onderzoeken laten zien dat kort en frequent maaien over het algemeen tijdelijk een lagere wortelgroei tot gevolg heeft. Er lijkt wel een optimum te zijn in de combinatie van maai-frequentie en maai-hoogte (~ veebezetting versus beweidingstelsysteem). Wanneer maaien tot een hogere spruit- en plantdichtheid in de zode leidt kan dit over een heel seizoen de wortelgroei positief beïnvloeden.

3.4.3 Leeftijd grasland, grondbewerking en vruchtwisseling

Bij oud grasland is de worteling over het algemeen oppervlakkiger dan bij jong grasland (pers. comm. J. Visscher, 2010). Van Eekeren et al. (2008) rapporteren dat het aantal wortels op 10 cm diepte drie jaar na inzaaien 77% hoger was dan onder 38 jaar oud grasland en op 20 cm 68% hoger. Dit zou deels te verklaren zijn wanneer ploegen de dichtheid in de bouwvoor verlaagt en wanneer de bodem in oud grasland langzaam verdicht (Houlbrooke, 1997).

Echter, Van Eekeren et al. (2008) vonden in de laag 0-10 cm bij oud grasland een significant lagere dichtheid (1,14 versus 1,41 g/cm³) waardoor een verschil in dichtheid geen verklaring lijkt te zijn.

Met ploegen wordt ook de in de bovenste 5 á 10 cm opgehoopte organische stof verdeeld over de ca 25 cm van de bouwvoor. Mogelijk heeft die diepere verdeling van de organische stof ook als effect dat de beworteling dieper gaat, zeker wanneer na het scheuren weinig bemest wordt en nutriënten uit de mineralisatie van de ondergeploegde zode en de bodemorganische stof moeten komen (zie 3.2.1; Kuzyakov, 2002).

Een maatregel voor betere beworteling van grasland kan zijn om grasland vaker te vernieuwen. Echter, graslandvernieuwing leidt tot een sterke verhoging van de nitraatgehalte in de bodem, hetgeen afhankelijk van tijdstip, bodemsoort, neerslag etc. tot uitspoeling kan leiden (Hoving en Velthof, 2006). Daarnaast heeft het een negatieve invloed op het bodemleven, waaronder de hoeveelheid regenwormen (Van Eekeren et al., 2008).

Onderzoek zou zich daarom meer moeten richten op het behoud en het bevorderen van een diepe en intensieve beworteling bij blijvend grasland dan om dat te bereiken door graslandvernieuwing.

3.5 Overige factoren

3.5.1 Vochtvoorziening

Sinds de jaren '60 is een aantal studies gedaan waarin het effect van verschillende vochttoestanden van de bodem op de wortelgroei van grassen werd onderzocht.

Bij een veldonderzoek van Appadurai en Holmes (1964) in zuidoost Engeland in een mengsel van Engels raaigras en witte klaver werd gevonden dat van de factoren maaihoogte, maairequentie en beregening, de laatstgenoemde factor het grootste effect had op de beworteling. De behandeling waar maar één maal per seizoen was beregend had de grootste ondergrondse biomassa en de diepste beworteling. Dit komt overeen met het feit dat bij frequente en oppervlakkige beregening de wortels boven in het profiel blijven, terwijl wanneer het hele bodemprofiel vochtig is de wortels gestimuleerd worden om dieper te groeien.

Een aantal studies kwam uit op een negatief effect van droogte op de beworteling.

Troughton (1978a) beschreef dat de aanmaak en groei van hoofdwortels vanuit de basis van Engels raaigrasplanten gehinderd wordt wanneer de bovenste bodemlaag droog is, en dat droogte de wortelgroei meer beperkte dan de spruitgroei. Dit laatste is door Gales (1979) bevestigd met een soortgelijk experiment. Dit effect is dus sterker voor de wortels die zich in de bovenste bodemlaag bevinden. In een vervolgonderzoek werd door Troughton (1980) een zeer snelle groei van deze wortels waargenomen nadat de bovenlaag na een droge periode vochtig was gemaakt. De snelheid van aanmaak van nieuwe wortels verschilde sterk tussen de gebruikte genotypen.

Gales (1979) geeft aan dat in de literatuur vooral een toename van de beworteling en wortel-spruitverhouding werd gevonden (bij planten in het algemeen) onder droge omstandigheden. Bij Engels raaigras was dat minder eenduidig. Een mogelijke verklaring die door de resultaten van Davidson (1969a) wordt aangeduid, is het effect van droogte op de beschikbaarheid van nutriënten, in het bijzonder van fosfaat. Wanneer P niet beperkend is en de plant ondanks droogte toch genoeg fosfaat opneemt kan de bovengrondse groei zich beter doorzetten dan de wortelgroei. Onder een situatie van P-tekort heeft droogte echter zoveel effect op de P-opname dat de bovengrondse groei achterblijft (Powell, 1977) en netto een verhoging van de wortel-spruitverhouding kan optreden (Gales, 1979).

De beschreven onderzoeken laten zien dat de vochtvoorziening een belangrijke factor is voor wortelgroei. Droogte, zeker in combinatie met P-tekort, werkt negatief op de wortelgroei. Wanneer er berekend moet worden is het beter voor de wortelontwikkeling om minder vaak en langer achter elkaar te beregenen.

3.5.2 Lichtintensiteit en temperatuur

Onderhoud van het wortelstelsel kost energie. Gras dat bijvoorbeeld in de schaduw groeit probeert meer bladoppervlak te vormen om meer zonlicht op te vangen. Dit gaat ten koste van wortelenergie.

Onderzoek in Nieuw-Zeeland wees uit dat bij beschaduwden van Engels raaigras de wortels langer en dunner worden (hogere SWL). De wortellengtegroei nam na beschaduwden tijdens de opvolgende 10 dagen af, maar nam vervolgens weer toe en bereikte rond dag 20 het niveau van vóór de start van het beschaduwden (Evans, 1971). De effecten waren sterker wanneer meer werd beschaduwd.

Naast lichtintensiteit zijn bodem- en luchttemperatuur belangrijk voor een goede gras- en wortelgroei. Opwarmen van de bodem in het voorjaar gaat sneller wanneer de grond minder water en meer humus en lucht bevat. Davidson (1969b) bestudeerde het effect van bodemtemperatuur op de wortel-spruitverhouding van verschillende grassoorten. Bij de temperatuur met de hoogste bovengrondse opbrengst (ca. 20°C voor soorten als Engels raaigras) was de wortel-spruitverhouding het laagst. Bij temperaturen daaronder en daarboven steeg de verhouding.

3.6 Samenvattend overzicht factoren en maatregelen die de beworteling beïnvloeden

Tabel 3.6 geeft een overzicht weer van de in dit hoofdstuk beschreven factoren en potentiële maatregelen, met bijbehorende beïnvloeding op de wortelgroei en (mogelijke) mechanisme.

Tabel 3.6: Factoren en potentiële maatregelen die de beworteling van grasland beïnvloeden

Categorie	Hoofdfactor	Deelfactor (en effect op beworteling)	Mechanisme	Potentiële maatregel of denkrichting voor maatregel
Bodem	Fysische toestand	– bodemverdichting (-) – diepte zwarte laag / organische stof (+)	– fysieke hinder; teveel vocht en luchttekort – lagere indringingsweerstand; gunstige bodemstructuur; nutriëntenlevering (priming effects); gunstige vochthuishouding	– voorkomen vertrapping en structuurschade
	Chemische toestand	– pH (zure grond: -) – P-toestand (- en +)	– beschikbaarheid Ca en Mg – zowel verhoging als verlaging van het wortelaandeel gevonden bij lagere P-toestand; effect sterk afhankelijk van interactie met andere groeifactoren (N, vocht)	– pH op peil houden
	Bodem- biologisch	– regenwormen (+)	– doorwortelbare gangen; nutriëntenlevering	– bevorderen van regenwormen (aantallen en activiteit)
Gewas	Maatregelen bij inzaai	– gerst meezaaien (+ ?) – zaadbehandeling (+) – zaaidichtheid (+?) – soorten mengsels (+)	– doorwortelbare gangen, voorkomen bodemverdichting – bemesting, wortelziektepreventie – concurrentie voor nutriënten en vocht – concurrentie voor nutriënten en vocht	– snelgroeiend / diepwortelend gewas als dekvrucht gebruiken – hogere zaaidichtheid (?) – grassoortenmengsels, gras-klaver/kruiden
	Rassen en veredeling	– rassen en soorten – veredeling	– genotypische verschillen – veredeling op beworteling mogelijk	– grasrassen en -soorten kiezen met een diepe en intensieve beworteling
Management	Bemesting	– Algemeen: (-) – N: (-) P: (-/+) K: (0) – humuszuren (+)	Algemeen: – tekort geeft een hoger wortel-spruit-verhouding maar lagere wortelbiomassa – effect op wortelgroei en -vertakking, worteldiameter en wortelharen – humuszuren: verhoogde wortellengte, betere P opname	– algemeen: N-niveau verlagen – uitstel van N-gift na maaien – N-gift toediening onder het maaiveld – toediening humuszuren in de bodem vóór het zaaien
	Maaien en beweiden	– maaihoogte (-/+) – maairequentie (-/+) – beweidsysteem (omweiden versus standweiden)	– fysiek: verdichting bodem door machines en vertrapping door vee – fysiologisch: fotosyntheseactiviteit, verdeling van suikers – effect op spruitdichtheid – interactie met bemesting, grassoort – evenwicht tussen fotosynthese, bovengrondse groei, wortelgroei, aanspraak op reserves, nutriënt- en vochtopname bepaalt effect. – korte termijn effect van maaien is negatief, maar wanneer de spruitdichtheid toeneemt neemt de beworteling van de zode toe	– hoger maaien (~ lagere veebezetting) – minder frequent maaien (~ minder frequent beweiden)
	Leeftijd grasland	– leeftijd grasland (-) – grondbewerking (-/+) (scheuren en herinzaai)	– verdichting? Verdeling organische stof? – verdichting (-) / beluchting (+); verdeling organische stof (-/+); bodemleven (-)	– grasland vernieuwen (?)
Overige factoren		– vochtvoorziening (-/+) – lichtintensiteit (-/+) – bodemtemperatuur	– effect sterk afhankelijk van interactie met nutriëntenbeschikbaarheid. – verschillen tussen grassoorten. – fotosyntheseactiviteit, dunnere wortels – wortel-spruitverhouding het hoogst buiten het temperatuuroptimum voor bovengrondse groei.	– beregenen: minder vaak maar langer achter elkaar. – voorkomen droogtestress

Table 3.6: Influence of environmental factors and potential management measures on rooting of grassland

Category	Main factor	Sub factor (and effect on rooting)	Mechanism	Potential management measure
Soil	Physical condition	<ul style="list-style-type: none"> – Soil compaction (–) – Depth of the upper dark layer / organic matter content (+) 	<ul style="list-style-type: none"> – Higher penetration resistance; water logging and aeration problems – Lower penetration resistance; favourable soil structure; nutrient delivery (priming effects); favourable soil hydrology 	<ul style="list-style-type: none"> – Prevent trampling by cattle and other damage to soil structure
	Chemical condition	<ul style="list-style-type: none"> – pH (low soil pH (–)) – P level (– and +) 	<ul style="list-style-type: none"> – Effect on Ca and Mg availability – Lower P levels may lead to either increased or decreased root biomass, the effect depending strongly on interactions with other growth factors (N, water content) 	<ul style="list-style-type: none"> – Maintain optimum soil pH
	Soil biology	<ul style="list-style-type: none"> – Earthworms (+) 	<ul style="list-style-type: none"> – Root growth into earthworms burrows; increased nutrient supply 	<ul style="list-style-type: none"> – Promote earthworm numbers and activity (management measures to be developed)
Crop	Measures at sowing	<ul style="list-style-type: none"> – Include barley (+?) – Seed treatment (+) – Sowing density (+?) – Species mixtures (+) 	<ul style="list-style-type: none"> – Root growth into (old) barley root channels; barley increases macroporosity and prevents soil compaction – Adding fertilizer; prevention of root diseases – Competition for nutrients and water – Competition for nutrients and water 	<ul style="list-style-type: none"> – Use a fast-growing/deep-rooting crop (such as barley) during establishment of grassland – Higher sowing density (?) – Use grass species mixtures, or grass-clover/herbs mixtures
	Varieties and plant breeding	<ul style="list-style-type: none"> – Varieties and species – Plant breeding 	<ul style="list-style-type: none"> – Genotypic differences – Breeding for root characteristics is possible 	<ul style="list-style-type: none"> – Select grass species and varieties with deep and dense root systems
Management	Soil fertilization	<ul style="list-style-type: none"> – General: (–) – N: (–) P: (–/+) K: (0) – Humic acids (+) 	<p>General:</p> <ul style="list-style-type: none"> – Nutrient deficiencies lead to a higher root:shoot ratio, but a lower root biomass – Effect on root growth, root branching, root diameter and root hairs – Humic acids: increased root length density and P uptake 	<ul style="list-style-type: none"> – General: Lower N-levels – Delay N fertilization until after mowing – Apply N belowground rather than to the surface – Incorporation of humic acids in the soil prior to seeding
	Mowing and grazing regime	<ul style="list-style-type: none"> – Mowing height (–/+) – Mowing frequency (–/+) – Grazing system (rotational versus continuous grazing) 	<ul style="list-style-type: none"> – Soil structure: compaction through mowing equipment and trampling – Plant physiology: photosynthesis rate, assimilate distribution – Effect on seedling density – Interaction with fertilizer effects, grass species – Effect depends on the balance between photosynthesis, shoot and root growth, nutrient and water uptake, and the use of reserves – Short-term effect of mowing is negative, but root density in the sod increases with seedling density 	<ul style="list-style-type: none"> – Increase mowing height (~ lower stocking rate) – Reduce mowing frequency (~ reduce grazing frequency)
	Grassland age	<ul style="list-style-type: none"> – Grassland age (–) – Soil tillage (–/+) (breaking up the sod and re-seeding) 	<ul style="list-style-type: none"> – Soil compaction? Soil organic matter distribution? – Compaction (–) / aeration (+); organic matter distribution (–/+); soil biota (–) 	<ul style="list-style-type: none"> – Renew grassland (?)
Other factors		<ul style="list-style-type: none"> – Soil moisture supply (–/+) – Light intensity (–/+) – Soil temperature 	<ul style="list-style-type: none"> – Effect strongly depends on interaction with nutrient availability – Different responses between grass species – Photosynthesis rate, thinner roots – The root:shoot ratio is highest outside the optimum temperature range for shoot growth 	<ul style="list-style-type: none"> – Irrigation: less frequent, but longer run times – Prevent drought stress

4 *Algemene conclusie*

Deze literatuurstudie geeft het resultaat weer van een brede verkenning van de wetenschappelijke literatuur op het gebied van (grasland)beworteling en nutriëntenopname en de verschillende factoren en maatregelen die graslandbeworteling beïnvloeden.

Ondanks dat gras van nature een relatief zeer uitgebreid wortelstelsel heeft, blijkt uit de literatuur dat ook bij grassen een diepere beworteling en verhoogde wortelintensiteit bijdraagt aan een betere nutriëntenbenutting.

De wortelgroei en -morfologie van grasland zijn zeer gevoelig voor omgeving- en managementfactoren. Interacties tussen die factoren en verschillen in reactie tussen grassoorten en -rassen maken dat in de literatuur niet altijd eenduidige verbanden zijn gevonden. Binnen de kaders die de bodem fysiek aan de beworteling stelt lijkt het mogelijk om grasland dieper en intensiever te laten bewortelen als gevolg van management. Maatregelen bij de inzaai, aangepaste bemesting, maai- en beweidingstrategieën zijn de belangrijkste instrumenten hiervoor. Echter, of deze maatregelen in de praktijk werken en ook inpasbaar zijn in de bedrijfsvoering is moet nog onderzocht worden. In de tweede fase van het project wordt op grond van de bevindingen van deze literatuurstudie een aantal maatregelen in pot- en veldexperimenten getest.

Referenties

- Andrews R.E., Newman E.I. (1970) Root intensity and competition for nutrients. *Oecol. Plant.* 5, 319-334.
- Anonymus (2010). Het hoogste voersaldo per koe / Thermoseed in biologische graanteelt. In: *Ekoland*, januari 2010.
- Appadurai R.P., Holmes W. (1964) The influence of stage of growth, closeness of defoliation, and moisture on growth and productivity of a ryegrass-white clover sward. 1. Effect on herbage yield. *J. Agric. Sci.* 62: 327-332.
- Arredondo J.T., Johnson D.A. (1999) Root architecture and biomass allocation of three range grasses in response to nonuniform supply of nutrients and shoot defoliation. *New. Phytol.* 143: 373-385.
- Atkinson D., Black K.E., Dawson A., Dunsiger Z., Watson C.A. Wilson S.A. (2005) Prospects, advantages and limitations of future crop production systems dependent upon the management of soil processes. *Annals of Applied Biology* (2005), 146:203–215.
- Barber S.A. (1995) *Soil nutrient bioavailability: a mechanistic approach*. John Wiley & Sons Inc.: New York. (In Lynch, 2007)
- Bazot S., Mikola J., Nguyen C., Robin C. (2005) Defoliation-induced changes in carbon allocation and root soluble carbon concentration in field-grown *Lolium perenne* plants: do they affect carbon availability, microbes and animal trophic groups in soil? *Functional Ecology* 19:886-896.
- Berendse (1981) Competition between plant populations with different rooting depths. II. Pot experiments. *Oecologia* 48: 334-341.
- Beyrouy C.A., West C.P., Gbur E.E. (1990) Root development of bermudagrass and tall fescue as affected by cutting interval and growth regulators. *Plant and Soil*, 127: 23-30.
- Bingham S., Lee E., Rex Lee J. en the Rock Point Range Management Project (1984). *Living from livestock: Range management and ranch planning for Navajo Country*.
- Bokhorst J. (2009) *Persoonlijke communicatie*.
- Bolan N.S. (1991) A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil* 134, 189-207.
- Bonos S.A., Rush D., Hignight K., Meyer W.A. (2004) Selection for deep root production in tall fescue and perennial Ryegrass. *Crop Science* 44:1770-1775.
- Bowman D.C., Devitt D.A., Engelke M.C., Ruffy T.W. (1998) Root architecture affects nitrate leaching from bentgrass turf. *Crop Sci.* 38: 1633-1639.
- Canadell J., Jackson R.B, Ehleringer J.R. (1996) Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* 108: 583-595.
- CBS (2009) <http://statline.cbs.nl/> geraadpleegd: 17 december 2009.
- Cooper R.J., Chunhua Liu, Fisher D.S (1998) Influence of Humic Substances on Rooting and Nutrient Content of Creeping Bentgrass. *Crop Science* 38: 1639-1644.
- Cornforth I.S. (1968) Relationships between soil volume used by roots and nutrient accessibility. *J. Soil Sci.* vol.19 nr 2: 291:301
- Crush J.R., Waller J.E. and Care D.A. (2005) Root distribution and nitrate interception in eleven temperate forage grasses. *Grass and Forage Science*, 60, 385–392.
- Crush J.R., Easton H.S. and Waller J.E. (2006) Genetic variation in perennial ryegrass for root profile characteristics. In: Mercer C.F. (ed.) *New Zealand Grassland Association Research and Practice Series No. 12*, pp. 63–65. Dunedin, New Zealand: New Zealand Grassland Association.

- Crush J.R., Easton H.S., Waller J.E., Hume D.E., Faville M.J (2007) Genotypic variation in patterns of root distribution, nitrate interception and response to moisture stress of a perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) mapping population. *Grass and Forage Science*, 62, 265–273.
- Curl M. & R.T. Wilkins (1983) The comparative effects of defoliation, treading and excreta on a *Lolium perenne*-*Trifolium repens* pasture grazed by sheep. *Journal of Agricultural Science* 100, 451-460.
- Davidson R.L. (1969a) Effects of soil nutrients and moisture on root/shoot ratios in *Lolium perenne* L and *Trifolium repens* L. *Annals of Botany* 33:571-577.
- Davidson R.L. (1969b) Effect of root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some pasture grasses and clover. *Annals of Botany* 33:561-569.
- Dawson L.A., Grayston S.J, Paterson E. (2000) Effects of grazing on the roots and rhizosphere of grasses. Chapter 4 In: Lemaire G, Hodgson J, de Moraes A, de Carvalho FP, Nabinger C, eds. *Grassland ecophysiology and grazing ecology*. Wallingford, UK: CABI Publishing, 61-84.
- Dawson L.A., Thornton B., Pratt S.M., Paterson E. (2003) Morphological and topological responses of roots to defoliation and nitrogen supply in *Lolium perenne* and *Festuca ovina*. *New Phytologist* 161:811-818.
- Deinum B. (1985) Root mass of grass swards in different grazing systems. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 33, 377-384.
- Douglas J.T., Koppi A.J., Moran C.J. (1991) Changes in soil structure induced by wheel traffic and growth of perennial grass. *Soil and Tillage Research*, 23: 61-72.
- Drew M.C. (1975) Comparison of the effects of a localised supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of the seminal root system and the shoot in barley. *New Phytol.* 75, 479-490.
- Dunbabin V., Diggle A. and Rengel Z. (2003) Is there an optimal root architecture for nitrate capture in leaching environments? *Plant, Cell and Environment*, 26, 835–844.
- Ennik G.C., M. Gillet & L. Sibma (1980) Effect of high nitrogen supply on sward deterioration and root mass. The role of nitrogen in intensive grassland production. Prins W.H. & G.H. Arnol (ed.). Pudoc, Wageningen. pp 67-76.
- Ennik G.C. (1981) *Grasgroei en beworteling*. CABO-verslag nr. 38, Centrum voor Agro Biologisch Onderzoek, Wageningen.
- Ennik G.C., Hofman T.B. (1983) Variation in the root mass of ryegrass types and its ecological consequences. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 31: 325-334.
- Evans P.S. (1971) Root growth of *Lolium-perenne* L. 2. Effects of defoliation and shading. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 14: 552-562.
- Evans P.S. (1972) Root growth of *Lolium-perenne* L. 3. Investigation of mechanism of defoliation-induced suppression of elongation. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 15: 347-.
- Evans P.S. (1977) Comparative root morphology of some pasture grasses and clovers. *N.Z. Journal Agricultural Research* 20, 331-335.
- Evans P.S. (1978) Plant root distribution and water use patterns of some pasture and crop species. *N.Z. Journal of Agricultural Research* 21, 261-265.
- Fairley R.I. (1985) Grass root production in restored soil following opencast mining. In: Fitter A.H., Atkinson D., Read D.J., Usher M.B. (1985) *Ecological Interactions in Soil*. British Ecological Society, special publication 4: 81-85.
- Fitter A.H. (1976) Effects of nutrient supply and competition from other species on root-growth of *Lolium-perenne* in soil. *Plant and Soil* 45: 177-189.
- Fitter A.H. (1985) Functional significance of root morphology and root system architecture. In: Fitter A.H., Atkinson D., Read D.J., Usher M.B. (1985) *Ecological Interactions in Soil*. British Ecological Society, special publication 4: 81-85.

- Föhse D., Claassen N., Jungk A. (1988) Phosphorus efficiency of plants I. External and internal P requirement and P uptake efficiency of different plant species. *Plant and Soil* 110, 101-109.
- Föhse D., Claassen N., Jungk A. (1991) Phosphorus efficiency of plants II. Significance of root radius, root hairs and cation-anion balance for phosphorus influx in seven plant species. *Plant and Soil* 132, 261-272.
- Forde B., Lorenzo H. (2001) The nutritional control of root development. *Plant and Soil* 232: 51-68.
- Fransen B., de Kroon H., Berendse F. (1998) Root morphological plasticity and nutrient acquisition of perennial grass species from habitats of different availability. *Oecologia* 115: 351-358.
- Garwood E.A., Sinclair J. (1979) water-use and root distribution of grass species. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 29:834-834.
- Garwood E.A., Tyson K.C. and Sinclair J. (1979) use of water by 6 grass species. 1. Dry-matter yields and response to irrigation *Journal of Agricultural Science* [0021-8596] / vol:93 iss:AUG pg:13 -24
- Gersani M., Brown JS, O'Brien E, Maina GG, Abramsky Z. (2001). Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology* 89: 660-669.
- Gibbs R.J., Reid J.B. (1992) comparison between net and gross root production by winter-wheat and by perennial ryegrass. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* 20: 483-487.
- Gillingham, A.G., Tillman, R.W., Gregg, P.E.H., Syers, J.K. (1980) Uptake zones for phosphorus in spring by pasture on different strata within a hill paddock. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 23,67-74.
- Goedewagen M.A.J. (1954) De oecologie van het wortelstelsel der gewassen. In: *De plantenwortel in de landbouw. Voordrachten in het kader van het Nederlands Genootschap voor Landbouwwetenschap.*
- Goodman P.J., Collison M. (1981) Uptake of ³²P labelled phosphate by clover and grass growing in mixed swards with different nitrogen treatments. *Annals of Applied Biology* 98,499-506.
- Goodman P.J., Collison M. (1982) varietal differences in uptake of ³²P labelled phosphate in clover plus ryegrass swards and monocultures. *Annals of Applied Biology* 100, 559-565.
- He Z.L., Baligar V.C., Martens D.C., Ritchey K.D., Elrashidi M.A. (1999) Relationship of ryegrass growth to extractable phosphorus in acidic soil amended with phosphate rock, coal combustion by-products, limestone and cellulose. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 30 (3&4): 457-470.
- Hodge A. (2003) Plant nitrogen capture from organic matter as affected by spatial dispersion, interspecific competition and mycorrhizal colonization. *New Phytologist* 157: 303-314.
- Hodge A, Robinson D, Griffiths BS, Fitter AH. (1999) Why plants bother: root proliferation results in increased nitrogen capture from an organic patch when two grasses compete. *Plant, Cell Environment* 22: 811- 820.
- Hodge A, Stewart J, Robinson D, Griffiths BS, Fitter AH. (1998) Root proliferation, soil fauna and plant nitrogen capture from nutrient-rich patches in soil. *New Phytologist* 139: 479-494.
- Hodge A, Stewart J, Robinson D, Griffiths BS, Fitter AH. (2000) Competition between roots and soil micro-organisms for nutrients from nitrogen-rich patches of varying complexity. *Journal of Ecology* 88: 150-164.
- Hogekamp, W. (2008) Graszaad met jasje van voedingsstoffen. In: *Boerderij* 93 nr 22 (26 februari 2008).
- Hoogerkamp M., Rogaar H., Eysackers H.J.P. (1983) Effects of earthworms on grassland on recently reclaimed polder soils in the Netherlands. In: *Earthworm ecology: from Darwin to vermiculture.* Satchell, J.E (ed.). Chapman and Hall. London: pp 85-105.
- Houlbrooke D.J., Thom E.R., Chapman R., McLay C.D.A. (1997) A study of the effects of soil bulk density on root and shoot growth of different ryegrass lines. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 40: 429-435.
- Hoving I., Velthof G. (2006) Landbouw- en milieukundige effecten van graslandvernieuwing op zand- en kleigrond. ASG / Alterra. Praktijkrapport Rundvee 83.

- Hutchings M.J., John E.A. (2004) The effects of environmental heterogeneity on root growth and root/shoot partitioning. *Annals of Botany* 94: 1-8.
- Jackson R.B., Canadell J., Ehleringer J.R., Mooney H.A., Sala O.E., Schulze E.D. (1996) A global analysis of root distribution for terrestrial biomes. *Oecologia* 108: 389-411.
- Jarvis S.C., Macduff J.H. (1989) Nitrate nutrition of grasses from steady-state supplies in flowing solution culture following nitrate deprivation and/or defoliation: I. Recovery of uptake and growth and their interactions. *Journal of Experimental Botany* 40, 965-976.
- King J., Gay A., Sylvester-Bradley R., Bingham I., Foulkes J., Gregory P. and Robinson D. (2003) Modelling cereal root systems for water and nitrogen capture: towards an economic optimum. *Annals of Botany*, 91, 383–390.
- Kreuzer K., Bonkowski M., Langel R., Scheu S. (2004) Decomposer animals (Lumbricidae, Collembola) and organic matter distribution affect the performance of *Lolium perenne* (Poaceae) and *Trifolium repens* (Fabaceae). *Soil Biology & Biochemistry* 36: 2005-2011.
- Kristensen HL, Thorup-Kristensen K (2004) Root growth and nitrate uptake of three different catch crops in deep soil layers. *Soil Sci Soc Am J* 68:529–537
- Kutschera L., Lichtenegger E. (1982) *Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. Band 1 Monocotyledoneae*. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag.
- Kutschera L., Lichtenegger E., Sobotik M. (2009) *Wurzelatlas der Kulturpflanzen gemässiger Gebiete mit Arten des Feldgemüsebaues. 7. Band*. Frankfurt am Main, DLG-Verlag.
- Kuzyakov Y. (2002) Factors affecting rhizosphere priming effects. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 165: 382-396.
- Laine P., Ourry A., Boucaud J., Salette J. (1998) Effects of a localized supply of nitrate on NO₃- uptake rate and growth of roots in *Lolium multifolium* Lam. *Plant and Soil* 202:61-67.
- Lewis D.G., Quirk J.P. (1967) Phosphate diffusion in soil and uptake by plants. III. P³¹-movement and uptake by plants as indicated by P³²-autoradiography. *Plant and Soil* 27: 445-453.
- Lodge G.M., Murphy S.R. (2006) Root depth of native and sown perennial grass-based pastures, North-West Slopes, New South Wales. 1. Estimates from cores and effects of grazing treatments. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 2006, 46, 337–345.
- Lynch J.P (2007) Roots of the Second Green Revolution. *Australian J. of Botany* 55: 493-512.
- Macdonald L.M., Paterson E., Dawson L.A., McDonald A.J.S. (2006) Defoliation and fertiliser influences on the soil microbial community with two contrasting *Lolium perenne* cultivars. *Soil Biology and Chemistry* 38 (2006) 674-682.
- Mackie-Dawson L.A. (1999) Nitrogen uptake and root morphological responses of defoliated *Lolium perenne* (L.) to a heterogeneous nitrogen supply. *Plant and Soil* 209: 111-118.
- Macklon A.E.S., Mackie-Dawson L.A., Sim A., Shand C.A., Lilly A. (1994) Soil P resources, plant growth and rooting characteristics in nutrient poor upland grasslands. *Plant and Soil* 163: 257-266.
- Maina GG, Brown JS, Gersani M. (2002) Intra-plant versus inter-plant root competition in beans: avoidance, resource matching or tragedy of the commons. *Plant Ecology* 160: 235±247.
- Mommer L., van Ruijven J, de Caluwe H., Smit-Tiekstra A.E., Wagemaker C.A.M., Ouborg N.J., Bogemann G.M. van der Weerden G.M., Berendse F., de Kroon H. (2010) Unveiling below-ground species abundance in a biodiversity experiment: a test of vertical niche differentiation among grassland species. *J. of Ecology* 98: 1117-1127.
- Murphy J.A., Zaurov D.E. (1994) Shoot and root-growth response of perennial ryegrass to fertilizer placement depth. *Agronomy Journal* 86:828-832.
- Mytton L.R., A. Cresswell P. Colbourn (1993) Improvement in soil structure associated with white clover. *Grass and Forage Science*, Volume 48, 84-90.

- Newman E.I., Andrews R.E. (1973) Uptake of phosphorus and potassium in relation to root growth and root density. *Plant and Soil* 38: 49-69.
- Noordwijk M. (1986) Beworteling en efficiënt gebruik van voedingstoffen. In E.T. Lammerts van Bueren en T. Vierhout (ed.). *Alternatieve Landbouw. Verslag van een studiedag gehouden op 4 december 1986.*
- Nye P.H., Tinker P.B. (1977) *Solute movement in de Soil-Root System.* Blackwell, Oxford.
- Curry A., Bigot J., Boucaud J. (1989) Protein mobilization from stubble and roots, and proteolytic activities during post-clipping re-growth of perennial ryegrass. *Journal of Plant Physiology* 134:298-303.
- Pant H.K., Adjei M.B., Scholberg J.M.S., Chambliss C.G., Rechcigl J.E. (2004) Forage production and phosphorus phytoremediation in manure-impacted soils. *Agronomy Journal* 96:1780-1786.
- Parsons A.J., Robson M.J. (1981) Seasonal-changes in the physiology of S24-perennial ryegrass (*Lolium-perenne* L) .3. partition of assimilates between root and shoot during the transition from vegetative to reproductive growth. *Annals of Botany* 48:733-744.
- Powell C.L. (1977) Effect of phosphate fertilizer and plant density on phosphate inflow into ryegrass roots in soil. *Plant and Soil* 47:383-393.
- Remison S.U., Snaydon R.W. (1980) Effects of defoliation and fertilizers on root competition between *Dactylis-glomerata* and *Lolium-perenne*. *Grass and Forage Science* 35:81-93.
- Robinson D., Linehan D., Gordon D.C. (1994) Capture of nitrate from soil by wheat in relation to root length, nitrogen inflow and availability. *New Phytol.*: 128, 297-305.
- Savory A. (1988) *Holistic Resource management.* Island Press, Washington.
- Scheu S. (2003) Effects of earthworms on plant growth: patterns and perspectives. *Pedobiologia* 47, 846–856, 2003.
- Schuurmans J.J. (1954) De bewortelingsproblemen op grasland. In: *De plantenwortel in de landbouw. Voordrachten in het kader van het Nederlands Genootschap voor Landbouwwetenschap.*
- Sheldrick R.D., Lavender R.H., Martyn T.M. (1994) Effects of delay in reapplication of nitrogen fertiliser following cutting silage from a ryegrass sward. *Grass and Forage Science* 49: 369-371.
- Steffens D. (1984) Wurzellstudien und Phosfaat-Aufnahme von Weidelgras und Rotklee unter Feldbedingungen. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenk.* 147: 85-97.
- Steingrobe B., Schmid H., Claassen N. (2001) Root production and root mortality of winter barley and its implication with regard to phosphate acquisition. *Plant and Soil* 237: 239-248
- Stewart A.M., Frank D.A. (2008) Short sampling intervals reveal very rapid root turnover in a temperate grassland. *Oecologia* 157:453-458.
- Sullivan J.T., Sprague V.G. (1949) The effect of temperature on the growth and composition of the stubble and roots of perennial ryegrass. *Plant Physiology* 24:706-719.
- Tisdall J.M., Oades J.M. (1979) Stabilisation of soil aggregates by root systems of ryegrass. *Australian Journal of Soil Research* 17, 429-441.
- Thornton B., Millard P., Galloway S. (1993) The effects of temperature and form of nitrogen supply on the relative contribution of root uptake and remobilization in supplying nitrogen for laminae regrowth of *Lolium-perenne* L. *Journal of Experimental Botany* 44:1601-1606.
- Troughton A. (1956) Studies on the growth of young grass plants with special reference to the relationship between the shoot and root systems. *Journal of the British Grassland Society* 11: 56-65.
- Troughton A. (1978a) The Effect of the Prevention of the Production of Additional Root Axes upon the Growth of Plants of *Lolium perenne*. *Annals of Botany* 42: 269-276.

- Troughton A. (1978b) Influence of reproductive development upon root-system of perennial ryegrass and some effects upon herbage production. *Journal of Agricultural Science* 91: 427-431.
- Troughton A. (1980) Production of root axes and leaf elongation in perennial ryegrass in relation to dryness of the upper soil layer. *Journal of Agricultural Science* 95: 533-538.
- Troughton A. (1981a) Length of life of grass roots. *Grass and Forage Science* 36: 117-120
- Troughton A. (1981b) Shoot-root relationships in mature grass plants. *Plant and Soil* 63: 101-105
- Thorup-Kristensen K (2001) Are differences in root growth of nitrogen catch crops important for their ability to reduce soil nitrate-N content, and how can this be measured? *Plant Soil* 230:185–195
- Turner S.M., Newman E.I., Campbell R. (1985) Microbial-population of ryegrass root surfaces - influence of nitrogen and phosphorus supply. *Soil Biology & Biochemistry* 17:711-715.
- Van der Krift T.A.J., Berendse F. (2002) Root life spans of four grass species from habitats differing in nutrient availability. *Functional Ecology* 16, 198-203.
- Van der Schoot J.R., Van Dijk W. (2002) Zaadbehandeling van snijmaïs met *Trichoderma*. PPO-projectrapport nr 110156.
- Van Eekeren N., De Boer H., Bloem J., Schouten T., Rutgers M., De Goede R., Brussaard L. (2009) Soil biological quality of grassland fertilized with adjusted cattle slurries in comparison with organic and inorganic fertilizers. *Biol Fertil Soils* 45: 595-608.
- Van Eekeren N., Bokhorst J. (2009) Beoordeling bodemkwaliteit zandgrond: een inventarisatie van bodemindicatoren voor de veehouderij. Zorg voor Zand rapport nr 7. Louis Bolk Instituut, Driebergen.
- Van Eekeren N., Bommelé L., Bloem J., Schouten A.J., Rutgers M., De Goede R., Reheul D., Brussaard L. (2008) Soil Biological quality after 36 years of ley-arable cropping, permanent grassland and permanent arable cropping. *Applied Soil Ecology* 40: 432-446.
- Van Eekeren N., Bos M., De Wit J., Keidel H., Bloem J. (2010) Effect of different grass species mixtures on soil quality in relation to root biomass and grass yield. *Applied Soil Ecology* 45: 275-283.
- Van Eekeren N., Heeres E., Smeding F. (2003) Leven onder de graszode: discussiestuk over het beoordelen en beïnvloeden van bodemleven in de biologische melkveehouderij. LV 52, Louis Bolk Instituut, Driebergen.
- Van Eekeren N., Murray P.J., Smeding F.W. (2007) Soil biota in grassland, its ecosystem services and the impact of management. In: De Vliegheer, A., Carlier, L. Permanent and Temporary Grassland: Plant, Environment and Economy. *Grassland Science in Europe*.
- Van Loo E.N., Dolstra O., Humphreys M.O., Wolters L., Luessink W., de Riek J. and Bark N. (2003) Lower nitrogen losses through marker assisted selection for nitrogen use efficiency and feeding value in ryegrass (Nimgrass). *Vortrage fur Pflanzenzuchtung*, 59, 270–279. (in Crush, 2007)
- Van Noordwijk M., De Willigen P. (1991) Root functions in agricultural systems. In: Persson H and McMichael BL (eds) *Plant Roots and their Environment*, pp 381–395. Elsevier, Amsterdam
- Van Vuuren M.M.I., Robinson D., Griffiths B.S. (1996) Nutrient inflow and root proliferation during the exploitation of a temporally and spatially discrete source of nitrogen in soil. *Plant and Soil* 178: 185-192.
- Verlinden, G., Coussens T., De Vliegheer† A., Baert G. and Haesaert G. (2010) Effect of humic substances on nutrient uptake by herbage and on production and nutritive value of herbage from sown grass pastures. *Grass and Forage Science* 65: 133-144.
- Vertes F., Le Corre L., Simon J.C., Rivière J.M. (1988) Effets du piétinement de printemps sur un peuplement de trèfle blanc pur ou en association. *Fourrages* 116, 347-366.
- Visscher J. (2010) Persoonlijke communicatie. Wageningen UR Livestock Research.

- Watson C.A., Ross J.M., Bagnaresi U., Minotta G.F., Roffi F., Atkinson D., Black K.E., Hooker J.E. (2000) Environment-induced modifications to root longevity in *Lolium perenne* and *Trifolium repens*. *Annals of Botany* 85:397-401.
- Wiesler F. and Horst W.J. (1994) Root growth and nitrate utilisation of maize cultivars under field conditions. *Plant and Soil*, 163, 267–277.
- Wijesinghe D.K., Hutchings M.J. (1999) The effects of environmental heterogeneity on the performance of *Glechoma hederacea*: the interactions between patch contrast and patch scale. *Journal of Ecology* 87: 860±872.
- Young D.J.B. (1958) A study of the influence of nitrogen on the root weight and nodulation of white clover in a mixed sward. *Grass and Forage Science* 13: 106-14

Appendix: lijst van grassoorten met botanische, Engelse en Nederlandse naam

Botanische naam	Engelse naam	Nederlandse naam
<i>Agrostis capillaris</i> L.	Common bent	Gewoon struisgras
<i>Agrostis tenuis</i>	Bentgrass	Struisgras
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	Vanilla grass	Gewoon reukgras
<i>Arrhenatherum elatius</i> L.	False Oat grass	Glanshaver / frans raaigras
<i>Cynosurus cristatus</i> L.	Crested dogstail	Kamgras
<i>Dactylis glomerata</i> L.	Cocksfoot	Kropaar
<i>Festuca arundinacea</i> Schreber	Tall Fescue	Rietzwenkgras
<i>Festuca ovina</i> L.	Sheep's fescue	Schapengras
<i>Festuca pratensis</i> Hudson	Meadow Fescue	Beemdlangbloem
<i>Festuca rubra</i> L.	Red Fescue	Roodzwenkgras
<i>Holcus lanatus</i> L.	Yorkshire Fog	Gestreepte Witbol
<i>Lolium multifolium</i> Lamk.	Italian Ryegrass	Italiaans raaigras
<i>Lolium perenne</i> L.	Perennial Ryegrass	Engels raaigras
<i>Nardus stricta</i>	Mat-grass	Borstelgras
<i>Phleum pratense</i> L.	Timothy-grass	Timoteegras
<i>Poa pratensis</i> L.	Smooth Meadow Grass	Veldbeemdgras
<i>Poa trivialis</i> L.	Rough Stalked Meadow Grass	Ruw beemdgras