



Statens
Planteavlsforsøg

Planteværnscentret
Administrationen
Lottenborgvej 2 – DK-2800 Lyngby

Beretning nr. S 1775

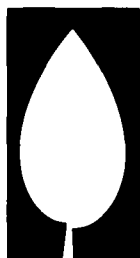
Planternes tørkeresistens, rodudvikling og vandforråd på sandjord

Drought resistance, root development
and soil water supply on sandy soil

Mathias N. Andersen
Statens Forsøgsstation
St. Jyndeved

Tidsskrift for Planteavls Specialserie

København 1985



Statens
Planteavlsforsøg

Beretning nr. S 1775

Planternes tørkeresistens, rodudvikling og vandforråd på sandjord

Drought resistance, root development
and soil water supply on sandy soil

Mathias N. Andersen
Statens Forsøgsstation
St. Jydevad

Tidsskrift for Planteavls Specialserie

København 1985

Indholdsfortegnelse

	side
Resumé	4
1. Indledning	6
2. Vækstforhold på sandjorde. - Rod- og skududvikling	6
2.1. Jordbundsforhold og rodudvikling	8
Sandjord	8
Rodvækst og -udvikling	9
Vandoptagelse	12
2.1.1. Jordkemiske faktorerers betydning for rodudviklingen	18
2.1.2. Jordfysiske faktorerers betydning for rodudviklingen	22
Tekstur	23
Jordens struktur	25
Mekanisk modstand	25
Jordens volumenvægt	30
Jordens vandindhold og luftskifte	31
Jordens temperatur	33
2.1.3. Konklusion	34
2.2. Klima og plantevækst	37
2.2.1. Virkninger af tørkestress	39
Cellevekst	40
Osmotisk tilpasning	41
Hormonal balance	43
Fotosyntese	44
Reproduktiv udvikling	45
2.2.2. Konklusion	47
3. Dybere rodudvikling	47
Metoder til rodbestemmelse	48
3.1. Jordbehandlings indflydelse	50
Forsøg med dybdeløsning og inkorporering af organisk mate- riale ved Jydeved forsøgsstation	57
Jordens volumetriske vandindhold	61

3.2. Sædskiftets indflydelse	63
Undersøgelse af roddebte hos vårbyg i sædskiftemarker ved Jydevad forsøgsstation	64
3.3. Vandings indflydelse	66
3.4. Konklusion	67
4. Tørkehærdning	69
4.1. Vandings-strategi	71
4.2. Næringsstof-forsyning	73
4.3. Konklusion	75
5. Erkendtlighed	76
6. Litteratur	77

Resumé

Beretningen er et litteraturstudie om kulturtekniske muligheder for at opretholde et højt udbyttelniveau på sandjord (JB 1 og JB 2), hvor tørke mindsker planteproduktionen. Mindskningen er et resultat af vækstfaktorer, der begrænser planternes tilgængelige vandreserve og udnyttelse af denne reserve. I det første afsnit analyseres, hvilke vækst- og plantefaktorer, der i samspil skaber disse begrænsninger.

Planternes effektive roddebte er betydelig mindre i sandjorde (40-70 cm) end i lerjorde (ofte 100-150 cm). Endvidere er det plantetilgængelige, volumetriske vandindhold mindre. Lille roddebte findes generelt, hvor jordens lerindhold er mindre end ca. 2%, og indholdet af ler + humus er mindre end 4-6%. En række undersøgelser peger på sandets mekaniske modstand mod rodnedtrængning som en primær årsag til grund rodvækst i sandjorde. Rødderne påvirkes af andre jordbundsfysiske og -kemiske vækstfaktorer, som udover røddernes vand- og næringsstoffoptagelsesfunktion kan indvirke på rodlængden og rodfordelingen i jordprofilen. Rod- og skudvækst er endvidere tæt koordineret, givetvis via en hormonal styring.

Manglende vandforsyning til de overjordiske plantedele påvirker den hormonale balance. Endvidere påvirkes en række vigtige produktionsprocesser. Disse virkninger udløses af udtørings- og stofskiftebelastninger som følge af tørkestress, men de detaljerede årsag - virknings - forhold er ofte ukendte.

For at øge roddybden hos afgrøder på sandjord og dermed sikre en bedre vandforsyning har der været udført en række dydbearbejdningsforsøg. På lagdelte jorde, hvor sandets kolloidindhold kunne øges, har dybpløjning ofte givet gode udbytteresultater. På sandjorde uden dybereliggende ler- eller humuslag er der som regel fundet mindre udbyttestigninger. Forsøg med inkorporering af ret store halm- eller sphagnummængder har givet udbyttestigninger på 2-4 hkg kerne. Dette kan ikke dække omkostningerne. Udbyttestigningerne i dydbearbejdningsforsøgene har været størst i tørre år, hvilket tyder på en dybere rodudvikling. Dette er dog oftest ikke undersøgt direkte. En dybere rodudvikling, efter dybdeløsning, kan måske fremmes af udtørring af de øvre jordlag. Mulighederne for at øge sandjordes volumetriske vandindhold ved de ovennævnte metoder er begrænsede.

En bedre vandudnyttelse hos afgrøder kan opnås ved tørkehærtningsbehandlinger. Disse må tage sigte på at fremme tørkeresistenstræk, som beskytter udbyttebestemmende, fysiologiske processer hos planterne. Erfaringerne fra markforsøg inden for dette område er endnu små. I udenlandske forsøg er tørkehærtningseffekter opnået hos flere arter ved at udsætte dem for tørkestress tidligt i vækstsæsonen. Næringsstofferne spiller en vigtig rolle for planternes vandudnyttelse. Specielt er kalium fremhævet p.g.a. dets rolle som osmotikum i planterne.

Nøgleord: Sandjorde, rodvækst, roddybde, vandoptagelse, dydbearbejdning, tørkeresistens, tørkehærtning, vandudnyttelse.

1. Indledning

Den foreliggende rapport er et litteraturudredningsarbejde om kulturtekniske foranstaltninger, der kan mindske virkningerne af tørke på sandjorde. Øgning af planternes roddybde og deres vandudnyttelse er to hovedområder, som er særlig analyseret. Med hensyn til det første område har det været muligt at gennemgå en stor del af foreliggende, relevant litteratur. På det andet område findes internationalt så meget stof, at en gennemgang kun kan blive summarisk.

I forbindelse med udredningsarbejdet har der været gennemført mindre orienterende markforsøg.

2. Vækstforhold på sandjorde. - Rod- og skududvikling

Sandjorde frembyder på en række dyrkningsmæssige områder særlige betingelser og krav. I takt med udviklingen indenfor landbrugets planteproduktion er især den ringe vandholdende evne hos disse jorde blevet et hovedproblem. Vanding er en mulighed men samtidig en økonomisk og miljømæssig belastning, der ikke tynger på andre jordtyper. Generelt set er den plantetilgængelige vandmængde i rodzonen (Madsen, 1979), sammen med nedbørsmængden i dyrkningssæsonen, således blevet den stærkest boniterende faktor for danske jorde.

At sandjorde trods alt kan dyrkes med økonomisk udbytte, her i landet, hænger sammen med en sædvanligvis ret god fordeling og mængde af nedbør i relation til den potentielle fordampning.

Vækstbetingelserne for landbrugsafgrøderne på sandjord fremkommer som en vekselvirkning mellem plantefaktorer og de omtalte vækstfaktorer. Et par vigtige eksempler på dette er, at planternes rodnedtrængning er hæmmet, hvilket er med til at mindske den tilgængelige vandmængde samt øge faren for tab af næringsstoffer. Endvidere er både indholdet af vand og mange næringsstoffer lille og svagt bundet i sandjorde, hvilket medfører, at mangel opstår ret hurtigt og pludseligt, se f. eks. Hansen et al (1976) og Madsen's (1979) simulering af en tørkeperiode. Dette har betydning for planternes evne til at modstå tørke.

Denne evne benævnes i den engelsk-sprogede litteratur: Tørkeresistens (drought resistance) (Begg & Turner, 1976; Mannetje et al., 1980; Jones et al., 1981) - en betegnelse, der også vil blive benyttet her. Medens tørkeresistens i naturlige plantesamfund betegner artens evne til at overleve tørkeperioder, er der i

landbruget først og fremmest knyttet et produktionskrav til begrebet (Mannetje et al., 1980, Passioura, 1983). Her vil tørkeresistens derfor blive defineret som (Quarrie, 1981; Blum et al, 1983):

En afgrødes evne til at opretholde et højt
udbytte-niveau i et miljø med tørke

Landbrugsplanter og -afgrøder har forskellige mekanismer til at opnå tørkeresistens. Disse mekanismer forekommer ligesom virkningerne af tørkestress på alle niveauer, fra afgrøde over enkeltplanter til planteceller og biokemiske processer i cellerne (Hsiao et al., 1976). I sidste ende er det imidlertid virkningen på afgrødeniveau, der har betydning. Principielt kan mekanismerne inddeles i tre kategorier: Flugt fra tørke (drought escape); undgåelse af tørke (drought avoidance) og tørke-tolerance (drought tolerance) (Turner, 1979; Jones et al., 1981). Eksempler fra de tre kategorier er henholdsvis tidlighed (hurtig modning), stor roddebyde og tykt vokslag på bladene, samt osmotisk regulering af saftspændingen.

Disse mekanismer har altid en genetisk baggrund, hvorimod de kan være mere eller mindre miljøpåvirkelige. Kulturtekniske metoder til forbedring af tørkeresistens må naturligvis tage udgangspunkt i miljøpåvirkelige træk. Ofte vil det dreje sig om at påvirke planternes ontogenetiske udvikling, hvis fysiologiske baggrund imidlertid er ret ukendt. I den forbindelse er det vigtigt at gøre sig klart, hvilken effekt en påvirkning vil have i det givne miljø, idet tørkeresistens er et samspil mellem plantefaktorer og tørkens karakter (Atsmon, 1979; Larsson, 1981 a+b; Garrity et al., 1983; Passioura, 1983). Umiddelbart må det således forekomme betydelig sværere at udarbejde en strategi for øget tørkeresistens i et humidt kystklima, hvor tørke kan indtræde på alle udviklingstrin end i fastlands- og monsunklimaer, hvor tørkeperioderne ofte er langt mere regelmæssige.

Passioura (1983) opstiller relationen:

$$\text{Udbytte} = \text{Vandforbrug} \times \text{Vandudnyttelses-effektivitet (WUE)} \times \text{Høst-index (HI)}$$

hvor WUE er kg tørstof produceret i overjordiske plantedele pr. kg fordampet vand (transpiration + evaporation) og HI er forholdet mellem tørstof i kerne og tørstof i overjordiske plantedele. I vegetative afgrøder som græs m.v. udelades HI således.

Ifølge Passioura (1983) er disse størrelser ofte tilnærmelsesvis uafhængige og relationen er derfor velegnet til at analysere effekten af behandlinger, der sigter mod at øge afgrøders tørkeresistens.

Vandforbruget vil bl.a. kunne øges ved en dybere rodudvikling hos afgrøderne. Dette har interesse på sandjord, hvor rodtybden er begrænset. Senere i dette afsnit omtales årsagerne til den begrænsede rodtybde, og i afsnit 3 ses på mulighederne for at øge rodtybden ved kulturtekniske foranstaltninger.

En forøgelse af vandforbruget knytter sig til begrebet, undgåelse af tørke. Sker dette ved en øget rodvækst, er det imidlertid fare for at WUE sænkes gennem en ændret fordeling af tilvæksten mellem skud og rod.

En lignende fare gør sig gældende ved forsøg på at påvirke WUE og HI, der knytter sig til begreberne, tørke - tolerance og flugt fra tørke. Inducering af xeromorfe (tørkeresistens) træk hos planter rummer en stor risiko for at reducere det potentielle udbytte under gode vandforhold (Passioura, 1983) - en reduktion, der også kendes fra tidlige sorter. I slutningen af dette afsnit omtales virkningerne af tørkestress på afgrøder og planter, og afsnit 4 omhandler mulighederne for at hærde planter mod disse virkninger.

2.1. Jordbundsforhold og rodudvikling

Sandjord

Det danske tekstur - klassifikations - system indeholder to jordbundsklasser, grovsandet jord (JB1) og finsandet jord (JB2), med et minimalt indhold af ler og silt (Mathiesen, 1976).

Det er især disse to jordbundsklasser, det følgende drejer sig om, og som altså her sammenfattes under betegnelsen sandjorde. Disse frembyder, som det senere skal vises, specielle betingelser for planternes rodvækst.

Geografisk er sandjordene især udbredt i Vest- og Nordjylland samt i Himmerland, Sønderjylland og Djursland. De største sammenhængende områder udgøres af hedesletterne og klitbæltet i vest, men mindre flader findes så at sige overalt (Rasmussen, 1979). Ifølge jordklassificeringen udgør sandjorde ca. 27% af Danmarks totale areal og ca. 34% af det jordtype-klassificerede areal (landbrugsareal) (Platou, S.W., personlig medd.).

Sandjordene er hovedsagelig udviklet på flyvesand, smeltevandssand, morænesand eller hævet, tidligere havbund. På grund af aflejrbetingelserne er de oftest lagvis velsorterede og næsten uden indhold af ler og silt.

Partikelstørrelsesfordelingen i de grove fraktioner kan imidlertid i hedeslettejord være meget varierende indenfor små afstande, såvel i horisontal som vertikal retning.

Jordbundsudviklingen på sandjordene går under vore humide klimaforhold i retning af podzoljorde (Petersen, 1976; Scheffer & Schachtschabel, 1979; Madsen, 1983). Fuldt udviklet er de karakteristiske ved en tydelig horisontinddeling, specielt et afbleget sandlag hvilende på udfældningslag med højt indhold af organisk stof og jern- og aluminiumoxider (al). Podzoljordes karaktertræk og dannelse er beskrevet af Petersen (1976). Han gør opmærksom på vegetationens betydning for podzoludviklingen, der i Danmark særlig har fundet sted under hede. Ved opdyrkning stoppes processen bl.a. på grund af kalktilførslen. Graden af podzoludvikling på sandjord kan således variere meget indenfor selv et mindre område (Madsen, 1979).

Rodvækst og -udvikling

Det har længe været kendt, at landbrugsplanterne har et mindre dybtgående rodsystem på sandjorde, end når de tilsvarende dyrkes på lerjorde (Olsen, 1957). Hos enårige afgrøder er rodtybden oftest begrænset til mellem 40 og 60 cm, hvilket fremgår af en række undersøgelser (Olsen, 1957; Olsen, 1958; Jensen, 1964; Øvig, 1975; Madsen, 1978, 1979 & 1983). Enkelte rødder, uden væsentlig betydning for vand- og næringsstofoptagelse, vil dog tit nå større dybder (Madsen, 1978 & 1979), hvilket bl.a. kan forklare at mange afgrøder optog ³²P-isotopen fra 70 cm dybde, fundet af Haahr et al (1965) ved St. Jyndeved.

Olsen (1958) fandt ved undersøgelser af forskellige jordtyper en klar sammenhæng mellem teksturen og planternes rodtybde. Ifølge undersøgelserne, "er et indhold af 2% organisk stof (muld) eller 6% ler tilstrækkeligt til at gøre sand rodledende på tilfredsstillende måde". Sammenhængen er senere bekræftet af Heick's (1972) laboratorieundersøgelser med kunstigt sammensatte jorde. Her fandtes, at lerindholdet skal være større end 2% og ler- + humusindhold større end 4-5% for at få en god rodudvikling. Madsen's (1978; 1979 og 1983) målinger af rodmængder i naturlige profiler er generelt i overensstemmelse med dette. Madsen (1979) nævner dog, at siltfraktionen muligvis spiller en vis rolle sammen med ler og humus.

Jordbundsudviklingen i form af podzolering påvirker ofte rodfordelingen i ofilen, hvilket må ses i forbindelse med ovenstående. Rent sand, specielt

blegsandslag (Jensen, 1964), virker rodhæmmende (Olsen, 1958; Jensen, 1964). Al-lag kan enten virke rodhæmmende (Olsen, 1958; Jensen, 1964) eller rodledende (Scheffer & Schachtschabel, 1979; Madsen, 1979; Madsen, 1983; Hansen & Madsen 1984) førstnævnte forhold betinget af sammenkitning, sidstnævnte p.g.a. højere humusindhold og evt. større porøsitet.

Podzolprofiler kan ifølge ovenstående have en atypisk rodfordeling med et lokalt maximum for rodintensitet i humusalen.

En typisk rodfordeling er bl.a. beskrevet af Gerwitz & Page (1974) i model-form. I modellen aftager rodmængden eksponentielt med dybden ifølge ligning 2.1:

$$\text{Ligning 2.1} \quad P = 100 (1 - e^{-fz})$$

hvor P er andelen (procent) af rødder indeholdt i jordlaget over dybden z cm, f er en parameter, hvorom det gælder, at for $z = 1/f$ er $P = 63\%$. Under ensartede jordbundsforhold karakteriserer f planteartens roddebyde (Hansen et al, 1976). Gerwitz og Page (1974) viste, at denne model tilfredsstillende beskrev rodfordelingen i 71 ud af 101 rodundersøgelser hos forskellige afgrøder.

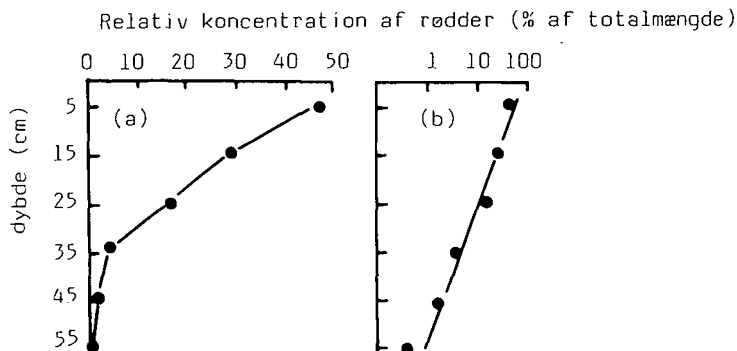


Fig. 2.1. (a) Rødder af løg (*Allium cepa*, L cv. 'Rijnsberger'), procent i forskellige dybder.

(b) Semi-logaritmisk plot af data. Gerwitz & Page (1974).

En mere detaljeret model for rodsystemets vækst hos græsarter i den vegetative vækstfase er udarbejdet af Hackett & Rose (1972) og Rose (1983) samt specielt for italiensk rajgræs af Hansen (1975) og Hansen et al. (1976). Begge modeller

giver rodfordelinger for det udviklede rodsystem, der svarer til fordelingen i fig. 2.1. (Gerwitz & Page, 1974). Hansen (1975) og Hansen et al. (1976) inddeler således profilen i lag af 10 cm tykkelse, og i disse lag er rodtilvæksten proportional med den tilstedeværende rodmængde ifølge modellen. Rodsystemets længdevækst er konstant i modellen, og længdevæksten korrigeres senere for jordens temperatur, tension og mekanisk modstand bestemt udfra forsøg med homogent pakkede jordsøjler. Forholdet mellem rod- og skudtilvækst sættes til 1:2.

Hackett & Rose (1972) og Rose (1983) anvender i deres model en opdeling af rodsystem i hovedrødder (seminale og nodale) og siderødder (1. orden, 2. orden osv.). I et homogent voksemedium initieres og vokser disse rodklasser med en ret konstant hastighed, der kan fastlægges ved målinger. Modellen opdeler således rødderne i klasser, hvilket kan være en fordel ved studier af rodsystemets morfologi og funktion, f. eks. kan rodoverfladearealet beregnes udfra rodklassernes længde og roddiameter.

Hertil kommer, at der findes en snæver sammenhæng mellem den ontogenetiske udvikling af skud og rod hos hvede (Klepper et al., 1984) og formentlig hos andre græsarter. Derved er det muligt at sammenknytte skud- og rodudvikling i en model på et fastere grundlag end Hansen et al.'s (1976) rent empiriske fordeling af tilvæksten. Som eksempel på betydning af dette nævner Klepper et al. (1984) belysningen af en mulig sammenhæng mellem henfald af sideskud og sideskuddenes sene udvikling.

Det er imidlertid tvivlsomt om en model vil kunne beskrive rodvækst og -udvikling i naturlige profiler som f. eks. podzoler p.g.a. de skiftende jordbunds- og klima-faktorer (Russel, 1977; Taylor & Klepper, 1978). Dette betyder dog ikke, at modeller er uden værdi, når det gælder om at beskrive røddernes reaktion på miljøet. Rodudviklingens afhængighed af de enkelte jordkemiske og -fysiske faktorer vil blive nærmere analyseret i de følgende afsnit. Her skal blot nævnes, at planters rodsystem som helhed har en udpræget tendens til kompensatorisk vækst, idet tilvæksten lokaliseres til områder med gode betingelser for rodvækst (Crosset et al., 1975; Russel, 1977).

Endelig er der, som tidligere antydte, en stærk koordinering mellem skuddets vækst og rodsystemets. Denne skyldes givetvis plante - hormoner, der udveksles mellem skud og rod, men mekanismerne i denne styring er stadig lidet kendte (Russel, 1977).

Et andet princip, som styrer fordelingen af næringsstoffer mellem skud og rod, er, at plantedelen nærmest ved en begrænsende vækstfaktor favoriseres. F. eks. falder rod/skud-forholdet, når lysintensiteten begrænser plantevæksten, medens forholdet vokser ved f. eks. fosformangel (Russel, 1977).

Vandoptagelse

Ligesom for næringsstofferne bestemmes afgrøderne vandforsyning af kapacitets-, potential- samt transport - parametre hos jorden i kombination med røddernes optagelsesevne. De to førstnævnte parametre angives ved jordens retentionskurve, der viser jordens evne til at afgive vand til planter i.e. tilgængeligt vand.

I fig. 2.2. er vist retentionskurver for sandjorde fra tre af statens forsøgsstationer (Hansen, 1976).

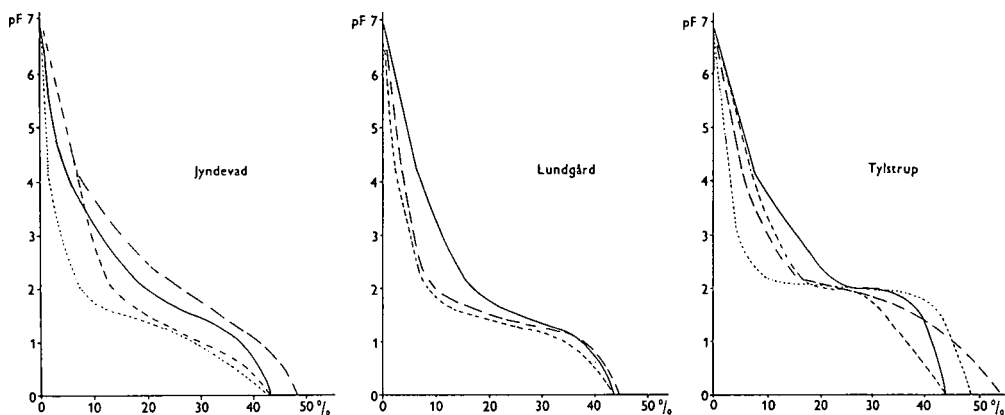


Fig. 2.2. Retentionskurver for 3 sandjorde bestemt på 5 fællesprøver pr. dybde (Hansen, 1976).

	Jydevad	Lundgård	Tylstrup
Dybde a —————	0-20 cm	0-25 cm	0-28 cm
Dybde b - - - - -	20-25 "	25-55 "	28-52 "
Dybde c	25-31 "	55-100 "	52-76 "
Dybde d	31-75		78-100 "

Vandindholdet mellem $pF = 2.0$ og $pF = 4.2$ betegnes sædvanligvis som plantetilgængeligt (Hansen, 1976; Madsen, 1983). Der kan yderligere foretages en opdeling i let- og sværttilgængeligt vand, hvor $pF = 3.0$ kan være en passende grænse. Når pF er mindre end eller lig med 3.0 vil en afgrøde kunne forsynes optimalt med vand ved en potentiel evapotranspiration på 3-4 mm pr. dag (Madsen, 1979).

For jordene ved Jyndevad og Lundgård (fig. 2.2.) vil det sige, at ca. 70% af vandet er lettilgængeligt. Tylstrupjorden har et betydeligt højere tilgængeligt vandindhold (absolut) p.g.a. en mere finkornet sandfraktion. Af fig. 2.2. ses endvidere, at fastlæggelsen af jordvandpotentialet svarende til markkapacitet ($pF = 2.0$) øver stor indflydelse på bestemmelsen af tilgængeligt vand i sandjorde.

Madsen (1979) mener udfra sine undersøgelser, at vandindholdet ved $pF = 1.7$ er i bedre overensstemmelse med vandindholdet ved markkapacitet i grovsandede underjorde. Hansen (1976) finder et tilgængeligt vandindhold på godt 6 volumenprocent for underjordene fra Jyndevad og Lundgård. Anvendelse af $pF = 1.7$ som markkapacitetsgrænse ville give et tillæg på et par volumenprocent.

Planternes mulighed for at optage vand er foruden tilgængeligheden bestemt af jordens transportevne; en egenskab der betegnes, den hydrauliske ledningsevne. Denne indgår i ligninger, der beskriver stationær og ikke-stationær strømning og sammenknytter strømhastighed med stedforskelle i potential eller vandindhold (Aslyng, 1976). Størrelsen af den hydrauliske ledningsevne afhænger af jordens vandindhold og dermed vandpotentialet jvf. retentionskurven. Ifølge Aslyng (1976) og Hansen et al. (1976) kan sammenhængen tilnærmet beskrives ved ligning 2.2.:

$$\text{ligning 2.2. } K(\theta) = a |\psi_s|^{-n}$$

hvor K er den hydrauliske ledningsevne, θ angiver at K er en funktion af vandindholdet i jorden, ψ_s er vandpotentialet (trykpotentialet) og a og n er empiriske konstanter. a er mindre og n større for sandjord end for lerjord (Aslyng, 1976; Hansen et al, 1976). Hansen et al (1976) benytter værdierne, $a = 0.0030$ og $n = 3.5$, til at simulere forholdene i en sandjord.

Planternes vandoptagelseshastighed er endelig påvirket af modstande mod optagelse og transport i roden. Disse modstande ansås tidligere for at være af underordnet betydning i sammenligning med modstanden i jorden (Gardner, 1964).

Nyere undersøgelser har imidlertid vist, at det kan forholde sig nærmest omvendt (Hansen, 1974a; Hansen, 1974b; Jakobsen, 1974; Passioura, 1983).

Modstand mod vandtransport i planten kan beregnes ud fra en række antagelser (Hansen, 1974b, Jakobsen, 1974). For det første antages transpirationshastigheden (T), i analogi med Ohms's love, at være proportional med vandpotentialforskellen mellem blade (Ψ_l) og jord (Ψ_s) jvf. ligning 2.3.:

$$\text{ligning 2.3. } |\Psi_l - \Psi_s| = (R_s + R_p) T$$

hvor proportionalitetsfaktoren er summen af modstandene mod transport af vand i jord radialt til rodoverfladen (R_s) og i plante (R_p). Summen kan beregnes efter måling af de tre førstnævnte størrelser, R_s kan beregnes separat ud fra kendskab til rodintensitet og antagelser om vandbevægelsesmønstret i jorden (Jakobsen, 1974) og R_p kan derefter findes ved subtraktion.

Fig. 2.3. viser en sådan opdeling af modstandene i jord/plante - systemet (Hansen, 1974a).

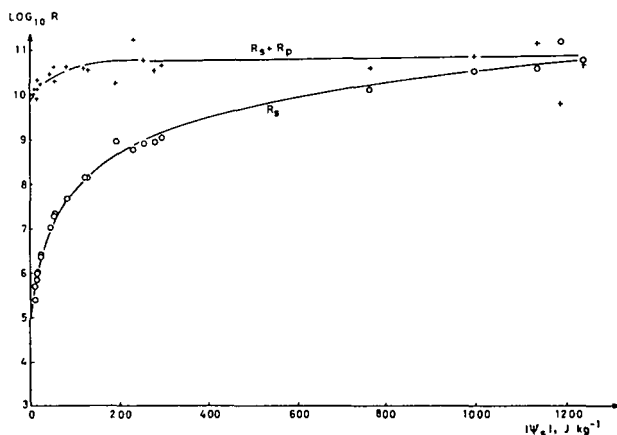


Fig. 2.3. Modstand i jord og plante, $R_s + R_p$, samt i jord alene, R_s , som funktion af jordvandets trykpotentiale, Ψ_s ; R måles i $J\ kg^{-2}s$. (Hansen, 1974a).

Resultaterne vist i fig. 2.3. er opnået i karforsøg med hvede, og et tilsvarende billede fandtes ved karforsøg med italiensk rajgræs (Hansen, 1974b). R_s blev først medbestemmende for $(R_s + R_p)$ ved stærk udtørring af jorden.

Fig. 2.4. viser de samme modstande hos en enkelt ung hvedeplante, som funktion af dennes rodlængde (Hansen, 1974a).

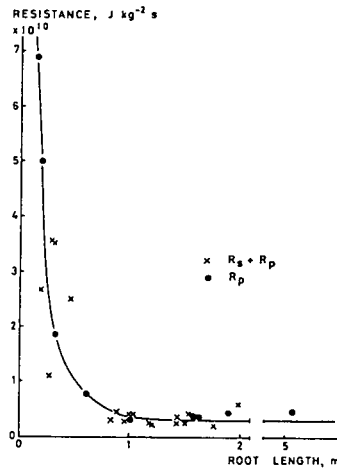


Fig. 2.4. Modstand mod vandoptagelse for ung hvedeplante, set som funktion af samlet rodlængde (Hansen, 1974a).

x målt i fugtig jord.

• målt i vandkultur.

$R_s + R_p$ = modstand i jord og plante.

R_p = modstand i plante alene.

Over en vis samlet rodlængde (her ca. 1 m), der bl.a. afhænger af fordampningskrav, nås en konstant mindste-modstand.

Hansen (1974a) viste endvidere, at størrelsen af denne mindstemodstand aftog med stigende transpirationshastighed. Hansen et al. (1976) mener, at denne sammenhæng kan stå i forbindelse med den samtidige strømning af ioner og vand. Det er imidlertid ikke givet, at sammenhængen mellem modstand og transpiration gælder for alle transpirationshastigheder. Forsøg under forskellige betingelser har givet forskellige resultater (Russel, 1977). Modstanden mod vandtransport i rødder findes især ved den radiale passage af vand gennem cortex frem til xylemet (Russel, 1977). Om transport gennem cortex foregår i apoplasten eller symplasten eller evt. begge veje er stadig et uafklaret spørgsmål (Jones et al., 1983).

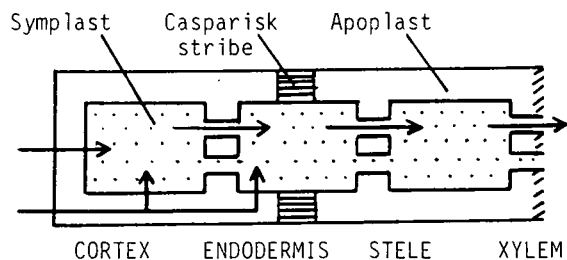


Fig. 2.5. Tværsnit af rod, skematisk.

Transportveje for vand vist med pile.

Den axiale transport i xylemet møder næppe større modstand i græsarternes nodale rødder eller i tokimbladede rødder med kapacitet for sekundær tykkelsesvækst (Russel, 1977; Passioura, 1983). Derimod må xylemmodstanden være betydelig i dybtgående, seminale rødder i enkimbladede planter (Richards & Passioura, 1981; Passioura, 1983).

Modstanden mod den radiale transport i rødder er formentlig påvirket af en række miljøfaktorer, f. eks. temperatur, ilttilførsel, næringsstofforsyning og som nævnt transpirationshastighed (Russel, 1977). Russel (1977) nævner, at miljøfaktorer også kan ændre fordelingen af vandoptagelsen langs rødderne. Denne viser som regel et maximum i et nogle centimeter langt område bag apex i unge rødder (Hansen, 1974a). Virkningen og virkemåden af disse eksterne og interne faktorer på røddernes effektivitet er imidlertid næsten ukendt (Russel, 1977; McGowan et al., 1984). McGowan et al. (1984) fandt således, at en hvedeafgrøde i 1976 udnyttede jordvandet dårligere end i 1975 og 1977 på trods af et større rodsystem og iøvrigt sammenlignelige tørkebetingelser. Planterne i afgrøden foretog i 1975 en osmotisk tilpasning, hvorved saftspænding blev opretholdt ved lave bladvandpotentialer. I 1976 svigtede denne mekanisme muligvis på grund af en lavere kaliumoptagelse (McGowan et al., 1984). McGowan et al.'s (1984) hypotese er derfor, at planterne i 1975 var i stand til at udvikle et lavere vandpotentiale i rodsystemet end i 1976, hvilket skulle forklare forskellen i rodsystemernes effektivitet med hensyn til vandoptagelse. Hypotesen er i overensstemmelse med kaliums særlige rolle for planternes vandbalance og saftspænding (Laüchli & Pflüger, 1978) samt kaliums involvering i regulering af saftspændingen (Jensen, 1982). En supplerende forklaring ligger muligvis i

kaliums betydning for skabelsen af det såkaldte "rodtryk". Ved hjælp af dette fremmes røddernes optagelse af vand, fordi kalium koncentrerer i rodsystemet og skaber en osmotisk vandpotential gradient (Läuchli & Pflüger, 1978; Mengel & Kirkby, 1980).

Hansen (1975) har på grundlag af de tidligere omtalte resultater (Hansen 1974 a+b) udviklet en model for planternes vandoptagelse, som en del af en større simuleringsmodel for planteproduktion (Hansen et al., 1976).

I modellen er rodmodstanden (R_p , der er en funktion af transpirationen) i de enkelte jordlag omvendt proportional med rodintensiteten, idet modstandene opfattes som parallelt forbundne. Dette er ifølge Hansen (1975) og Drew (1979) i overensstemmelse med undersøgelser, der viser, at den relative vandoptagelse fra jordlag under en afgrøde er proportional med rodintensiteten i jordlagene. Hansen (1974a+b) fandt, at modstanden mod vandtransport i roden var større end i jorden undtagen ved meget lave vandpotentialer. Dette var imidlertid i karforsøg med lerjord og en høj rodintensitet samt under forudsætning af, at hele rodsystemet optog vandet og var jævnt fordelt i jorden. Hansen (1975) lader dog estimatet for modstanden i jorden indgå i modellen, idet dette kan have betydning bl.a. ved lave rodintensiteter. Dette fjerner imidlertid ikke usikkerheden om, hvorvidt modellen kan anvendes for sandjord, hvor den ikke er testet, samt specielt ved lave rodintensiteter.

Fordelingen mellem rodmodstand og jordmodstand vil under markforhold bl.a. være påvirket af kontaktfladen mellem jordvand og rodoverflade (Passioura, 1981), der kan være nedsat i tør sandjord såvel som i lerjord, hvor rødderne ofte følger regnormegange, gamle rodkanaler samt aggregatmellemrum (Drew, 1979). Baldwin et al. (1972) finder teoretisk, at røddernes rumlige fordeling spiller en stor rolle for optagelsen af næringsstoffer ved diffusion. Vandtransporten i jorden foregår over større afstande; men det er muligt, at den rumlige fordeling også her er betydningsfuld ved lavere rodintensiteter. Vand- og næringsstofoptagelse af et rodsystem, tilfældigt fordelt i et jordvolumen, kan kun beskrives forenklet ved hjælp af tilnærmelser (Baldwin et al., 1972).

Madsen (1979) anvender trods ovennævnte forhold simuleringsmodellen (Hansen et al, 1976) til at bestemme den effektive rodtybde på sandjord. Udfra modellen fås god overensstemmelse mellem det tilgængelige vandindhold i jordlag med en rodintensitet på mere end $0,1 \text{ cm rod/cm}^3$ jord og den vandmængde en bygafgrøde transpirerer under en simuleret udtørring til visnegrænsen (under forudsætning

af at rødderne er jævnt fordelt i jordlaget).

Madsen (1979) medgiver dog, at fastsættelsen af den effektive roddebyde svarende til $0,1 \text{ cm rod/cm}^3$ jord er foreløbig og hviler på et spinkelt materiale. Målet forudsætter på linie med modellen, at rødderne er homogent fordelt inden for de enkelte jordlag. Endelig vil en profil med mange jordlag med rodintensiteter lige over $0,1 \text{ cm /cm}^3$ jord få overvurderet sin plantetilgængelige vandmængde (Madsen, 1983), idet grænsen er beregnet for profiler med en gradvis aftagende rodtæthed nedad.

2.1.1.1. Jordkemiske faktorerers betydning for rodudviklingen

De jordkemiske faktorer, som kan øve indflydelse på rødders vækst og udvikling i sandjord, er først og fremmest makro- og mikronæringsstoffer og desuden enkelte giftige uorganiske og organiske stoffer.

For næringsstofferne vedkommende vil det som regel være et underskudsproblem; der kan opstå som følge af et absolut underskud i profilen, men også kan være lokaliseret til enkelte lag som følge af den betydelige rumlige variabilitet næringsstoffordelingen udviser. Næringsstoffmanglen kan skyldes en vekselvirkning med andre faktorer som f. eks. udtørring (Kähäri & Elonen, 1969) eller iltmangel.

Dannelse af giftige stoffer vil oftest være en følge af lavt pH eller lavt iltindhold i jorden.

Det klassiske princip vedrørende "begrænsende faktorer" gælder også her; underskud af en enkelt, nødvendig faktor kan hindre planternes vækst under iøvrigt gode kår (Russel, 1977).

Princippet om, at planteorganet nærmest ved den begrænsende faktor forsynes først og derfor vokser hurtigt (Russel, 1977; Haak, 1978; Aboulroos & Nielsen, 1979a; Jager, 1982), gælder ligeledes.

Dette betyder, at underskud af et eller flere af næringsstofferne vil give et højt rod/skud - forhold, og udligning af manglen ved tilførsel af næringsstof vil sænke rod/skud - forholdet. Hos kornarterne vil mangel på et næringsstof ifølge Haak (1978) som regel sænke den absolutte rodmængde svagt. Et enkelt eksempel på dette er Aboulroos & Nielsen's (1979a) potteforsøg med varieret fosfortilførsel til byg dyrket i grovsandet jord. Søegaard (1984) fandt imidlertid det modsatte forhold for alm. rajgræs dyrket i grovsandet jord. Såvel i 1981 som 1982 var rodmængden kun halvt så stor i led tildelt 175 kg N pr. ha

pr. slæt end i led tildelt 25 N. Forskellen i rod/skud-forholdet var en faktor 10 mellem de to behandlinger.

Jager (1982) undersøgte virkningen af lokaliseret næringsstof - underskud/tilførsel på rodtilvæksten i vandkultur hos nodale majsrødder tilhørende samme plante. Det tidsmæssige forløb af forholdet mellem tørstofmængderne i de to dele af rodsystemet er vist i fig. 2.6.

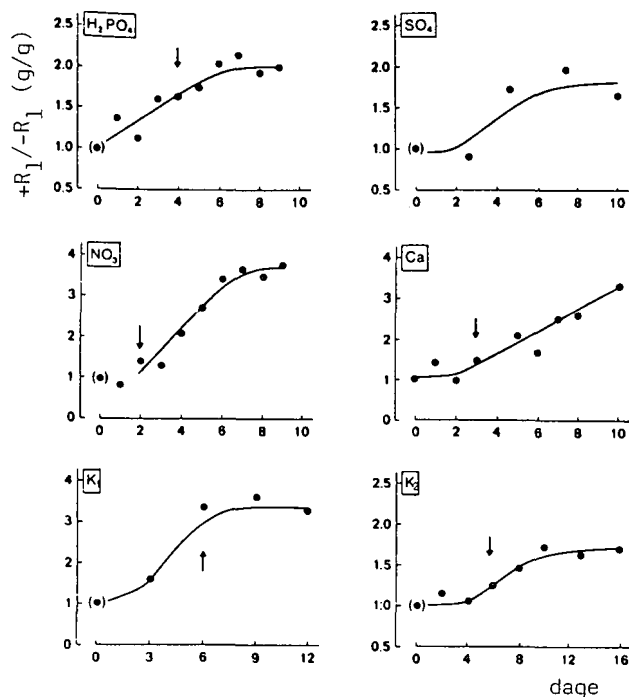


Fig. 2.6. Effekten af lokaliseret tilførsel af H_2PO_4 , NO_3 , SO_4 , Ca og K på fordelingen af tørstof hos nodale majsrødder tilhørende samme plante. $+R_1$ angiver tørstofvægten hos den del af rodsystemet, der dyrkedes i fuldstændig næringsopløsning, medens $-R_1$ angiver tørstofvægten hos den del af rodsystemet, der var placeret i ufuldstændig næringsstofopløsning. Den manglende ion er angivet øverst i hver diagram. På grund af K -kontaminering i K_2 er der medtaget to K -diagrammer. Pilen angiver det tidspunkt, hvor forskellen mellem $+R_1$ og $-R_1$ bliver signifikant på 95%-niveau (t-test). (Jager, 1982)

Eksperimentet gennemførtes med unge planter i den eksponentielle vækstfase. Planternes vækst som helhed var ikke påvirket af den lokaliserede næringsstoffertilførsel set i forhold til planter med hele rodsystemet placeret i fuldstændig næringsstofopløsning.

Figuren viser, at rødderne anbragt i fuldstændig næringsstofopløsning øgede væksten på bekostning af de øvrige, men kun i en periode på ca. 6 dage med undtagelse af Ca-forsøget; (mest udtalt var det, hvor de øvrige rødder manglede NO_3 og K). Efter 6 dage var tørstofforholdet, $+R_1/-R_1$, igen konstant, hvilket betyder at de relative tilvækstrater i de to dele af rodsystemet igen var lige store.

Hvis konkurrence om kulhydrater fra skuddet er den vigtigste regulator af rodvæksten, som det ofte hævdes, viser ovennævnte, at de ufuldstændigt forsynede rødder genvandt deres konkurrenceevne undtagen ved Ca-mangel.

En sandsynlig årsag til dette er translokering af næringsstoffer rødderne imellem, netop Ca vides at være meget lidt mobilt i planter. Forsøget viser endvidere røddernes evne til kompensatorisk, lokaliseret vækst. Jager (1982) undersøgte røddernes morfologi i P-forsøget og fandt, at den øgede vækst skyldes en øget intensitet af siderødder af anden orden. I den ufuldstændige næringsstofopløsning fandtes derimod en øget længdevækst hos hovedrødderne ved moderat næringsstofmangel undtagen ved Ca-mangel, hvor rodspidserne døde.

Jager (1984) fandt i en tilsvarende undersøgelse, at næringsstoffoptagelsen pr. (forsynet) rodmængde var større ved lokaliseret tilførsel end ved tilførsel til alle rødder. Næringsstoffkoncentration i skuddet var samtidig mindre ved lokaliseret tilførsel. Jager (1984) mener, at dette kan skyldes en negativ feed-back regulering styret af næringsstoffkoncentrationen i phloemet.

Aboulroos & Nielsen (1979b) undersøgte effekten på bygrødder af at placere fosfat i et afgrænset volumen af grovsandet jord i et potteforsøg. De fandt ingen virkning hverken på rodfordelingen eller rod morfologien og heller ikke på optagelseshastigheden pr. rodlængde, som funktion af skuddets fosfatforsyning. Uoverensstemmelsen med Jager's forsøg (1982 & 1984) kan muligvis forklares med de forskellige forsøgsomstændigheder bl.a. varigheden og de forskellige P-koncentrationer. Jager (1982) fandt imidlertid også kun en lille virkning af fosfat sammenlignet med nitrat og kalium. Jager (1982) forklarer dette med, at fosfat i tilstrækkelige mængder lettere translokeres og fordeles i rodsystemet end nitrat og kalium, idet det drejer sig om en mindre mængde.

Gliemeroth (1953) viste i karforsøg, at rodnettet hos byg og havre var stærkt påvirkeligt af placering af NPK-gødning i forskellige dybder. Placering i 36-54 cm dybde i såvel sand- som lerjord medførte en stærk stigning i rodintensiteten i denne dybde. Gliemeroth (1953) fandt endvidere, at NH_4NO_3 havde samme effekt, medens K_2SO_4 og CaHPO_4 kun havde ringe eller ingen virkning. N-gødningen øgede røddernes forgrening og længde (især 2-ordens siderødder) samt antallet af rodhår. Den anvendte sandjord betegnedes som næringsstoffattig. I markforsøg på lerjord fandtes den samme virkning af NPK-gødning på rødderne hos byg, havre og bederoer men ingen virkning hos hestebønne. Kähäri & Elonen (1969) fandt i markforsøg på lerjord i Finland ligeledes, at rodsystemet hos vårbyg og -hvede koncentreredes i de gødede områder af jorden ved placering af NPK-gødning. Endelig har Frielinghaus & Spitzl (1976) i kar- og markforsøg med sandjord bekræftet Gliemeroth's (1953) resultater.

På grundlag af de ovennævnte forsøg konkluderes, at rodvæksten kan øges i zoner med højt næringsstofindhold, såfremt planterne mangler det eller de pågældende næringsstof(fer). Forholdet kommer tydeligst frem ved N-gødning, fordi N-mangel ofte er dominerende og N behøves i størst mængde. Ca udgør en undtagelse, idet Ca ikke kan translokere i phloemet og således skal være tilstede i et givet jordvolumen, for at rodvækst kan finde sted.

I relation til de dyrkede sandjorde kan det konkluderes, at næringsstoffmangel eller -lokalisering ikke kan være den generelle årsag til den grunde rodudvikling. Dels gødes de fleste arealer nogenlunde optimalt, dels er de vigtigste næringsstoffer i denne forbindelse, N, K og Ca ret mobile i sandjord.

Ca-mængderne i de forskellige horisonter er nært knyttet til pH, idet jordens basemætningsgrad, der hovedsagelig reguleres af Ca, bestemmer pH. Da kationombytningskapaciteten er lille i sandede underjorde øges pH ret hurtigt ved nedvaskning af Ca fra pløjelaget. Dette er derimod ikke tilfældet for jorde med større lerindhold (Madsen, 1983). I disse kan pH-værdier under ca. 4,5 begrænse rodnedtrængning, formentlig mere på grund af aluminium-forgiftning end Ca-mangel (Hoyt & Nyborg, 1971; Foy, 1974 a+b; Wallace & Anderson, 1984). I dyrkede sandjorde ligger pH som regel over 5 i hele profilen, hvilket skulle udelukke Al-overskud, lavt pH og Ca-mangel som begrænsende faktorer for rodnedtrængningen. Ca spiller formentlig heller ingen rolle for (manglende) strukturdannelse.

Giftige organiske luftarter og syrer kan dannes ved nedsat iltindhold i jorden i forbindelse med temporært eller permanent højt grundvandsspejl (Russel, 1973). Ethylen er formentlig den væsentligste skadevolder. I Hedeselskabets dydebearbejdningsforsøg har drænvirkningen ved brydning af vandstandsende al-lag ofte været af meget stor betydning (Jensen, 1964).

2.1.2. Jordfysiske faktorerers betydning for rodudviklingen

For rodudvikling i sandjorde angiver Heick (1972) følgende tre jordbundsfaktorer som særlig vigtige: 1) Jordens tekstur; 2) jordens struktur; og 3) den volumetriske fordeling mellem jordens faste materiale, vand og luft. Heick gør endvidere opmærksom på, at disse forhold er nøje sammenhængende. Dette er årsagen til, at jordvand og -luft omtales her. En anden fysisk faktor af væsentlig betydning for rodvæksten er jordtemperaturen.

Foruden at være indbyrdes forbundne er de jordfysiske faktorer oftest korrelerede med de kemiske jordbundsfaktorer. Dette betyder alt i alt, at rødders reaktion på enkeltfaktorerne kun kan studeres under veltilrettelagte og -kontrollerede betingelser. Selv her kan det dog være svært at adskille årsag og virkning, bl.a. fordi rødder påvirker deres umiddelbare omgivelser.

En jords struktur er bestemt af dens teksturelle sammensætning samt af en lang række kemiske, fysiske og biologiske faktorer og processer (Scheffer & Schachtschabel, 1979). Strukturen kan beskrives in situ ved angivelse af aggregaternes form, størrelse og stabilitet (Aslyng, 1976; Scheffer & Schachtschabel, 1979). En videre karakterisering af størrelsesfordeling og stabilitet af aggregater kan foretages i laboratoriet sammen med afledte, fysiske størrelser, der har betydning for rodudvikling, f. eks. volumenvægt, porestørrelsesfordeling og mekanisk modstand.

Jordens porerumfang (n) bestemmes af volumenvægten (P_j) samt de mineralske partiklers vægtfylde (P_m) (Heick, 1972):

$$\text{ligning 2.4. } n(\%) = 100 (1 - P_j / P_m)$$

Porestørrelsesfordelingen kan findes ud fra retentionskurven, idet vandets retention er bestemt af kapillære kræfter og dermed poregeometrien:

$$\text{ligning 2.5. } pF = 3,5 - \log d$$

Jordens mekaniske modstand mod forskydning kan måles med flere instrumenter. I forbindelse med rodstudier er penetrometer-metoden, hvor modstanden mod nedtrængningen af en stålspids måles, mest anvendt.

Tekstur

Det er tidligere omtalt, at danske undersøgelser har fundet en klar sammenhæng mellem tekstur og rodvækst i lerfattige jorde såvel i laboratoriet som i marken.

I udlandet er der udført laboratorie-undersøgelser af rodvækst i jorde eller blandingsjorde, hvor tekturen såvel som andre jordfysiske parametre har varieret over et bredt område (Taylor et al, 1966; Eavis, 1972; Warnaars & Eavis, 1972; Hemsath & Mazurak, 1974; Nash & Baligar, 1974; Kar et al, 1979; Baligar et al., 1980; Geisler, 1982).

I disse undersøgelser er der som regel arbejdet med jordprøver, der har været sigtet eller på anden måde bragt ud af den naturlige lejring, således at kontinuerede makroporer og makroaggregater ikke har været tilstede. I sådanne jorde kan rodvæksten kun foregå ved, at rodspidserne mekanisk trænger mineralske partikler til side. Wiersum (1957) viste, at rødder af en lang række plantearter ikke var i stand til at trænge gennem porerne i et glasfilter, når porediametren var mindre end roddiametren.

Det tryk, som er nødvendigt for at flytte jordpartiklerne og for rodspidsens vækst, skabes af cellernes saftspænding, der udgøres af forskellen mellem vandpotentialiet i apoplasten og i symplasten, tilsvarende andre væv i planten (Taylor et al., 1966; Greacen & Oh, 1972). Saftspændingen kan reguleres ved osmotisk tilpasning dvs. ændring i cellernes indhold af opløste stoffer (Greacen & Oh, 1972).

Hemsath & Mazurak (1974) undersøgte kimrodvæksten hos sorghum i blandinger af finsand og kaolinsk ler ved forskellige volumenvægte og vandpotentialer. Blandingerne indeholdt 1.0, 3.8, 7.5, 15 og 30% ler. Længdevæksten (i tre dage) øgedes med lerindholdet op til 7.5% og aftog igen ved højere indhold. Dette gjaldt ved alle niveauer af volumenvægt og ved vandpotentialer større end -1.7 bar.

Kar et al. (1979) dyrkede forspirede risplanter i blandingsjorde med lerindhold på 5-50% og sandindhold på 20-87,5%.

Forsøget foregik med vandmættet jord i en 40-dages periode. Højt indhold af sand og/eller silt sammen med et moderat lerindhold (omkring 20%) gav de bedste betingelser for risrøddernes vækst og nedtrængning.

Nash & Baligar (1974) varierede ler-, silt og finsandsindhold i blandingsjorde i spring på 25%. Blandingsjordene blev anbragt som midterste lag i potter, hvor rodvæksten hos sojabønner undersøgte. Vandpotentialiet i jordene blev holdt konstant på 1/3 bar i den 21 dage lange vækstperiode. Volumenvægten var generelt lav. Rodintensiteten i blandingslaget var størst ved et sandindhold på 50% og lerindhold på 25%, større eller mindre lerindhold mindskede rodintensiteten.

Baligar et al. (1980) udførte et forsøg med tilsvarende blandingsjorde for at undersøge kimrodens vækst hos sojabønne ved forskellige volumenvægte og vandpotentialer. Længdevæksten, i løbet af to dage, var størst i de samme blandinger som i det førnævnte forsøg og ved 0.3 bar. Væksten i ren silt lå dog på højde hermed.

De refererede forsøg viser, at der findes et optimumsindhold af ler med hensyn til rødders længdevækst i pottforsøg under iøvrigt meget forskelligartede betingelser. Dette optimumsindhold er ret lavt: 10-20%.

Ifølge Hemsath & Mazurak (1974) skyldes dette, at et mindre lerindhold er med til at "smøre" sandpartiklerne, således at den mekaniske modstand mod rodnedtrængning sænkes. Ved højere lerindhold øges modstanden imidlertid igen på grund af kohæisionskræfter mellem lerkolloiderne. Denne hypotese støttes af Kar et al. (1979) og Nash & Baligar (1974), der på mikroskopfotos viser, hvorledes lerkolloider lejrer sig på sandkornenes overflade.

Warnaars & Eavis (1972) undersøgte rodudviklingen hos ært, majs og alm. rajgræs i sand med forskellig partikelstørrelse og ved forskellige vandpotentialer. Længdevæksten var mindre end forventet under ideale betingelser for alle 5 partikelstørrelsesfordelinger. Der var imidlertid forskel på rodudviklingen i grovsand og i finsand, idet rødderne i grovsand blev deformet med varierende tværsnitareal. Filmoptagelser (time lapse) viste, at rodspidserne blev fanget og fastlåst mellem enkeltkorn i grovsandet. Herefter fandt vækst fortrinsvis sted i områder af rodspidsen, hvor den mekaniske modstand var lille.

I finsand var modstanden mere balanceret over rodspidsoverfladen, hvilket førte til dannelse af lige og almindeligt udseende rødder.

Samme fænomen gjorde sig gældende i de tidligere refererede forsøg af Heick (1972). I ren, grovsandet jord "kom der korte og stærkt fortykkede rødder med meget korte, men mange rodhår".

Jordens struktur

Sammenhængen mellem lavt lerindhold og ringe længdevækst og anatomiske ændringer hos rødder i grovsandede jorde genfindes i marken, som tidligere nævnt.

Det gør sammenhængen mellem nedsat rodvækst og højt lerindhold derimod ikke.

Den sandsynlige årsag til dette ligger i forskellen i struktur mellem sandjord og lerjord.

Sandjord i naturlig lejring har, ligesom de sigtede jorde i pottforsøgene, enkeltkorn-struktur. Afhængig af sandpartiklernes størrelse er den hyppigste porediameter 30-100 μm med relativt få større porer (jvf. fig. 2.2. og ligning 2.5). På grund af enkeltkornsstrukturen er porerne ikke kontinuerte men derimod en blanding af forskellige størrelser. En rod med en diameter på 200 μm (hvilket er minimum for rødder, der vokser over en længere strækning) må derfor nødvendigvis skubbe partikler til side under væksten i sandjord.

I lerjord i naturlig lejring findes derimod oftest kontinuerte makroporer mellem aggregater og i form af gamle rodkanaler og regnormegange. Det er velkendt, at rødder villigt følger disse porer (Köhnlein, 1960; Madsen, 1978, 1979; Scheffer & Schachtschabel, 1979). Rodnedtrængningen hæmmes derfor ikke udpræget af kohæsionen mellem lerpartiklerne ved højt lerindhold. Dette er også vist i karforsøg med aggregeret jord (Nash & Baliger, 1974). En tilsvarende sammenhæng gør sig ofte gældende mellem rodvækst og volumenvægt i lerjord (Madsen, 1978, 1979).

De ovennævnte forhold vedrørende tekstur og struktur indikerer, at mekanisk modstand i jord ofte spiller en rolle for røddernes længdevækst.

Mekanisk modstand

Jordens mekaniske modstand mod rodvækst er en funktion af flere variable bl.a. tekstur, struktur, volumenvægt og vandindhold. Disse variable påvirker andre faktorer af betydning for rod- og skudvækst, eksempelvis vand-, næringsstof- og iltforsyning. Endelig kan der forekomme vekselvirkninger af disse hovedfaktorer (se f. eks. Tackett & Pearson, 1964).

Da den mekaniske modstand ydermere kun kan måles indirekte (med penetrometre), har der været nødvendigt at arbejde med kunstige vækstforhold for at adskille og karakterisere de enkelte effekter (Russel, 1977).

Aubertin & Kardos (1965) og Goss (1977) har arbejdet med rodvækstmedier bestående af små glaskugler i næringsstofopløsning, hvor det mekaniske tryk på kuglerne kunne reguleres. Resultaterne i disse undersøgelser er overensstemmende. De bekræftede, at rødder ikke kan vokse gennem porer ved at gøre sig tyndere (Wiersum, 1957). Endvidere fandtes en betydelig kompensatorisk vækst af siderødder, når porestørrelsen var mindre end hovedrødderne og større end siderøddernes diameter, samtidig med at kuglerne var under tryk. Goss (1977) fandt, at røddernes væksthastighed påvirkedes stærkt, selv af små tryk. Hos byg halveredes hovedrøddernes væksthastighed allerede ved et tryk på 20 kPa (=0.2 bar) jvf. figur 2.7.

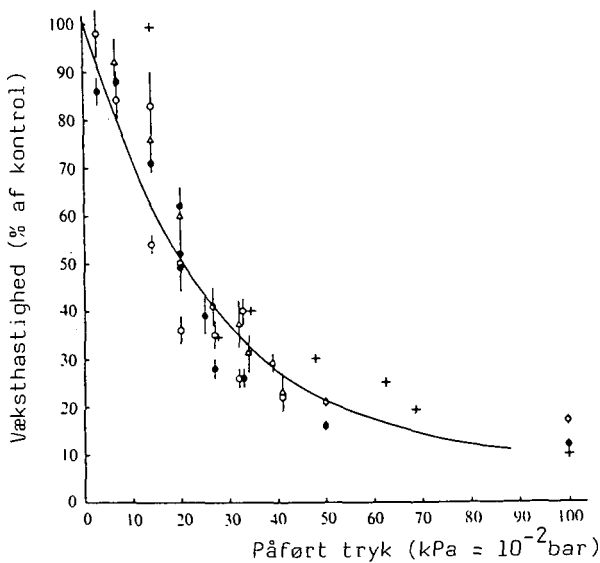


Fig. 2.7. Effekten af tryk påført "glaskugle-medium" på længdevæksten af seminale hovedrødder hos byg over en 7 dages periode.

Åbne cirkler: pore-diameter = 160 μm ; fyldte cirkler: porediameter = 70 μm ; trekkanter: porediameter = 15 μm . Lodrette linier viser standard-afvigelse for hvert punkt. +-tegn viser resultater fra Abdalla et al. (1969) for 10 dage gamle planter; pore-diameter = 31 μm (Goss, 1977).

Rødder af sukkerroe, hvede og majs var knap så følsomme overfor trykpåvirkning, medens Goss (1977) ikke fandt signifikante sortsforskelle hos arterne.

Fig. 2.7. viser, at rødderne reagerede ens uanset kuglestørrelsen, hvilket tyder på, at det pålagte tryk (kraft/arealenhed) har virket ens ved forskellige kuglestørrelser.

Tabel 2.1. opsummerer de vigtigste resultater af Goss' undersøgelser med hensyn til den mekaniske modstands virkning på røddernes vækst og morfologi.

Tabel 2.1. Effekter af mekanisk modstand på udvikling og vækst af seminale hovedrødder og deres siderødder af første orden hos byg (Goss, 1977)¹.

	Pålagt tryk		
	0	50	50 kPa
Pore-diameter:	160 og 70 ²	160	70 μm
Hæmmede rødder:	Ingen	Hovedrødder	Side- og hovedrødder
Seminale rødder:			
Gns. længde (cm)	8.6 $\pm$ 0.64	2.0 $\pm$ 0.20	2.0 $\pm$ 0.32
Gns. længde i % af ikke hæmmede hovedrødder		23	23
Afstand fra apex af yngste siderod (mm)	30 $\pm$ 2.2	4 $\pm$ 0.9	4 $\pm$ 0.7
1. ordens siderødder:			
Gns. ant. pr. hovedrod	19 $\pm$ 2.1	10 $\pm$ 1.0	9 $\pm$ 1.2
Antal pr. cm forgrenet rod	3.5 $\pm$ 0.25	6.7 $\pm$ 0.37	6.3 $\pm$ 0.57
Gns. længde (mm)	4.8 $\pm$ 0.57	9.3 $\pm$ 0.55	2.2 $\pm$ 0.13
Gns. længde af hæmmede siderødder i % af ikke-hæmmede siderødder på hæmmede hovedrødder			23

1) 7 dage gamle planter dyrket i glaskugler med porer på 70 eller 160 μm i diameter med pålagt tryk på 0 eller 50 kPa.

2) Der var ikke signifikant forskel på virkningen af de to porestørrelser ved 0 kPa.

Hæmning af hovedrødderne alene (160 μm porer) gav et overfladisk men ligeså stort rodsystem end uden hæmning, idet siderøddernes vækst øgedes. Det overfladiske rodsystem var fuldt ud i stand til at forsyne planten med ioner fra den gennemstrømmende næringsstofopløsning (Goss, 1977). I jord vil et overfladisk rodsystem derimod kunne udtømme reserverne af vand og næringsstoffer lokalt således, at hele plantens vækst hæmmes. Dette er bl.a. vist af Heick (1972) med hensyn til vand og af Boone & Veen (1982) med hensyn til fosfor og kalium.

Imidlertid har rødderne, i de pågældende undersøgelser med vækstmedier bestående af glaskugler, reageret langt stærkere på den mekaniske modstand end ved forsøg i jord, hvor modstanden måles med penetrometer. Boone & Veen (1982) fandt den samme afhængig mellem røddernes væksthastighed og mekanisk modstand som Goss (1977) blot ved et ca. 40 gange højere tryk målt med penetrometer. Forholdet, mellem penetrometer-modstand og den modstand rødder møder, synes at være ca. 4 (Whiteley et al., 1981). Også Hemsath & Mazurak (1974) fandt hæmning af rodvæksten ved penetrometer-modstande på 2-15 bar - en størrelsesorden som saftspændingen iøvrigt ofte ligger indenfor. Årsagen til rødders større følsomhed overfor mekanisk modstand i et glaskugle-medium med cirkulerende næringsopløsning kan være dårlig iltforsyning, idet rødderne tilstopper porerne (Boone & Veen, 1982). Andre (supplerende) forklaringer er, at modstanden kan være større end det pålagte tryk på grund af friktion mellem kuglerne (Chaudhary & Aggarwal, 1984), eller at rødderne ikke kan forankres (via rodhår (Russel, 1977)), hvilket har spillet en rolle i undersøgelser med løs jord (Hemsath & Mazurak, 1974).

Med hensyn til gennemgang af fordele og ulemper ved penetrometer-måling af jordens mekaniske modstand mod rodnedtrængning henvises til Whiteley et al. (1981). Her skal blot nævnes, at penetrometer-metoden simulerer rodnedtrængning bedst i sigtet jord (Whiteley et al., 1981) på grund af jordens struktur i naturlig lejring (se foregående afsnit). Warnaars & Eavis (1972) fandt imidlertid, at penetrometermåling ikke var velegnet i grovkornet sand på grund af springvise deformationer ved nedtrængningen.

Røddernes reaktion på mekanisk modstand kan næppe forklæres som et fysisk fænomen alene. Initieringen og væksten af siderødder styres formentlig af hormoner (Russel, 1977), hvis mængde og fordeling påvirkes af mekaniske hindringer. Tilsvarende gælder i forbindelse med de korte og tykke rodceller, der opstår. Dannelse og udvidelse af cellevægge er stofskifteprocesser som reguleres hormonalt (Russel, 1977; Esau, 1977). Endelig har flere undersøgelser

vist, at rodvæksthastigheden først ændres i løbet af et par dage, selvom den mekaniske modstand ændres pludseligt (Russel, 1977).

Lachno et al. (1982) undersøgte indholdet af abscisinsyre (ABA) og indol-3-eddikesyre (IAA) i rodspidser fra majs kimplanter. Disse var dyrket i jord med volumenvægt på 1.2 g/cm^3 og 1.6 g/cm^3 , hvor sidstnævnte resulterede i korte og tykke rødder på grund af mekanisk modstand i jorden. Der var ingen forskel på ABA-indholdet mellem behandlingerne, medens IAA-indholdet var 3.5 gange højere i de hæmmede rødder. Lachno et al. (1982) konkluderede, at IAA produceret i rodkappen formentlig var hovedårsagen til forskellene i røddernes vækst og morfologi. Ethylens rolle mangler endnu at blive udforsket (Russel, 1977; Lachno et al., 1982).

Sammenfattende kan det om mekanisk modstands virkning på rødder og dens betydning siges, at røddernes væksthastighed påvirkes kraftigt. Rødderne og cellernes længdevækst mindskes, medens deres diameter øges.

Virkningen på rodsystemets morfologi afhænger af porestørrelses-fordelingen og fordelingen af den mekaniske modstand i vækstmediet. Tilvæksten i rodsystemet sker fortrinsvis i områder, hvor den mekaniske modstand er lille. Effekten af en ujævn rodfordeling på hele plantens vækst afhænger af vand- og næringsstof-forsyningen i rodzonen.

Modstanden mod rodvækst i jord kan ikke måles eksakt, penetrometre kan ikke efterligne rodvækst på alle områder og giver som regel for høje værdier for den mekaniske modstand mod rodvækst. I sigtede jorde findes dog ofte en god sammenhæng mellem den mekaniske modstand målt med penetrometer og rodvæksthastighed, når andre faktorer af betydning for rodvækst holdes konstante eller holdes inden for områder, der ikke skulle hæmme rodvæksthastigheden. I sandjord kan rødder ikke undgå at møde mekanisk modstand på grund af enkeltkornstrukturen og porestørrelsesfordelingen. Visuelle observationer af rodvækst i grovsandet jord samt af røddernes udseende peger på, at mekanisk modstand på grund af lavt lerindhold hæmmer røddernes længdevækst i væsentlig grad. Det kan ikke afvises, at ler- og humuskolloider på grund af andre fysisk/kemiske egenskaber påvirker rodvækst, men forskelle på rodvækst i grovsandede jorde med forskellig kornstørrelse (Warnaars & Eavis, 1972) indikerer, at det ikke er en afgørende faktor.

De anatomiske ændringer af rødder og celler genfindes i naturlige, grovsandede jorde og peger sammen med øvrige undersøgelsesresultater på, at mekanisk modstand er en væsentlig årsag til den grunde rodvækst. Der findes dog ingen

morfologiske undersøgelser af rodsystemer til bekræftelse af dette i naturlig lejret sandjord.

Jordens volumenvægt

Jordens volumenvægt er en funktion af tekstur og struktur. Volumenvægten i naturlig lejret jord kan opfattes som et resultat af to modsat rettede processer. Disse er pakningsprocesser under indflydelse af bl.a. tyngdekraft samt tryk fra færdsel, og biotiske og abiotiske løsningsprocesser. Ligevægttilstanden bestemmes af jordens forskydningsmodstand (Scheffer & Schachtschabel, 1979). Pakningsprocesserne kan deles i to kategorier:

Sammensynkning eller sammenpresning og indlejrings-fortætninger (Scheffer & Schachtschabel, 1979). Sidstnævnte finder bl.a. sted i podzol-jordes B_h - og B_s -horisonter (al-laget), men opvejes ofte af løsningsprocesser sammen med en øget forskydningsmodstand. Modsat finder en løsningsproces ved udvaskning sted i A_e -horisonten (blegsandslaget). Denne opvejes imidlertid af sammensynkning som følge af nedsat forskydningsmodstand (Scheffer & Schachtschabel, 1979).

En ændring i volumenvægten betyder både ændring i jordens mekaniske modstand mod rodvækst og en ændring i jordens porerumfang (Heick, 1972) jvf. ligning 2.4. Sidstnævnte forhold har betydning for luftskifte og vandretention.

I lerjorde er det vanskeligt at adskille de negative effekter på rodvæksten af nedsat iltforsyning og øget mekanisk modstand som følge af øget volumenvægt. De to effekter og deres adskillelse er undersøgt i laboratorieforsøg af bl.a. Tackett & Pearson (1964), Taylor et al. (1966) og Eavis (1972). Disse tre undersøgelser har fundet en aftagende længdevækst hos kimplante-rødder, når volumenvægten øgedes fra ca. 1.2 til 1.9 i jorde med moderat (7-22%) lerindhold. Dette var under forhold, hvor iltforsyningen næppe var begrænsende. Den nedsatte væksthastighed blev i alle tilfælde relateret til stigende penetrometer-modstand som følge af voksende volumenvægt.

I lerjorde i naturlig lejring vil en forøgelse af volumenvægten især sænke andelen af grovporer (Scheffer & Schachtschabel, 1979; Eriksson, 1982) og derfor påvirke luftskifte, mekanisk modstand og rodvækst i udpræget grad. På den anden side set vil der oftest, selv ved høje volumenvægte, være enkelte grovporer og zoner med lille mekanisk modstand tilbage. I disse findes ofte en kraftig og koncentreret rodvækst (Madsen, 1978). Den kritiske volumenvægt, som udelukker rodvækst, kan derfor variere meget, hvilket bl.a. er vist af Veihmeyer &

Hendrickson (1948), der fandt, at volumenvægte fra 1.46 til 1.90 udelukkede rodvækst i forskellige jordtyper.

I grovsandet jord vil iltforsyningen næppe begrænse rodvæksten, når mere end 25% af jordvolumenet udgøres af luft-fuldte porer (Warnaars & Eavis, 1972), hvilket som regel vil være tilfældet ved markkapacitet ($pF=2$). Hemsath & Mazurak (1974) fandt en øget længdevækst hos sorghumkimrødder, når volumenvægten i finkornet sand sænkedes fra 1.75 til 1.25. Forøgelsen var størst i intervallet 1.75 - 1.50. At forøgelsen var lille i intervallet 1.50 - 1.25 blev tilskrevet dårlige muligheder for forankring af rødder i løs sand. Baligar et al. (1980) undersøgte længdevæksten af soyabønne-kimrødder bl.a. i finkornet sand ved forskellige volumenvægte. Væksten øgedes med faldende volumenvægt fra 1.5 til 1.1. Forøgelsen var dog noget mindre end i jorde af anden teksturel sammensætning.

I naturligt lejrede sandjorde med lav volumenvægt har Madsen (1980, 1983) i nogle tilfælde fundet en betydelig dybere rodudvikling end ventet ud fra tekturen. En medvirkende årsag kan dog være, at det drejede sig om finkornede sandjorde med en muligvis mindre mekanisk modstand jvf. Warnaars & Eavis (1972).

Jordens vandindhold og luftskifte

Jordens vandindhold påvirker tre vigtige, begrænsende faktorer for rodvækst, nemlig luftskiftet, den mekaniske modstand og plantens vandforsyning (Eavis, 1972).

Som nævnt fandt Waarnars & Eavis (1972) en hæmning af rodvækst på grund af nedsat luftskifte i området 0-25% luftfyldt jordvolumen i grovsandet jord. Sammenligner man med retentionskurverne i figur 2.2. fås, at luftskiftet kan hæmme rodvæksten i nogen grad i finkornede sandjorde som i Tylstrup samt muligvis i pløjelag og i allag i grovkornede sandjorde, når jordene er ved markkapacitet. Desuden kan luftskiftet måske virke hæmmende i perioder med overskudsnedbør, der på den anden side set nok vil indeholde en del opløst ilt.

Sammenlignes Madsens's (1979, 1980, 1983) beskrivelser af rodudviklingen i grovkornede og finkornede sandjorde finder man, at luftskiftet dog næppe spiller en afgørende rolle.

Når vandindholdet hæmmer luftskiftet og rodvæksten, er resultatet en øget rodtykkelse og nedsat længdevækst (Eavis, 1972) ved øget vandindhold - en effekt, der svarer til virkningen af øget mekanisk modstand.

Den mekaniske modstand målt med penetrometer vokser imidlertid med aftagende vandindhold (Eavis, 1972; Warnaars & Eavis, 1972; Hemsath & Mazurak, 1974; Voorhees et al., 1975; Baligar et al., 1980). Dette gør sig dog mindre gældende for sandjord end lerjord i Baligar et al.'s (1980) målinger, men man skal nok være forsigtig med at sammenligne penetrometer-målinger på tværs af jordtyper. Warnaars & Eavis (1972) fandt tilsvarende øget penetrometer-modstand i finkornet sand ved aftagende (høje) vandindhold.

Endelig er den mest direkte effekt af jordens vandindhold påvirkningerne af plantens vandforsyning. Dels påvirkes skuddets vækstprocesser, hvilket omtales i afsnit 2.2., dels påvirkes røddernes udvikling, der kræver assimilater fra skuddet og vand til dannelse af nyt væv. Påvirkningerne er afhængige af klimatiske forhold samt røddernes vandoptagelse, der tidligere er omtalt. Der kan derfor ikke angives nogen fast grænse for, ved hvilket vandindhold eller potentiale i jorden påvirkningerne sætter ind.

Aftagende vandindhold i jorden påvirker således både røddernes vand- og næringsstofforsyning samtidig med, at den mekaniske modstand stiger. Dette kan endvidere ske samtidig med, at rodsystemet eller dele deraf hæmmes af nedsat luftskifte i jorden.

Eavis (1972) fandt, at længdevæksten hos ærtekimrødder mindskedes ved vandpotentialer mindre end - 3.5 bar i løs lerjord. Hemsath & Mazurak (1974) og Baligar et al. (1980) fandt for henholdsvis sorghum og sojabønne-kimrødder, at længdevæksten nedsattes ved vandpotentialer mindre end -0.3 bar i løs sandjord. I de to sidstnævnte undersøgelser anbragtes jord og kimplanter imidlertid i trykmembranapparater, og det er spørgsmålet, om man ikke ved denne fremgangsmåde i stedet måler længdevækstens afhængighed af lufttrykket ved et vandpotentiale lig nul i jorden.

Greacen & Oh (1972) fandt, at ærtekimrødder var i stand til at opretholde væksthastigheden ved jordvandpotentialer i området 0 - -8 bar og ved konstant penetrometer-modstand i jorden. De fandt endvidere, at væksthastigheden blev opretholdt på grund af nedsat osmotisk potentiale i rodspidscellerne. Cullen et al. (1972) undersøgte rodvæksten hos to kløverarter samt alm. rajgræs i kar, hvor lufttør jord var anbragt i forskellig dybde. Rødderne trængte i ingen tilfælde ned i den lufttørre jord.

Salim et al. (1965) fandt tilsvarende, at rødder af hvede, byg og havre ikke trængte ned i jord med vandpotentialer under -15 bar. Der var en svag vækst i jorde med potentialer på -10 og -6.5 bar. Rødder fra to tørkeresistente

græsarter voksede derimod igennem jord med vandpotentiale under visnegrænsen.

Resultaterne viser, at en række kulturplanters rodvækst stoppes af jordlag med vandindhold lavere end visnegrænsen som følge af mekanisk modstand og vandmangel. Drew (1979) konkluderer, at "rødder ofte siges at søge efter vand, men der er intet klart tegn på hydrotropi. De fleste observationer kan forklares ved, at rødder fortrinsvis vokser i områder med lav mekanisk modstand (og derfor højere vandindhold)".

Flere undersøgelser har vist, at rødders dybdevækst i lerholdig jord kan øges af tørke. Nadi et al. (1969) undersøgte rodvæksten hos hestebønne i kar med fire behandlinger: fuldt vandet og moderat udtørring i den vegetative fase kombineret med de samme niveauer i blomstringsfasen. I leddene med udtørring var skudvæksten mindsket, medens rodvæksten svarede til fuldt vandet. Rodvæksten var dybest i de udtørrede led og sikrede således planternes vandforsyning. Men det er uvist, om rødderne hindredes i at vokse i de dybere lag af vandet jord på grund af luftmangel eller de hindredes i at vokse i de øvre lag af tør jord på grund af manglende fugtighed (Nadi et al., 1969).

Heatherly (1980) udførte et lignende eksperiment med soyabønne, men i dette holdtes vandpotentialet konstant i den nedre halvdel af forsøgskarrene. I den øverste halvdel (45 cm dyb) blev vandpotentialet varieret fra -0.1 bar til -0.7 bar i de tre behandlinger. Efter den 50-dages forsøgsperiode var rodmængden i den nedre halvdel størst i den tørreste behandling. I den øvre halvdel var rodmængderne lige store. Alt i alt var der ikke signifikante forskelle mellem rodmængderne i de tre led men altså en tendens til større rodmængde under tørre forhold. Rod/skud forholdet steg under tørre forhold.

Jordens temperatur

Det er meget svært at beskrive planters samlede reaktion på temperaturforholdene i marken. Dette skyldes for det første, at de temperaturgradienter, skud- og rodsystem udsættes for, er variable af tid og sted, med store daglige og sæsonmæssige udsving. Selv effekten af en gennemsnitlig døgntemperatur kan være meget forskellig afhængig af temperaturmønstret (Russel, 1977). Endvidere er reaktionen afhængig dels af plantearten (genetiske forhold) dels af plantens tilpasningsevne (miljøbetingede forhold) (Russel, 1977).

Russel (1977) refererer forsøg, der viser, at den kombination af jord- og lufttemperatur, der giver den største skudvækst, normalt samtidig giver det

laveste rod/skud -forhold. En sænkning af jordtemperaturer, som bevirker mindre skudvækst, kan undertiden øge rodvæksten. Denne effekt kan skyldes, at rødder ifølge Drew (1979) optager næringsstoffer og vand hurtigt ved optimumstemperaturen. En anden effekt, som Russel (1977) og Drew (1979) refererer, er at jordtemperaturen kan forplantes til skuddet og dets vækstpunkter gennem transpirationsstrømmen. Endelig kan jordtemperaturen påvirke rodens syntese af vækstregulerende stoffer (hormoner), der virker på skuddets og rodens vækst (Drew, 1979).

2.1.3. Konklusion (Jordbundsforhold og rodudvikling)

Indholdet af plantetilgængeligt vand ved markkapacitet er en meget vigtig boniterende faktor hos danske agerjorde. Udnyttelsen af dette vandindhold afhænger af afgrødens roddebyde. I sandjorde er det plantetilgængelige vandindhold lille på grund af porestørrelsesfordelingen samtidig med, at roddebyden er mindre end i andre jordtyper. Den ringe roddebyde findes, hvor indholdet af ler er mindre end ca. 2%, og indholdet af ler og humus er mindre end 4-6%. Sidstnævnte forhold gør sig gældende i sandjordene under pløjelaget. Et andet forhold, der kan øve indflydelse på vandindhold og roddebyde, er jordbundsudviklingen i retning af podzols i sandjorde.

Rodmængden vil almindeligvis aftage eksponentielt med dybden i profiler uden særlige rodstandsede lag. Under konstante miljøforhold findes som regel et fast forhold mellem skud- og rodtilvækst i planternes vegetative vækststadier. Hos græsarter er der yderligere beskrevet en tæt sammenknytning af skud- og rodsystems udvikling, som givetvis koordineres hormonalt. Under vækstbegrænsende miljøforhold er væksten størst hos det planteorgan, der optager den begrænsede vækstfaktor (lys, vand, næringsstof).

Planternes vandoptagelse er udover vandindholdet i rodzonen bestemt af potentialgradienten mellem jord og planternes blade samt de mellemliggende modstande mod vandtransport. Laboratorieforsøg indikerer, at den dominerende modstand under de fleste forhold ligger i den radiale passage af vand ind i roden. Overføres resultaterne af disse forsøg til markforhold fås, at planternes effektive roddebyde svarer til tykkelsen af de øvre jordlag, hvor rodintensiteten er større end 0,1 cm rod pr. cm^3 jord. Planternes effektive roddebyde er defineret som den jorddebyde, ovenfor hvilken den tilgængelige vandmængde svarer til, hvad planterne maksimalt kan optage fra jorden.

En række jordkemiske faktorer kan påvirke roddybden og -væksten. En permanent eller temporær, høj grundvandsstand kan hindre rodnedtrængningen på grund af dannelse af giftige stoffer og iltmangel. Blandt de kemiske faktorer iøvrigt vil det ofte være mangel på næringsstoffer, der påvirker røddernes vækst. Der kan både være tale om en mindsning eller en forøgelse, afhængig af bl.a. plantearten og næringsstoffet. Rod/skud -forholdet på tørstofbasis øges af næringsstofmangel. De største udslag observeres som regel for makronæringsstofferne, i særlig grad kvælstof.

Vandkulturforsøg viser, at når planterne mangler et næringsstof øges røddernes evne til optagelse af næringsstoffet. Yderligere vil røddernes vækst kunne øges i zoner med højt næringsstofindhold (kompensatorisk vækst). Translokering af næringsstoffer i planten udligner imidlertid i større eller mindre grad denne effekt. En undtagelse herfra udgøres af Ca-ionen. Den generelt grunde rodudvikling i sandjorde kan ikke skyldes næringsstoffordelingen i jorden, idet de fleste agerjorde er velforsynede med næringsstoffer samtidig med at NO_3 , K og Ca er ret mobile.

Jordens tekstur og struktur er grundlæggende jordfysiske faktorer, som sammen afgør en række afledte fysiske forhold af betydning for rodvækst. Det drejer sig bl.a. om vandindhold, luftskifte, volumenvægt og mekanisk modstand, der er gensidig afhængige variable. Dette vanskeliggør i høj grad studiet af enkeltfaktorernes virkninger og vekselvirkninger. Jordtemperaturen er en anden fysisk faktor, som i det mindste i laboratoriet kan varieres uafhængigt af de andre variable.

Laboratorieforsøg viser, at der med hensyn til rodvækst findes et optimumsindhold på 10-20% ler i sigtede jorde. Ved lavere indhold låses sandpartiklerne i deres lejring og hæmmer derved røddernes længdevækst. Ved højere lerindhold hæmmes rodvæksten i stigende grad af kohæisionskræfter i leret. I naturligt lejrede jorde findes formentlig de samme forhold i sandjorde. Derimod vil struktur-dannelse og kontinuerte makroporer i lerjorde ofte afbøde lerindholdets virkning på rodvæksten.

Rent mekaniske kræfter synes således at spille en betydelig rolle for rodvækst specielt i sandjorde. Virkningen af mekanisk modstand er blevet karakteriseret nøjere i kunstige vækstmedier, hvor modstanden (trykket) har kunnet reguleres. En vigtig virkning er, at røddernes væksthastighed påvirkes stærkt af mekanisk modstand. Røddernes og cellernes længdevækst mindskes, medens deres diameter øges. Mekanisk modstand kan give anledning til en betydelig, kompensatorisk

rodvækst i områder, hvor modstanden er lille. Effekten af dette på plantens vækst afhænger af næringsstof- og vandtilgangen i rodmediet. De anatomiske ændringer af rødder genfindes i grovsandede jorde og peger sammen med de øvrige undersøgelsesresultater på, at mekanisk modstand er en primær årsag til grund rodvækst.

I karforsøg er der fundet en øget længdevækst hos rødder i sandjord, når volumenvægten sænkedes.

Jordens vandindhold påvirker både luftskiftet, den mekaniske modstand og planternes vandforsyning. Laboratorieundersøgelser tyder på, at rodvæksten i nogle tilfælde vil kunne begrænses af luftskiftet i sandjorde ved markkapacitet. Den mekaniske modstand mod rodvækst øges ved faldende vandindhold. Dette er formentlig den vigtigste effekt, så længe planternes vandforsyning ikke begrænses stærkt. Dette bevirker, at rødder fortrinsvis vokser i fugtige områder af jorden.

Temperaturforholdene i jord og atmosfære øver også en betydelig indflydelse på assimilatifordelingen mellem rod og skud. Virkningen af temperaturgradienterne i naturen er svær at beskrive. Den kombination af jord- og lufttemperatur, som giver den største skudvækst, giver normalt samtidig det laveste rod/skud -forhold.

2.2. Klima og plantevækst

I afsnit 2.1. er betydningen af jordbundsforholdene for rodsystemers vækst i sandjorde - og dermed for planternes vandforsyning - analyseret. I det følgende afsnit vil virkningen af tørkestress på de overjordiske plantedeles vækst blive behandlet. Planteskud og -rod skal selvsagt betragtes som et hele i relation til plantens vækst, hvor påvirkning af den ene del's funktion påvirker den anden del.

Dette kan gøres ved hjælp af en model, som f. eks. den af Passioura opstillede relation nævnt side 7. I en sådan relation må leddenes afhængighed af de vigtigste afgrøde-, klima- og jordbundsfaktorer derefter formuleres matematisk. Tørkes indflydelse på planteproduktion, vandforbrug og dermed WUE søges f. eks. beskrevet i modelform af Hansen et al. (1976). I modellen er rodsystemets funktion, vandforsyning (jvf. afsnit 2.1.); men det er klart, at tørke i praksis også kan påvirke planternes vækst på grund af nedsat næringsstofoptagelse gennem rodsystemet. Skuddets funktion er assimilatproduktion til skud- og rodvækst, medens den reproduktive vækst (HI) ikke behandles af Hansen et al. (1976), fordi modelafgrøden er italiensk rajgræs til slæt.

Modeller formuleres forskelligt efter deres anvendelsesområde (France & Thornley, 1984). De, der anvendes direkte i planteproduktionen, må bygge på viden og data, der er relativt sikre indenfor anvendelsesområdet (geografisk, afgrødemæssigt m.m.). Anvendelsen af parametre, der måles, må begrænses til et minimum af hensyn til data-indsamlingsarbejdet fra store geografiske områder. Indenfor vandingsområdet indgår ofte tre komponenter: En model for vandforbrug, en model for sammenhængen mellem vandforbrug og tørkestress og en model for sammenhængen mellem tørkestress og udbytte; se f.eks. Standhild (1973). Modeller, der anvendes i forskning og forsøg, kan indeholde flere parametre, som måles indenfor et lille areal eller eventuelt i laboratoriet. Formålet med disse modeller vil ofte være at belyse parametrenes indbyrdes sammenhæng og betydning og dermed bidrage til ny, målrettet forskning (Hansen et al., 1976) samt forbedringer af de anvendte produktionsmodeller; se f. eks. Legg et al. (1979).

Medens tørke er et upræcist, meteorologisk udtryk for en periode med nedbørsunderskud, må tørkestress angives ved kvantificerbare parametre, som kan relateres til udbyttet. Hvilke parametre, der vælges, afhænger bl.a. af dets tidligere nævnte modelvalg (Mogensen, 1981). Levitt (1980) definerer tørkestress som vandpotentiallet i plantens omgivelser. Dog indrømmer Levitt, at dette mål

kan være svært at anvende, fordi vandpotentialerne i atmosfære og jord oftest er forskellige og ikke af samme betydning for planternes udtørring. Denne udtørrings-belastning er udover tørkestresset bestemt af planternes homøostase med hensyn til vandindhold (Levitt, 1980). Udtørrings-belastning svarer til et lavt vandpotentiale (Ψ_p) i planternes væv. I plantecellerne udgøres Ψ_p ofte hovedsagelig af et osmotisk potentiale (Ψ_s) og et turgor potentiale (Ψ_t) (Jensen, 1982):

$$\text{Ligning 2.6 } \Psi_p = \Psi_s + \Psi_t$$

hvor højt vandpotentiale (Ψ_p) eller lavt osmotisk potentiale (Ψ_s) således betinger et højt turgor potentiale (Ψ_t), dvs. høj saftspænding.

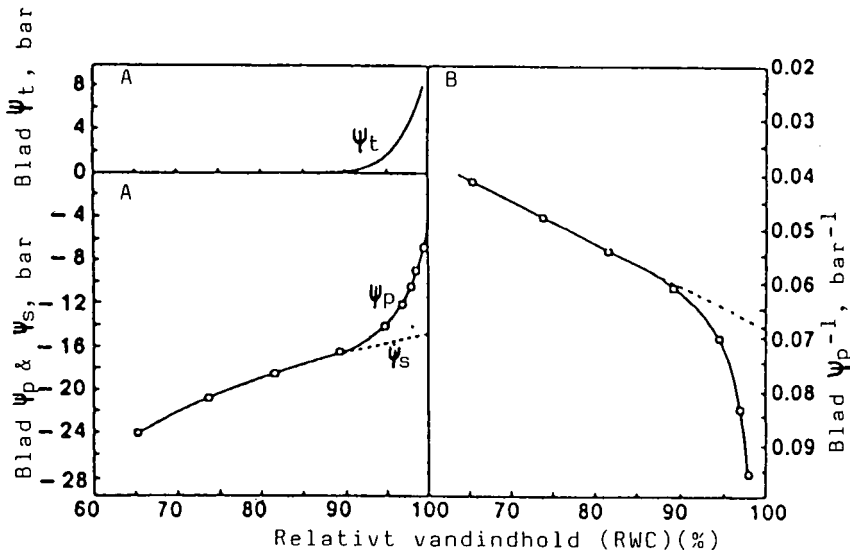


Fig. 2.8. Vandpotentialiet (Ψ_p) og dets komponenter Ψ_s og Ψ_t som funktion af relativt vandindhold (RWC) hos blad, Hsiao & Bradford (1983).

Fig. 2.8. viser hvorledes vandpotentialiet i et blad sænkes ved udtørring. Det relative vandindhold (RWC) angiver vævets aktuelle vandindhold i procent af vandindholdet ved fuld turgor. Levitt (1980) skelner mellem udtørrings-belastninger af fysiologiske processer i saftspændte planter ($\Psi_t > 0$)

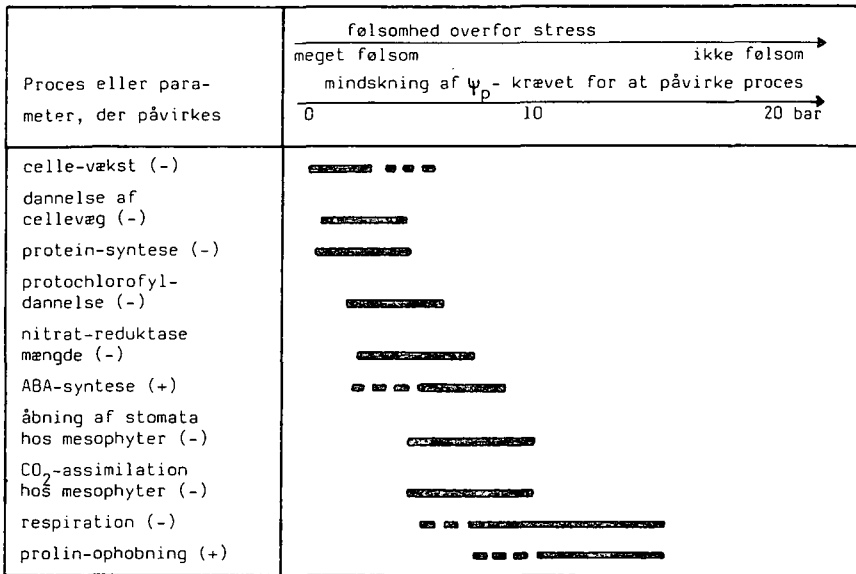
og i ikke saftspændte planter ($\Psi_t = 0$). I ikke saftspændte planter kan der endvidere opstå tørkeskader på vævs- og cellestrukturer (Levitt, 1980). Det er ikke muligt generelt at angive de kvantitative virkninger af disse fysiologiske belastninger og tørkeskader på udbytte og WUE hos forskellige afgrøder (Mogensen, 1981). I det følgende afsnit vil virkningerne af fortrinsvis mildt tørkestress på produktionsmæssigt vigtige, fysiologiske processer blive beskrevet.

2.2.1. Virkninger af tørkestress

Ifølge Borowitzka (1981) og Hsiao & Bradford (1983) vides kun meget lidt om, hvordan ændringer i fysiologiske processer udløses af tørkestress. Ændringerne kan være primære, dvs. direkte effekter af udtørring, eller sekundære, som udløses af andre fysiologiske forstyrrelser forårsaget af tørkestress (Levitt, 1980). Det er her ofte svært at skelne årsag fra virkning (Hsiao & Bradford, 1983). Fig. 2.9 viser, ved hvilket vandpotentiale (Ψ_p) i planternes væv en række vigtige processer påvirkes.

Den ændring, der først optræder ved svag udtørring, må formodes at være primær, medens de øvrige kan være primære eller sekundære. Hsiao & Bradford (1983) diskuterer, på hvilke måder, svag udtørring kan påvirke fysiologiske processer. Turgortrykkets aftagen medfører et fald i trykforskellen mellem cellernes indre og ydre. Dette er givetvis årsagen til, at cellernes strækningvækst mindskes, muligvis ved ændringer i transportprocesser gennem cellemembranen. Turgortrykket varierer stærkt ved ret små ændringer i relativt vandindhold (jvf. fig. 2.8) og forstærker således udtørringssignalet (Levitt, 1980). Selve turgortrykket betyder dog næppe noget for stofskifteprocesserne i cellerne. Det er uvist om koncentreringen af celleindholdet ved udtørring kan påvirke stofskifteprocesser (Hsiao & Bradford, 1983).

Tørkestress giver både korttids- og langtidseffekter på fysiologiske processer af betydning for planternes vækst og udvikling. Det er nødvendigt at integrere parametre for disse over tiden ved vurdering af effekternes kvantitative virkninger (Schulze & Hall, 1981).



Figur 2.9 Forskellige processers eller parametres følsomhed overfor tørkestress (udtørring). (+) eller (-) i venstre kolonne indikerer, at parameteren henholdsvis øges eller mindskes. Mod. e. Hsiao et al. (1976).

Cellevækst

Cellernes deling og strækningvækst er grundlaget for udviklingen af det assimilerende bladareal. Som vist i fig. 2.9 er cellevæksten meget følsom overfor fald i plantens vandpotentiale eller rettere turgorpotentiale. Reduceret plantehøjde og -vækst er da også det mest iøjnefaldende tegn på tørkestress-påvirkning hos afgrøder. Ifølge Hsiao & Bradford (1983) er den reducerede vækst først og fremmest et resultat af mindsket strækningvækst; selvom celledeling og celleantal ofte mindskes. Rent fysisk kan strækningvæksten beskrives ved ligning 2.7 (Hsiao & Bradford, 1983):

$$\text{ligning 2.7} \quad dV/Vdt = E_g (\psi_t - \psi_{t,t})$$

hvor V er cellevolumen, dV/Vdt er væksthastigheden og $\psi_{t,t}$ er en tærskelværdi for turgorpotentialet, hvorunder væksten standser; E_g er en udvidelseskoefficient. Flere undersøgelser har vist, at turgorpotentialet må være større end en

vis tærskelværdi ($\Psi_{t,t}$) for at strækingsvækst kan foregå. Der findes dog undersøgelser, som peger på, at E_g og $\Psi_{t,t}$ afhænger af vækstvilkårene (Hsiao & Bradford, 1983). Endvidere kan planten tilpasse sig lavt vandpotentiale ved at optage eller danne osmotika, som sænker det osmotiske potentiale og derved hæver turgorpotentialet (Turner, 1979; Morgan, 1984). Strækingsvæksten afhænger imidlertid også af en række andre fysiologiske processer herunder dannelse af cellevægsmateriale, væksthormoner og enzymer involveret i løsningen af bindinger i cellevæggene. Disse processer er dog mindre følsomme overfor udtørring end den fysiske strækingsvækst og kan muligvis forklares som sekundære, feed-back regulerede processer (Hsiao & Bradford, 1983).

Legg et al. (1979) anslog ved hjælp af modelberegninger over et vårbygforsøg i England, at tørkestress gennem hele vækstperioden reducerede udbyttet med ca. 40% på grund af et mindre bladareal end i vandede led. Lukning af stomata blev kun anslået til at reducere udbyttet med ca. 5%. Det mindre bladareal var et resultat dels af mindsket cellevækst, dels af tidligere modning. Mindsket cellevækst kan således være en væsentlig årsag til udbyttenedgang som følge af tørkestress.

Osmotisk tilpasning

Osmotisk tilpasning eller osmoregulering betegner en akkumulering af osmotisk aktive stoffer i planteceller som følge af tørkestress (Hsiao et al., 1976; Morgan, 1984). Osmotisk tilpasning sænker således det osmotiske potentiale (Ψ_s) udover, hvad mindsket relativt vandindhold betinger, jvf. fig. 2.8.

Det osmotiske potentiale i en opløsning afhænger (tilnærmet) af mængden af opløste stoffer og ioner (n_s , mol) på følgende måde (se f. eks. Hsiao & Bradford, 1983):

$$\text{ligning 2.8} \quad \Psi_s = -(RTn_s/V_v)$$

hvor R er gaskonstanten ($8,314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$), T er den absolutte temperatur (K) og V_v er mængden af vand i opløsningen (m^3).

Det er i de senere år blevet kendt, at osmotisk tilpasning er et almindeligt forekommende fænomen i planteriget (Hsiao et al., 1976; Aspinall & Paleg, 1981; Borowitzka, 1981). Osmotisk tilpasning muliggør hel eller delvis bevarelse af turgortrykket ved daglige eller længerevarende fald i planternes vandpotentiale

(Ψ_p) (Morgan, 1984). Det er imidlertid omdiskuteret, om osmotisk tilpasning udgør et tørkeresistenstræk, eller blot er et udtryk for, at en plante er stress-påvirket. Fordele og ulemper ved osmotisk tilpasning vil blive diskuteret i afsnit 4.

Selvom forskellige forfattere ikke angiver, ved hvilket tørkestress osmotisk tilpasning indtræder, må denne tilpasning være omtrent ligeså følsom som strækningsvæksten, når den kan udløses af daglige svingninger i Ψ_p .

De osmotiske aktive stoffer, der akkumuleres, er dels organiske stoffer bl.a. sukkerstoffer og aminosyrer dels uorganiske ioner (Borowitzka, 1981; Morgan, 1984). Stofferne kan enten transporteres ind i cellerne eller dannes i cellerne. Begge processer er energikrævende og forudsætter, at stofferne kan tilbageholdes i cellerne imod en koncentrationsgradient (Borowitzka, 1981).

Kaliumionen er, ligesom mange lavmolekylære, organiske stoffer, et eksempel på et stof, der transporteres rundt i planterne og optages i vævene under den osmotiske tilpasning. Der er meget, der tyder på, at denne optagelse er aktiv og drives af en protongradient over cellemembranen (Läuchli & Pflüger, 1978; Mengel & Kirkby, 1980; Reinhold et al., 1984).

Reinhold et al. (1984) mener, at denne aktive protonudskillelse er følsom for ændringer i trykgradienten over cellemembranen og således både virker som detektor og effektor i denne form for osmotisk tilpasning.

Kalium-ionen udgør sammen med organiske og uorganiske anioner en væsentlig del af de osmotisk aktive stoffer i de fleste planter under gode kalium- og vandforsyningsforhold (Läuchli & Pflüger, 1978; Mengel & Kirkby, 1980; Borowitzka, 1981; Jensen, 1982). Leigh & Johnston (1983a+b) fandt under sådanne forhold, at vårbyg indeholdt en K-koncentration på ca. 200 mM i skuddene. Dette svarer, inklusive anioner, til et osmotisk potentiale (iflg. ligning 2.8) på 5-10 bar. Weimberg et al. (1982) fandt hos *Sorghum bicolor*-planter udsat for saltstress i rodmediet, at prolinophobning i bladene først fandt sted, når koncentrationen af monovalente kationer - hovedsagelig K - oversteg ca. 200 mM. Mukherjee (1980) fandt ligeledes en stimulerende effekt af K på prolinakkumuleringen i majsblade under tørkestress. Disse resultater peger på, at K spiller en væsentlig rolle for det osmotiske potentiale, osmotisk tilpasning og dermed turgortrykket i situationer uden såvel som med tørkestress.

Prolin er et eksempel på et lavmolekylært, organisk stof, som dannes i plantecellerne. Det ophobes i mange plantearter under tørkestress (Aspinall & Paleg, 1981) og bidrager til sænkningen af det osmotiske potentiale (Weimberg et al.,

1982). Prolins fysiologiske rolle og biokemiske omsætning under tørkestress er nyligt beskrevet af Shevyakova (1984), og tidligere af bl.a. Aspinall & Paleg (1981) og Stewart (1981). Prolin kan ophobes i meget høje koncentrationer - op til 10% af bladtørstof (Aspinall & Paleg, 1981). Ifølge Shevyakova (1984) kan akkumuleringen bl.a. skyldes forstyrrelser af de feed-back regulerede, allosteriske enzymer, der deltager i biosyntesen; mindskelse af membran-permeabiliteten hos mitochondrierne, hvor prolin nedbrydes; samt følsomhed hos de nedbrydende enzymer overfor uorganiske ioner. Sidstnævnte forhold kunne forklare K's rolle, men Aspinall & Paleg (1981) mener ikke, at dette forhold er det væsentligste for prolinophobningen.

Prolin nedbrydes hurtigt efter ophør af tørkestress (Aspinall & Paleg, 1981; Wyn Jones & Storey, 1981). Andre organiske stoffer involveret i osmotisk tilpasning f.eks. betainer aftager væsentlig langsommere i koncentration (Wyn Jones & Storey, 1981).

Hormonal balance

I blade, der mister saftspændingen p.g.a. tørkestress, stiger indholdet af abscisinsyre (ABA) kraftigt - ofte op til 40 gange det normale indhold. Indflydelsen af dette, på en række af plantens livsytringer, er imidlertid først blevet erkendt i de senere år (Milborrow, 1981). Milborrow (1981) har fremsat den hypotese, at ABA-indholdet i bladene reguleres af chloroplastmembranerne. Ifølge Milborrow øges deres permeabilitet under tørkestress, hvorved ABA spredes til cytoplasma og syntesen stimuleres fra syntesestederne i chloroplasterne. Herudover er der ikke redegjort for, hvordan udtørring kan udløse dannelsen af ABA. Udfra krydsningsundersøgelser er det sandsynliggjort, at generne, der styrer ABA-dannelsen, findes i cellekernen (Quarrie, 1981; Henson, 1984; Innes et al., 1984).

Milborrow (1981) refererer undersøgelser, som viser, at ABA-akkumuleringen udløses af vandpotentialer i bladene på -8 til -10 bar - sammenlign fig. 2.9. Da ABA-dannelsen synes at hænge sammen med tab af turgor, må denne tærskelværdi formentlig variere afhængigt af bladenes osmotiske potentiale. ABA translokteres i planternes phloem og xylem (Zeevart & Boyer, 1984).

Det synes fastslået, at ABA er en afgørende faktor for stomatas lukning via regulering af læbecellernes iontransport (Hsiao & Bradford, 1983). ABA påvirker endvidere bladfaldet under tørkestress (Greulach, 1973). Det er muligt, at ABA spiller en mere generel rolle som koordinator af planternes reaktioner mod tør-

kestress, og iøvrigt også andre former for stress (Hsiao & Bradford, 1983).

Forøgelse af rod/skud-forholdet, røddernes ionoptagelse og -transport og osmotisk tilpasning under tørkestress bestemmes muligvis af ABA (Hsiao & Bradford, 1983). Det er dog sandsynligt, at osmotisk tilpasning ikke afhænger af ABA p.g.a., at ABA er mindre udbredt i planteriget (Aspinall & Paleg, 1981), og ABA-akkumuleringen er mindre følsom overfor tørkestress.

Planternes hormonale balance under tørkestress bør givetvis betragtes i helhed, idet der synes at være betydelig samvariation i koncentrationerne af ABA og andre hormoner. Dette tyder på en høj grad af koordination af planternes livsytringer under tørkestress, hvilket med tiden kan lede til en større, samlet forståelse (Hsiao & Bradford, 1983).

Fotosyntese

Planternes nettofotosyntese er et resultat af to modsat rettede processer: Bruttofotosyntese og respiration, hvor sidstnævnte atter kan deles i mørkerespiration og fotorespiration. Mørkerespirationen aftager ifølge de fleste undersøgelser ved udtørring (Slatyer, 1973a; Levitt, 1980). Levitt nævner en sænkning på 30-40%, når turgortrykket aftager til nul. Fotorespirationen aftager også ifølge Kriedemann & Downton (1981) men mindre end det tilsvarende fald i fotosyntesen ved tørkestress. Fotorespirationen er netop blevet tillagt særlig betydning under tørkestress, idet overskydende energi fra de fotokemiske processer herved kan afledes uden at skade planternes fotosyntese-apparat (Kriedemann & Downton, 1981). For begge respirationsprocesser gælder imidlertid, at reduktionen delvis kan opvejes af den temperaturstigning, der ofte er en anden følge af tørkestress (Slatyer, 1973a; Kriedemann & Downton, 1981).

Bruttofotosyntesen er under gode vandforsyningsforhold ofte begrænset af lysindstrålingen. Under tørkestress vil bruttofotosyntesen imidlertid blive begrænset af CO_2 tilgangen, idet nedsættelse af transpirationen ved lukning af stomata samtidig udelukker diffusion af CO_2 . Dette har generelt været anset for årsagen til nedgangen i bruttofotosyntesen under tørkestress (Slatyer, 1973b; Sivakumar & Virmani, 1980; Kramer, 1983). Der findes imidlertid en indre mesophylmodstand mod CO_2 -optagelse i assimilerende plantedele. Denne består dels af modstand mod CO_2 -diffusion i apoplast og symplast dels modstand mod optagelse af CO_2 i fotosyntesens mørkeprocesser (Kriedemann & Downton, 1981). Nyere undersøgelser tyder på, at mesophylmodstanden kan øges ved svag udtørring og således nedsætte fotosyntesen (Boyer & McPherson, 1975; Hsiao et al., 1976; Bunce, 1977; Kriedemann & Downton, 1981; Kramer, 1983). Dette er specielt

uheldigt, da transpirationen ikke samtidig nedsættes, men betydningen for planteproduktionen er stadig ret ukendt. Stærkere udtørring fører til irreversible beskadigelser af chloroplasternes fotosyntese-apparat (Levitt, 1980; Kriedemann & Downton, 1981).

Lukning af stomata under forbigående tørkestress er planternes eneste mulighed for at undgå direkte tørkeskader, og dette må som tidligere nævnt formodes at nedsætte bruttofotosyntesen (Levitt, 1980). Mansfield & Davies (1981) har opdelt stomatas reaktioner på tørkestress i to afdelinger. I den første afdeling er der udelukkende tale om reaktioner på atmosfæriske forhold under gode vandforsyningsforhold, hvor planterne er saftspændte. Stomatas åbning øges her af lys, lav CO_2 -koncentration og høj relativ luftfugtighed. Reaktionerne er dog ikke nødvendigvis de samme hos alle arter (Mansfield & Davies, 1981). Jensen (1982) fandt således ingen indflydelse af CO_2 -koncentrationen hos havebønne. I den anden afdeling er der tale om, at stomata lukker ved tab af plantens eller bladets turgor. Denne reaktion udløses som tidligere omtalt ved akkumulering af ABA og medfører en hurtig stigning i stomatamodstanden. Læbecellerne har et meget højt indhold af kaliummalat og dermed lavt osmotisk potentiale, når stomata er åbne (Mansfield & Davies, 1981). Ifølge Mansfield & Wilson (1981) er det troligt, at ABA påvirker den aktive K-optagelse i læbecellerne, der formentlig foregår som omtalt i afsnittet om osmotisk tilpasning.

Tørkestress har også langtidseffekter på stomata. Schulze & Hall (1981) rapporterer om ændrede stomatareaktioner på luftfugtighed efter længere tids tørkestress. McCree (1974), Simmelsgaard (1976), Thomas et al. (1976), Cutler & Rains (1977) og Garrity et al. (1984) har fundet, at stomatas følsomhed overfor fald i bladvandpotentiallet nedsættes af tørkestress. Dette kan muligvis skyldes osmotisk tilpasning (Garrity et al., 1984) eller ændret følsomhed overfor ABA (Mansfield & Davies, 1981).

Reproduktiv udvikling

Planternes væv eller organer er mest følsomme overfor tørkestress i deres aktive udviklingsfaser (Slatyer, 1973a; Begg & Turner, 1976). I forbindelse med planternes reproduktive udvikling kan man skelne mellem tre faser (Slatyer, 1973a). Den første er initieringen og udviklingen af blomsteranlæg, hvor den potentielle frøsætning bestemmes. Den anden er selve blomstringen og bestøvningen, hvor den aktuelle frøsætning afgøres; og den tredje fase er frøudviklingen eller kernerne, hvor frøvægten bestemmes. En fjerde fase, sideskudsdannelsen,

som er ligeså vigtig for arealudbyttet (Begg & Turner, 1976) vil ikke blive nærmere behandlet, da den tilhører det vegetative stadie. Det skal dog påpeges, at sideskudsdannelsen hos mange arter kan foregå sideløbende med de reproduktive faser og eventuelt helt eller delvist udligne en kortere tørkeperiodes mindskede frøsætning.

Fischer (1973) fandt i klimakammerforsøg med hvede, at antallet af kerner pr. aks var mest følsomt overfor udtørring (målt ved stænglens vandpotentiale) ca. 10 dage før skridning. Antallet af kerner pr. småaks aftog, når stænglens vandpotentiale havde været mindre end ca. -12 bar. Fischer (1973) satte reduktionen i forbindelse med en hæmning af støvdragernes pollenmoderceller, som udvikles i den nævnte periode. Fischer (1973) viste endvidere, at det såkaldte source/sink -forhold (bladareal pr. kerne) øgedes af tørkestress forud for skridning men mindskedes af tørkestress efter skridning. I eksperimenterne var kernevægten positivt korreleret med source/sink -forholdet. Kernevægten nærmede sig en øvre grænse med voksende source/sink -forhold, hvilket indikerede en maksimumkapacitet med hensyn til assimilant-indlejring.

Hos en anden kornart, majs, fandt Stewart et al. (1975), at især blomstringsperioden var følsom overfor fordampningsunderskud. Dette beror givetvis på den specielle blomstringsbiologi hos majs, hvor pollenkornerne spirer og vokser let hæmmes (Maurer et al., 1979). Dette forhold samt støvdragerne og griflernes reducerede vækst under tørkestress kan generelt være årsag til nedsat frøsætning i blomstringsfasen (Slatyer, 1973a; Boyer & McPherson, 1975). En sådan effekt er også fundet hos bl.a. byg (Day & Thompson, 1975) og ris (Cruz & O'Toole, 1984).

Tørkestress i kernefyldningsfasen kan begrænse udbyttet, såfremt mulighederne for indlejring af assimilant ikke udnyttes optimalt. Disse muligheder kan imidlertid være begrænset af andre årsager herunder de tidligere nævnte. Kilderne til kernetørstoffet er fotosyntesen dels i akset dels i resten i planten samt reserver i planten dannet før blomstring (Slatyer, 1973a). Reservernes andel anses ofte for lille (Slatyer, 1973a) men kan tilsyneladende variere meget afhængigt af vækstforhold og planteart (Biscoe et al., 1975; Boyer & McPherson, 1975; Turner & Begg, 1981; Aggarwal & Sinha, 1984). Tørkestress øger reservernes relative andel af kernetørstoffet, idet fotosyntesen hæmmes betydeligt mere af tørkestress end translokeringen af assimilant (Turner & Begg, 1981). Sorter, der danner en stor del af kernen fra reserver, vil således være modstandsdygtige overfor tørkestress i kernefyldningsfasen. Aggarwal & Sinha (1984) fandt ved hjælp af isotopteknik, at 33% af kernetørstoffet i en tørkeresistent hvedesort

stammede fra reserver mod 22% i en mindre modstandsdygtig sort, når begge udsattes for tørkestress. Endelig vil tørkestress ofte fremskynde modningen og derved nedsætte kerneindlejringen (Slatyer, 1973a).

2.2.2. Konklusion (Klima og plantevækst)

Gennemgangen i dette afsnit viser, at tørke påvirker en lang række af planternes livsyttringer. Det er ukendt, hvordan mange af disse ændringer udløses. Påvirkningen af trykgradienten over cellemembran og -væg er i enkelte tilfælde blevet udpeget som udløsende faktor. I mange tilfælde er der formentlig tale om sekundære vekselvirkninger mellem stofskifteprocesser.

I afsnittet er enkelte fysiologiske processer udvalgt og beskrevet. Disse spiller en stor rolle for skuddenes produktion og påvirkes ret let af tørke. Cellernes strækningsvækst er af afgørende betydning for udviklingen af det assimilerende bladareal men uhyre følsom overfor tørkestress. Fotosyntesen påvirkes først af moderat tørkestress. Osmotisk tilpasning er en ret nyopdaget proces, der imidlertid forlener planternes vandrelationer med en vis dynamik, som kan vise sig at have stor indflydelse på planternes reaktion og tilpasning overfor tørke. Dannelsen af reproduktive organer og translokering af assimilater til frøene afgør udbyttet i frø og kornafgrøder. Hormoner, specielt abscisinsyre, synes at styre mange af reaktionerne på tørkestress. Faktorer, der øver indflydelse på fordelingen af assimilater mellem rod og skud, har tidligere været omtalt (afsnit 2.1).

Koordinationen af planternes mange reaktioner på tørkestress indebærer et håb om, at relativt simple, mekanistiske produktionsmodeller kan skabes på et fysiologisk grundlag (Hsiao & Bradford, 1983). Ved hjælp af sådanne modeller er det muligt at udpege processer, der i en given tørkesituation og afgrøde er særlig vigtige for produktion og vandforbrug. Afsnit 4 vil omhandle mulighederne for at påvirke sådanne processer i gunstig retning ved kulturtekniske metoder.

3. Dybere rodudvikling

Der findes såvel i ind- som udland en betydelig interesse for at udvikle kulturtekniske metoder med det hovedformål at øge roddybden i agerjorde. Dette gælder både sandjorde, hvor roddybden generelt er lille p.g.a. tekturen, og jorde hvor rodnedtrængningen er hæmmet af andre årsager. Dræning udgør formentlig det mest kendte eksempel (Aslyng, 1980). Disse metoder skal sikre

afgrødernes vandforsyning specielt under tørke samt gerne medvirke til en større næringsstof-optagelse og en mindre udvaskning.

Passioura (1983) har dog stillet spørgsmålstegn ved nytten af et dybt rodsystem, idet en øget rodvækst kræver et øget assimilats- og vandforbrug, der måske ikke dækkes af den øgede rodvækst. På grovsandet jord vil en forøgelse af den effektive roddybde på 10 cm måske kunne skaffe f. eks. en bygafgrøde 4x5 mm ekstra vand i en sæson. Dette vil kunne give en øget tilvækst på ca. 400 kg bygkerne (Gregersen & Olesen, 1983) og ca. 900 kg tørstof ialt. Ifølge ligning 2.1. vil den øgede roddybde imidlertid fordoble rodsystemets størrelse, hvis det antages af f i ligningen er konstant og rodintensiteten halveres for hver 10 cm dybde. Dette vil kræve mindst 1000 kg tørstof plus assimilats til vedligehold. Det er dog usandsynligt at f vil være konstant, hvis den effektive roddybde øges ved kulturtekniske metoder eller forædling. Endvidere øges rodfinheden (m rod/g rodtørstof) med dybden (Nielsen, 1980b).

Dette afsnit vil især omhandle metoder til at øge roddybden og vandoptagelsen på (ofte veldræned) sandjorde. Analysen vil tage udgangspunkt i udførte markforsøg med ovennævnte formål samt i konklusionerne i afsnit 2.

På sandjorde er der i efterkrigstiden udført mange dybdebehandlingsforsøg (pløjning eller grubning) eventuelt med tilførsel af organiske materialer eller næringsstoffer. Dette har ofte været forsøg, hvor alene udbyttet er blevet fulgt i en årrække. Manglen på kvantitative rodundersøgelser har vanskeliggjort en slutningsdragning om årsagerne til ændringer i udbyttet, hvilket allerede Gliemeroth (1953) påpegede. En sammenhæng mellem årsvariationen i nedbør og udbytte har ofte været eneste indikator på, om metoderne har haft den efterstræbte virkning på roddybde og eventuelt jordens vandholdende evne.

Virkningerne af sædskifte og dertil knyttede biotiske og abiotiske jordbunds faktorer på rodudvikling og vandoptagelse på sandjord har været genstand for meget få undersøgelser. Tilsvarende gælder for virkningerne af nedbørsfordeling og vanding.

Metoder til rodbestemmelse.

Der har været anvendt en række metoder i studiet af rodvækst i naturlige profiler i marken. Disse metoder er sammenfattende beskrevet af Böhm (1979). Metodevalget afhænger i høj grad af formålet med undersøgelsen. Et betydeligt antal ældre undersøgelser har relateret forfrugt-værdien af forskellige

kulturplantearter til deres (efterladte) rodmængde (Simon & Eich, 1955). I sådanne undersøgelser er rodmassen (askefrit tørstof eller tørstof) i de øvre jordlag oftest blevet bestemt ved udvaskningen af jordprøver. Når det gælder udnyttelse af jordens vand- og næringsstofreserver, er rodtybden imidlertid vigtig. Dertil kommer rodmængden i de enkelte jordlag, jvf. definitionen af effektiv rodtybde i afsnit 2. Røddernes overfladeareal er her et bedre mål for vand- og næringsstoffoptagelsesevnen end rodmassen (Tachibana & Ohta, 1983).

Rodlængden kan ret simpelt bestemmes i udvaskede jordprøver ifølge Newmann's (1966) metode, og rodlength og overfladeareal er ofte stærkt korrelerede. Derfor anvendes rodlength pr. cm^3 jord tit i undersøgelser af røddernes funktion som organ for vand- og næringsstoffoptagelse.

Prøver til bestemmelse af rodmængderne i forskellige dybder kan udtages direkte med jordbor fra jordoverfladen. Dette giver dog ikke de samme oplysninger om rodvækstens afhængighed af biologiske kanaler, aggregatdannelse og horisont-inddeling som prøveudtagning i forbindelse med en profiludgravning (Böhm, 1979). Profiludgravning og visuel bedømmelse af rodmængderne i forskellig dybde har været meget anvendt i ældre forsøg (bl.a. Goedewagen et al., 1955; Olsen, 1958).

Tracer-metodik med radioaktive isotoper har fundet en del anvendelse i rodstudier. Disse kan deles i to hovedgrupper (Oza et al., 1980). I den første anbringes isotoper i forskellig dybde i jorden og aktiviteten i planternes overjordiske dele måles. Herved kan den maksimale rodtybde fastslås. I den anden injiceres isotopen i planteskuddet og aktiviteten i udtagne jordprøver måles. Herved kan bl.a. rodfordelingen bestemmes. Den første metode har bl.a. været anvendt af Haahr et al. (1965) og Haahr (1969) til bestemmelse af rodtybden hos kulturplanter på grovsandet jord samt af Paasikallio (1976) til at følge røddernes dybdevækst gennem sæsonen. Den anden metode synes imidlertid mere velegnet og sikker til bestemmelse af rodlength i jordlagene (Oza et al., 1980) og kan tillige beskrive røddernes rumlige fordeling (Fusseder, 1983).

Der har endvidere været arbejdet en del med metoder, hvor rodmængden i jordlagene har kunnet følges gennem sæsonen. Dette kan lade sig gøre ved at frilægge en profil og forsyne den med en glasplade som forside (bl.a. Durrant et al., 1973). En mere raffineret metode er at nedsætte glastrør i jorden, hvorefter rodvæksten følges med en linse tilsluttet en videooptager (Upchurch & Ritchie, 1983). Disse metoder rummer en betydelig risiko for, at rodvæksten langs glasoverfladen er anderledes end i resten af jorden (Durrant et al., 1973).

Endelig vil det være relevant at supplere de direkte rodundersøgelser med måling af vandoptagelsen, når formålet er at undersøge rodsystemets vandoptagelsesevne. Dette kan f. eks. gøres med tensiometre eller neutron-metoden. Vandoptagelsen fra jordlagene afhænger dels af de relative rodintensiteter i lagene dels af deres udtørningsgrad og eventuelle forskelle i røddernes effektivitet, jvf. diskussionen i afsnit 2.1. Flere forhold bevirker, at målinger af vandoptagelse ikke kan stå alene. For det første kræver metoderne en vis udtørring af jorden. For det andet er der en række tekniske vanskeligheder; og for det tredje kan det være svært at fastlægge den effektive rodgybde selv udfra præcise målinger. Vanskelighederne ved tensiometermåling består i, at rødderne kan følge tensiometeroverfladen og eventuelt forgrene sig omkring det keramiske hoved. Derved findes et lavere vandpotentiale end i den omgivende jord i samme dybde. Måling med neutronmetoden har bl.a. været udført af Haahr et al. (1965), Haahr (1968) og Durrant et al. (1973). Vanskeligheden består her i det ret store og variable målevolumen, som ikke kan føre til en nøjagtig fastlæggelse af den effektive rodgybde (Haahr et al., 1965; Haahr, 1968) medmindre udstyret udvikles yderligere (Haahr et al., 1965).

3.1. Jordbehandlingens indflydelse

I det følgende omtales forsøg med dyb jordbearbejdning i forskellige lande hovedsagelig på sandede jordtyper. Oftest drejer det sig om pløjning eller grubning til større dybde end pløjelaget eventuelt med iblanding af organisk stof eller næringsstoffer.

Hedeselskabet har herhjemme gennemført en række forsøg med dyb jordbehandling og inkorporering af organisk materiale i underjorden. I sandjorde med al-lag har det været svært at få en reel sammenligning mellem behandlede og ubehandlede parceller, fordi dybdebehandlings-virkningen ofte har rakt uden for parcellerne (Krøigaard, 1969); specielt har drænvirkningen været nævnt i den forbindelse (Jensen, 1964).

De første, orienterende forsøg anlagt med håndredskaber (Olsen, 1958; Jensen & Øvig, 1960) viste, at store merudbytter kunne opnås på sandjorde, hvor dybere-liggende lag af ler eller humus kunne blandes op i sandet ved behandlingen. Det samme gjaldt, hvor rodnettet kunne bringes i kontakt med et permanent højt grundvandsspejl ved opblanding eller løsning af sand eller ved brydning af rodstandsende al-lag. Olsen (1958) undersøgte rodgybden visuelt ved udgravning

af profiler i behandlingerne. Han fandt, at grovsandede lag standsede røddernes nedtrængning, og at blanding med ler eller humus afhjalp dette og sikrede afgrøderne en større tilgængelig vandmængde.

På en grovsandet jord uden lerlag fandt Olsen (1958) tilsvarende et stort merudbytte for opblanding af muldlaget til 50 eller 80 cm dybde. Dette merudbytte kunne ikke forklares udfra den øgede vandmængde i rodzonen. Senere undersøgelser (Andersen, 1962) viste, at merudbyttet formentlig skyldtes kapillært hævet vand fra det ret højt beliggende grundvandsspejl. Opblanding af muldlaget med sand fra underjorden øgede risikoen for vinderosion og sænkede næringsstofindholdet i pløjelaget (Olsen, 1958). Opblanding til mindre end 2% humus påvirkede rodvæksten i negativ retning (Andersen, 1962).

Jensen & Øvig (1960) fandt i 15 forsøg på lerfattige sandjorde, heraf 10 albundne, at udbyttet i de flerårige sædskifter øgedes ca. 5-20% ved dydbearbejdning. De bedste resultater opnåedes, hvor muldlaget blev bibeholdt i overfladen og underjorden alene løsnet. Forsøgsresultatet fra 11 maskinelt anlagte dydbearbejdningsforsøg (Jensen, 1964) har yderligere udbygget disse foreløbige konklusioner. 9 af disse forsøg var anlagt på podzoljorde og 2 på lagdelte jorde. Der blev afprøvet forskellige maskintyper. Dybpløjning viste også her såvel en gavnlig som en skadelig virkning. Den gavnlige virkning kunne sættes i forbindelse med en bedre rodudvikling og større vandoptagelse, idet den især kom frem i tørre år og i tørkefølsomme afgrøder. Under disse forhold gav dybpløjning et bedre resultat end grubning. Den skadelige virkning viste sig især i de første år efter dybpløjning ved dårlig spiring og langsom afgrødeetablering formentlig p.g.a. fortynding af pløjelagets muld- og næringsstofindhold.

Jensen (1964) formoder, at der tillige i våde år har været en betydelig drænvirkning, som har muliggjort en tidligere såning. I disse år har grubning givet ligeså godt eller bedre resultat end dybpløjning.

Grubning gav i alle 9 forsøg på podzoljorde et større eller mindre merudbytte i forhold til ubehandlede parceller, medens dybpløjning gav et merudbytte i 5 af forsøgene som gennemsnit af en årrække. Dybpløjning øgede dyrkningssikkerheden især i græs- og kornafgrøder. I forsøgene blev der målt næringsstofindhold i jorden, og der blev angivet retningslinier for gødskning af dydbearbejdede jorde. Forsforsyretallet steg i de dybpløjede led i forhold til normalt behandlede, hvilket var uventet. Jensen (1964) mener, at det skyldes en større

optagelse fra underjorden p.g.a. dybere rodudvikling. Konklusionerne i den endelige opgørelse af forsøget (Jensen, 1971) svarer til de her refererede (Jensen, 1964).

Hedeselskabet har siden udført forsøg med tilførsel af fosfor (Øvig, 1975), næringsberiget sphagnum (Øvig, 1979) og halm (Larsen & Øvig, 1979) til underjorden.

Tre af forsøgene med fosforgødning blev udført på sandjorde (Øvig, 1975) heraf to hedeslettejorde med al-lag og en meget lerfattig, marin aflejring (hævet havbund). Tilførsel af fosforgødning til pløjelaget gav som regel bedre udbytteresultater end dyb inkorporering af gødningen. Dette skyldes sandsynligvis en bedre udnyttelse i de lag, hvor rodængden og -aktiviteten er størst (Øvig, 1975). Dybpløjning til 70 cm dybde af den ene hedeslettejord gav et negativt udbytteresultat i de fleste år og afgrøder. På de to andre sandjorde kombineredes fosforgødsningen med fræsning af underjorden i 25-50 cm dybde. Denne jordløsning øgede ofte udbyttet, uanset på hvilken måde fosforgødningen blev tilført.

I forsøget med næringsberiget sphagnum (Øvig, 1979) blev tilførsel til pløjelaget kombineret med nedfræsning i 25-50 cm dybde på 2 grovsandede jorde.

Fræsning af underjorden alene sænkede kun volumenvægten i dette lag kortvarigt. Denne jordløsning gav merudbytter på 12 og 14 hkg tørstof i bederoe det første år. I de følgende år aftog merudbyttet i korn for denne behandling ret hurtigt.

Tilførsel af 500 m³ sphagnum pr. ha til underjorden gav i det ene forsøg et merudbytte på 33 hkg tørstof i bederoe (i forhold til tilførsel til muldlaget alene). Merudbyttet i tre efterfølgende kornafgrøder var ca. 2 hkg kerne med en tendens til faldende merudbytte. Indholdet af plantetilgængeligt vand i jorden blev ikke påvirket ret meget af sphagnum. Ca. 75% af den tilførte mængde sphagnum blev nedbrudt i løbet af de fire år.

I det andet forsøg mislykkedes etableringen af roeafgrøden, hvor der var tilført sphagnum til over- og underjord, hvorfor merudbyttet for dyb inkorporering ikke kan angives. Merudbyttet i korn var i de følgende tre år ca. 2 hkg kerne. I dette forsøg øgedes den plantetilgængelige vandmængde en smule ved tilførsel af sphagnum. Løsningseffekten af sphagnum holdt sig ud over den 4-årige forsøgsperiode. Målinger af afgrødernes vandoptagelse tydede på at roddybden var 50-60 cm uafhængig af sphagnum- og løsningsbehandlingerne.

I begge forsøg var merudbyttet for dyb løsning og tilførsel af sphagnum størst i tørre år.

I forsøget med halm til jordforbedring af sandjord (Larsen & Øvig, 1979) var de tre forsøgsjorde al-bundne, grovsandede hedeslettejorde. 24-144 tons halm pr. ha blev anbragt i et lag under pløjelaget ved hjælp af en specialkonstrueret plov. Den ene forsøgsjord blev endvidere dybpløjet til 70 cm dybde. Denne dybpløjning nedsatte udbyttet. Halmtilførsel var delvis i stand til at ophæve den skadelige virkning af dybpløjning.

På de to andre forsøgsjorde var der et merudbytte for halmbehandlingen på 3-4 hkg kerne pr. ha som gennemsnit af 5 år. Merudbyttet var størst i tørre år og viste en faldende tendens med tiden. Halmmængderne havde tilsyneladende ikke nogen afgørende indflydelse på udbyttets størrelse. Det ene forsøg var vandet i vækstsæsonerne, hvorfor hele merudbyttet ikke kan skyldes en bedre forsyning af vand til afgrøderne i de halmbehandlede led.

Der blev ikke påvist nogen negativ kvælstofeffekt af halmbehandlingerne. Det procentiske N-indhold i afgrøderne var næsten ens, således at de større afgrøder i de halmbehandlede led fjernede mere N end i normalt behandlede led.

Halmlaget kunne indeholde godt 3 mm tilgængeligt vand pr. cm, hvilket kan have haft betydning under tørke i de uvandede forsøgsled. Halmens nedbrydning forløb langsommere end man finder ved inkorporering i pløjelaget. Halveringstiden var 3-4 år. Det er uklart, om dette skyldes en lille biologisk aktivitet i underjorden, eller om mangel på næringsstoffer eller andre faktorer begrænsede nedbrydningshastigheden.

I DDR har bl.a. Lindner (1974) undersøgt hvilket maskinel og udstyr, der giver den mest effektive dybdeløsning. Frielinghaus et al. (1976) og Frielinghaus & Spitzl (1976) har undersøgt, om løsningseffekten kan opretholdes ved inkorporering af NPK-gødning til fremme af rodvæksten.

Disse forsøg er dog udført på lerjorde eller på sandjorde med ler i underjorden. Frielinghaus et al. (1976) fandt i kar- og markforsøg på en sandjord på lerunderlag (Tieflehm-Fahlerde), at optagelsen og udnyttelsen af NPK-gødning ikke var ret meget påvirket af placeringsdybden (0-60 cm) under forudsætning af et vist næringsstofindhold i pløjelaget.

Faren for udvaskning øgedes dog ved dyb placering. Ved optimal gødskning af pløjelaget gav dybdeløsning et betydeligt merudbytte. Dette tilskrev Frielinghaus et al. (1976) især en dybere rodudvikling (Frielinghaus & Spitzl, 1976) og dermed forbedret vandforsyning i tørkeperioder. Dybdeløsning øgede

fosforoptyagelsen og N-mineraliseringen. Frielinghaus & Spitzl (1976) fandt, at specielt dyb placering af N-gødning øgede siderodsdannelsen i det behandlede jordlag dog afhængigt af plantearten. Nedenunder det behandlede jordlag var rodsmængden til gengæld mindre end ved normal gødskning af pløjelaget. Dyb placering af N-gødning øgede endvidere røddernes nedbrydningshastighed efter høst, således at en stabilisering af dybdeløsningen ikke kunne forventes at blive opnået ved gødningsplacering.

I Storbritannien har dydbearbejdningsforsøg været koncentreret om lerjorde og jorde med hårde lag i profilen, herunder podzoljorde (Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, 1979). Formålet med forsøgene har været at opnå en dybere rodvækst gennem bedre dræning og gennemluftning af jordene og nedsættelse af den mekaniske modstand. Sandjorde uden al-lag har ikke været behandlet. Der er udført forsøg med forskellige typer af redskaber (Spoor & Godwin, 1978).

Rowse & Barnes (1979) fandt udfra litteraturstudier, at målte forøgelse i afgrødeudbytte som følge af dyb jordbearbejdning formentlig skyldtes et hurtigere voksende rodsystem og dermed større vandoptagelse. De opstillede derfor en vandoptagelses- og rodvækstmodel svarende til modellerne omtalt i afsnit 2.1. Modellens planteparametre var baseret på målinger af rodvækst, vandoptagelse og transpiration hos en hestebønneafgrøde. Modellen simulerede (uafhængige) data for vandoptagelsen i forskellig profildybde under denne afgrøde udmærket.

Modellen blev anvendt på klimadata fra andre år, idet rodsystemets vertikale væksthastighed blev varieret, men dets størrelse blev holdt konstant. Disse simuleringer forudsagde (ikke overraskende), at et rodsystem med stor vertikal væksthastighed i år med moderat til stærk tørke ville kunne optage mere vand end et langsomt voksende. Dette skulle være ensbetydende med et større udbytte.

Simuleringerne forudsagde endvidere, at stor vertikal rodvæksthastighed ville medføre højere vandindhold i pløjelaget og dermed forbedrede muligheder for næringsstofoptagelse. Endelig ville bladvandpotentiallet være højere end i en afgrøde med langsomt voksende rodsystem.

Dette blev senere undersøgt på en lerjord svarende til den i modellen anvendte (Rowse & Barnes, 1980/1981b). Fræsning af underjorden (23-45 cm dybde) samtidig med pløjning gav et 17% større udbytte af hestebønne end ved pløjning alene. Røddernes vertikale væksthastighed i de dybdebehandlede led var større og modellens forudsigelser om vandoptagelse, vandindhold i pløjelaget og

bladvandpotentialiet holdt stik. Andre afgrøder af kartoffel, kål og rødbede viste tilsvarende udbyttetigninger ved dydbearbejdning (Rowse & Stone, 1980/1981a).

I et hollandsk markforsøg med kartofler på en lerblandet sandjord undersøgte Boone et al. (1978) virkningen af jordpakning på rodvækst og vandoptagelse. De fandt, at pakning nedsatte rødders længdevækst i vertikal retning. På grund af tørke dannedes samtidig en tør zone omkring og under "rodfronten" med vandpotentialer mindre end $-2,5$ bar. Denne zone må yderligere have bidraget til jordens mekaniske modstand, som forfatterne anså for at være den væsentligste årsag til nedsat væksthastighed. I almindelig behandlet, upakket jord voksede rødderne med ret høj hastighed (2 cm/dag) og vandpotentialiet omkring "rodfronten" var ca. $-0,5$ bar. I sidstnævnte tilfælde var rødderne øjensynlig bedre i stand til at "vokse sig frem til vandet".

Der foreligger ikke tilsvarende observationer for sandjorde, men problematikken kan tænkes at være den samme, idet mekanisk modstand nedsætter røddernes væksthastighed samtidig med, at det volumetriske vandindhold er lavt.

Derimod må det formentlig, på baggrund af de refererede undersøgelser i afsnit 2.1., afvises, at rodvækst stoppes af sand alene på grund af det lave volumetriske vandindhold. Rødder, der vokser i sandjord ved markkapacitet, vil kunne forsynes med tilstrækkelige vandmængder gennem dampfasen, såfremt der ikke er noget transpirationsbehov.

I tidligere hollandske undersøgelser (Goedewaagen et al., 1955) af rodvæksten i lagdelte jorde blev den mekaniske modstand i sand også anset for primær årsag til ringe rodvækst. Det blev således fundet, at selv tynde sandlag i en lerjord kunne stoppe rodnedtrængningen. Tilsvarende er fundet i venezuelanske forsøg (Avilan et al., 1979). Dette tyder på, at horisontgrænser er betydningsfulde (se også Kmoch & Hanus, 1968), og at rodvækst fortrinsvis vil foregå i horisonter med gunstige vækstforhold (kompensatorisk rodvækst). Goedewaagen et al. (1975) fandt endvidere, at roddybden kunne øges ved dybpløjning i jorde, hvor (forholdsvis tynde) lerlag hvilede på undergrund af sand. Dette øgede vandkapaciteten i rodzonen og afgrødernes udbytte. En løsning af sandlaget (uden opblanding) øgede også roddybden. Denne effekt holdt dog kun i et enkelt år og var ikke tilstrækkelig til at undgå tørkeskade i tørre år.

Der er endvidere udført forsøg i Holland med forskellige

dydbearbejdningsredskaber på forskellige jordtyper heriblandt podzoljorde (Veldhorst & Veeken, 1978).

I belgiske forsøg fandt Ide et al. (1982), at udbytte og næringsstofoptagelse hos kornafgrøder kunne øges ved grubning af siltrig jord med pløjesål.

Podzoljorde har været genstand for forsøg i USSR. Problemet har også her været at skabe et tykt og produktivt pløjelag. I den forbindelse er der i Ukraine undersøgt forskellige jordbehandlings virkning på produktiviteten i et 10-årigt sædskifte og på aktiviteten af forskellige grupper af mikroorganismer (Popov et al., 1982). Popov et al. (1982) fandt, at humusindholdet i pløjelaget faldt efter dybpløjning og denne effekt holdt sig ud over den 10-årige forsøgsperiode, selvom der blev tilført husdyrgødning og dyrket græsmarkbælplanter i sædskiftet. Dybpløjning nedsatte ikke den mikrobiologiske aktivitet. Dybpløjning nedsatte udbyttet i sædskiftet. Denne negative effekt kunne ikke ophæves helt ved tilførsel af gødning. En gradvis dybere pløjning til 30-40 cm dybde i løbet af sædskiftet nedsatte ikke udbyttet i forhold til normal jordbearbejdning. Resultaterne er ikke sat i relation til afgrødernes vandforsyning eller roddybde.

I Vesttyskland er gennemført mange forsøg med dydbearbejdning både på ler- og sandjorde. Burghardt (1980) gennemgår nogle af resultaterne fundet på sand- og podzoljorde. Han mener, at jordenes humusindhold skal være meget højt for at få en god virkning af dybpløjning. Pløjelagets humusindhold bør ikke komme under 6%. Dybpløjning af podzoljorde kan ifølge Burghardt (1980) fjerne dræningsproblemer, øge jordens vandholdende evne og øge roddybden. Sidstnævnte illustreres af tal, der viser, at vandoptagelsen sker fra større dybde i dybpløjede parceller.

Foerster & Kruse (1973) fremhæver de samme fordele på mere humusfattige sandjorde. De fandt merudbytter på op til 40% i tørre år ved dybpløjning af sandjorde. De første år efter behandlinger var der dog et vist mindre udbytte.

Gliemeroth's (1953) forsøg med inkorporering af gødningsstoffer i forbindelse med dydbearbejdning er tidligere omtalt (afsnit 2.1.1.) I disse undersøgelser peges på mulighederne for større næringsstof- og vandoptagelse i tørkeperioder ved dyb gødskning.

Unger (1979) opregner tre hovedområder indenfor jordbundsforhold, der kan give problemer med hensyn til rodvækst og -aktivitet, og som har været genstand for nordamerikanske forsøg. 1) jordlag, der begrænser røddernes vækst og vandbevægelsen i jorden; 2) uønskede stoffer på eller nær jordoverfladen; og 3)

grovsandede jordlag på overfladen eller til større dybde.

Mekanisk modstand mod rodnedtrængning identificeres i (1) men ikke i (3) som et hovedproblem. Nordamerikanske forsøg med sandjorde uden al-lag har i stedet fokuseret på forholdene: lav frugtbarhed, stor perkolation og udvaskning af næringsstoffer, lav vandholdende evne og vinderosion som årsag til dårlig plante- og rodvækst. Ifølge Unger kan vandforholdene forbedres og næringsstofudvaskningen ofte nedsættes ved at placere et asfaltlag eller andet uigennemtrængeligt i en vis dybde specielt i forbindelse med kunstvanding. Vinderosionen kan nedsættes ved dybpløjning, hvis der kan pløjes ler op fra dybere lag i profilen. De fleste nordamerikanske dybdebearbejdningsforsøg er udført på jorde med større lerindhold end danske, sandjorde (f. eks. Roo, 1960; Kamprath et al., 1979; Webb & Alexander, 1982).

Forsøg med dybdeløsning og inkorporering af organisk materiale ved Jyndeved forsøgsstation.

For at undersøge virkningen af dybdebehandling af sandjord på afgrøders rodtybde og vandoptagelse gennemførtes i 1983 og 1984 et par orienterende plotforsøg.

Der blev dyrket byg (cv. Triumph) og gul lupin (cv. Borluta) på 3,5 m² plots med følgende 3 jordbehandlinger: 1) almindelig behandling: gravet til 25 cm dybde; 2) dybdeløsning: opgravning og gennedlægning af jordlaget i 25-50 cm dybde; 3) sphagnumtilførsel: iblanding af 2 vægt pct. sphagnum i jordlaget i 25-50 cm dybde. I behandling 2 og 3 blev opblanding af underjord i pløjelaget (0-25 cm) så vidt muligt undgået. Der var ingen gentagelser i forsøget, altså ialt 6 plots. Forfrugten var mangeårigt kløvergræs.

Vandoptagelsen i behandlingerne blev fulgt ved hjælp af tensiometre og neutronmetoden. I 1983 optrådte en langvarig tørkeperiode i juni og juli, medens det i 1984 var nødvendigt at overdække forsøget i juli og august for at få en udtørring. Ved forsøgets afslutning bestemtes rod mængderne i forskellig dybde efter jordprøveudtagning med jordbor. I 1983 foregik bestemmelsen ved rodudvaskning og tørvægtsanalyse, og i 1984 bestemtes rodintensiteten (cm rod/cm³ jord) ved udvaskning og tælling af skæringer på et gridnet, som beskrevet af Madsen (1979). Ved udvaskningen blev der benyttet en sigte med en maskevidde på 0,4 mm, der ifølge Madsen (1979) tilbageholder 90-95% af rodmængden. Endelig bestemtes frø- og halmudbytte.

Rodfordeling

Både i 1983 og 1984 blev der udtaget 3 jordprøver pr. plot til bestemmelse af rodmængde i 10 cm sektioner. Tørstovvægt-bestemmelserne fra 1983 er behæftet med ret stor usikkerhed, idet de påvirkes af vedhængende mineralske partikler og organisk stof. Organisk stof i prøverne vanskeliggjorde også rodtællingerne i 1984; et problem, der formentlig kan mindskes ved tælling ved hjælp af stereomikroskop, jvf. Nielsen (1980a). Rodmængderne i laget i 25-50 cm dybde var større i dybdebehandlede led (2 og 3) end i de alm. behandlede led (1). Rodmængderne i laget var tilsyneladende størst i det dybdeløsnede led (2). Den samme tendens viste sig med hensyn til rodintensiteterne i 1984, jvf. figur 3.1.

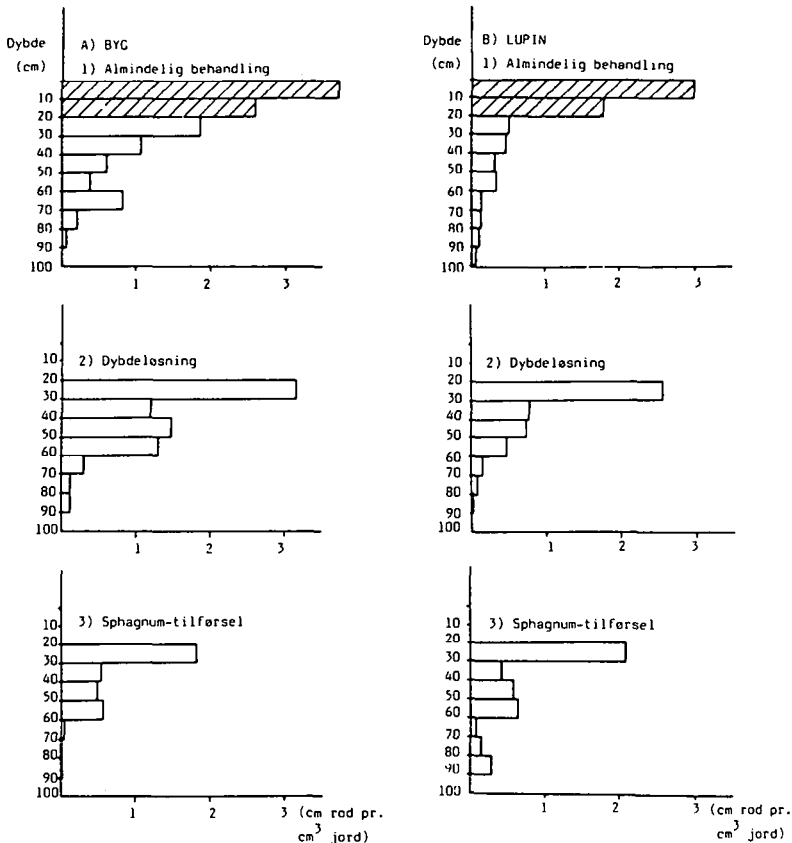
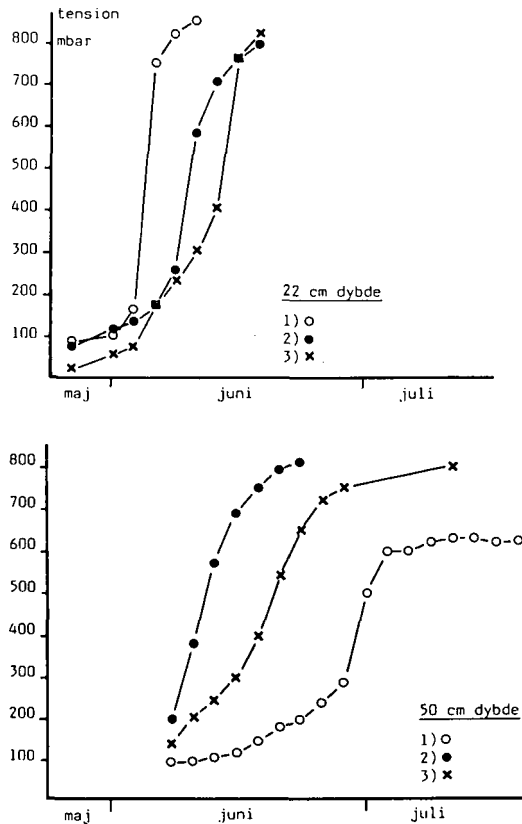


Fig. 3.1. Rodintensiteter i forskellig dybde i behandlingerne; 1984. Bestemmelser foretaget i dybden 20-90 cm, samt i enkelte tilfælde i 0-20 og 90-100 cm dybde.

Den nævnte forskel mellem led 2 og 3 kan dog skyldes, at sphagnum har øget tabet af rødder ved udvaskning og vanskeliggjort tællingerne. Der er ingen klar tendens til, at dybdebehandling øger eller mindsker den effektive roddeby (z(0,1)), dvs. den dybde hvorunder rodintensiteten er mindre end 0,1 cm rod pr. cm³ jord.

Vandoptagelse

Figur 3.2 og 3.3 viser eksempler på vandoptagelse fra jordlag i behandlingerne, målt med henholdsvis tensiometre og neutronmetoden.



° Fig. 3.2 Tension (mbar) i to dybder under byg i de tre behandlinger, 1983.

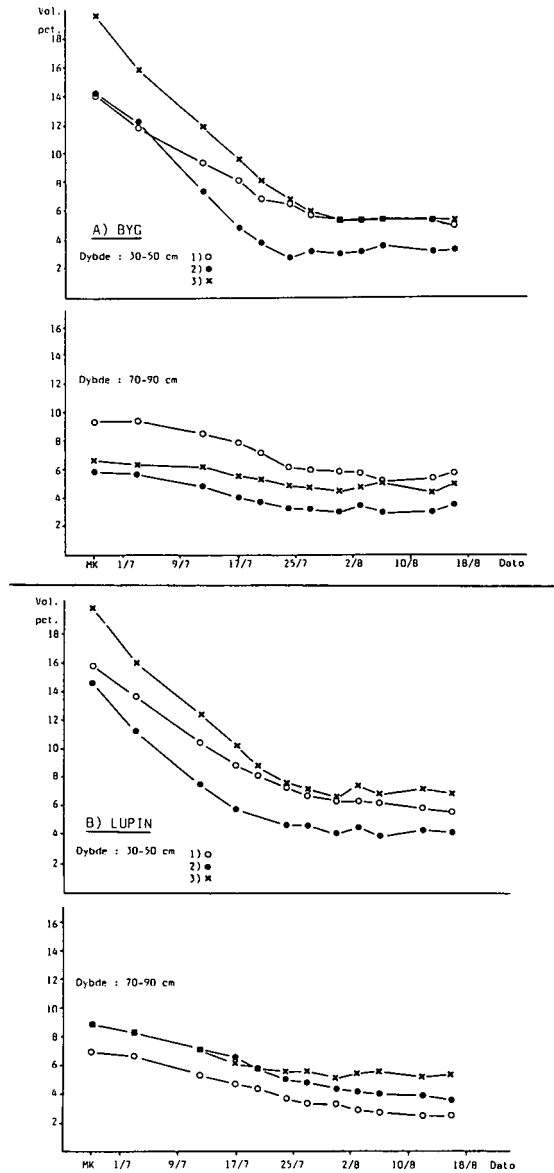


Fig. 3.3. Volumetrisk vandindhold i to dybder under byg og lupin i de tre behandlinger, 1984. Første punkt (MK) angiver vandindhold ved markkapacitet.

Dybdebehandling ser i 1983 (fig. 3.2) ud til at have forskudt vandoptagelsen mod større dybde, hvilket ses af tidsforskydningen i tension's vækst. Dette skyldes formentlig forskelle i roddybde og -mængde, men kan også skyldes forskelle i vandindhold mellem profiler og mellem jordlag. Tensiometre er relativt ufølsomme for ændringer i vandindhold omkring markkapacitet på sandjorde. Derimod er neutronmetoden mest følsom i dette område, hvor forskelle i vandoptagelse mellem jordlag formentlig direkte afspejler forskelle i rodintensiteter, jvf. diskussionen i afsnit 2.1. I området omkring markkapacitet kan forveksling af afdræning og fordampning dog være en fejlkilde.

Vandoptagelsen i forskellig dybde målt med neutronmetoden, fig. 3.3, viser på denne baggrund god overensstemmelse med de målte rodintensiteter. Vandoptagelsen i 30-50 cm dybde var hurtigere i de dybdebehandlede led (2 og 3) end i den alm. behandling (1). I 70-90 cm dybde var vandoptagelsen mindst i det sphagnumbehandlede led (3). I 30-50 cm dybde var der endvidere en større vandoptagelse for hele perioden i de dybdebehandlede led, hvilket dels kan skyldes den større rodintensitet dels en større tilgængelig vandmængde i de sphagnumbehandlede led. Plotudbyttet af frø og halm var i 1983 størst i sphagnumbehandlede led, medens der i 1984 kun var små forskelle mellem behandlingerne.

Jordens volumetriske vandindhold

Bearbejdning af sandjorde kan, udover at forbedre betingelserne for dybere rodvækst, tænkes at øge det (plantetilgængelige) volumetriske vandindhold i rodzonen (Hansen, 1983). Dette kan påvirkes dels af jordløsning dels af opblanding af horisonter med forskelligt kolloidindhold eller ved tilførsel af organiske materialer.

Archer & Smith (1972) undersøgte vandindholdet i prøver af pløjelaget fra fire jorde, heriblandt en sandjord. Prøverne blev pakket, så volumenvægten varierede fra 0.7 til 1.9 g/cm³. Ved 50 mbar tension var det vægtmæssige vandindhold konstant, uafhængigt af volumenvægten. Det volumetriske vandindhold var dermed proportional med volumenvægten, jvf. ligning 3.1.

$$\text{Ligning 3.1. } \theta_v = \theta_m \times p_j / p_v,$$

hvor θ_v og θ_m er vandindhold på henholdsvis volumen- og vægtbasis og p_j er jordens volumenvægt og p_v er vands massefylde.

Da vandindholdet ved 15 bar tension især bestemmes af jordens tekstur, blev det plantetilgængelige vandindhold anset for at variere på samme måde (Archer & Smith, 1972).

Reeve et al. (1973) bestemte vandindholdet ved 50 mbar tension i 158 "uforstyrrede" jordprøver fra A, B og C horisonter i engelske jorde. Endvidere blev vandindholdet ved 15 bar bestemt i trykmembranapparat. Efter opdeling i teksturklasser fandtes en positiv korrelation mellem volumenvægt og volumetrisk tilgængeligt vandindhold i A-horisonterne i næsten alle jordtyper heriblandt sandjorde. Derimod var der en tilsvarende men negativ korrelation for B- og C-horisonternes vedkommende.

Både Archer & Smith (1972) og Reeve et al. (1973) mener således, at en vis pakning af pløjelaget i sandjorde kan være fordelagtig. I jordbearbejdningsforsøg på sandjorde har Rasmussen (1973) fundet, at tromling med cementtromle nedsatte jordens porøsitet med gennemsnitlig 4 volumenprocent svarende til en stigning i volumenvægten på 8-9 procent (ligning 2.4). Dette øgede det volumetriske vandindhold med 3 procent.

Forøgelsen er noget større end ventet udfra Archer & Smith's (1972) resultater. Tromling førte i denne undersøgelse til mindre kerneudbytte af byg på finkornet sandjord og oftest lidt større udbytte på grovkornede sandjorde. Sidstnævnte udbytterelation fandtes også ved traktorpakning i et tørt år (Rasmussen, 1976), hvorimod pakning gav et betydeligt udbyttetab i et regnfuldt år.

Stibbe et al. (1980) har fundet tilsvarende resultater med hensyn til vandindhold i jordbehandlingsforsøg på sandjord i Holland. Afgrøden var majs, hvis udbytte ikke var påvirket signifikant af pløjelagets volumenvægt.

Heick (1972) har undersøgt virkningen af blanding af sandjord med tørvejord og lerjord på sandjordens vandholdende evne. Han fandt, at blandingsjordens vandindhold svarede til det vægtede gennemsnit af vandindholdene i de rene jorde, ved et givet vandpotentiale. Beregning på vægtprocent-basis gav det bedste resultat. Der var dog en negativ vekselvirkning ved samtidig iblanding af ler- og tørvejord, idet det målte vandindhold i så fald var noget mindre end det beregnede. Ved iblanding af tørvejord i sandjord med et vist lerindhold opnåedes således ingen forøgelse af det plantetilgængelige vandindhold. Derimod forbedrede lertilførsel sandjordens vandhusholdning. Øvig (1979) fandt, at tilførsel af sphagnum til sandjorde gennemsnitligt øgede den plantetilgængelige vandmængde med 1.4 vægtprocent pr. procent forøgelse i humusindholdet.

Øvig & Larsen (1974) havde fundet en tilsvarende lille virkning af lertilførsel til sandjorde. En forøgelse af lerindholdet i pløjelaget med 15 vægtprocent øgede kun vandindholdet med 2 vægtprocent.

Burghardt (1980) mener, at jordens plantetilgængelige vandmængde kan øges væsentlig ved dybpløjning. Dette gælder imidlertid kun sandjorde med meget højt humusindhold.

Jordbearbejdning og inkorporering af organisk materiale m.m. synes således at øve ringe indflydelse på sandjordes volumetriske indhold af plantetilgængeligt vand.

3.2. Sædskiftets indflydelse

Der er ikke udført eksperimentelle undersøgelser af sædskiftets indflydelse på rodudvikling og vandoptagelse hos afgrøder på sandjord.

På jorde med større lerindhold er det imidlertid velkendt, at biologiske kanaler, skabt af ældre rødder og regnorme, har betydning for røddernes dybdevækst (Köhnlein, 1960; Edwards & Lofty, 1977 + 1978; Ellis & Barnes, 1980).

Det er spørgsmålet om biologiske kanaler dannes i tilstrækkeligt omfang, og om de er stabile i sandjord. Köhnlein (1960) fandt i enkelte tilfælde, at rødder i sandjord fulgte gamle rodkanaler.

Haahr et al. (1965) har undersøgt afgrøders maximale roddybde på grovsandet jord ved injicering af en fosfor-isotop i jorden. Tilsvarende undersøgelser er udført på lerjord (Haahr, 1969). Endvidere har Nielsen (1980a+b) undersøgt bygs rodudvikling i vækstperioden på lerjorde. Der er betydelige forskelle i afgrøders roddybde (Haahr et al., 1965; Haahr, 1969; Aslyng, 1978; Andersen, A., personlig medd.). Forskellene er dog mindre på sandjord end på lerjord (Aslyng, 1978). Planter med dybgående og tykke rødder må forventes at være mest egnet til at skabe varige rodkanaler i underjorden.

Med hensyn til regnorme har Andersen et al. (1983) fundet, at regnormebestanden i enårige marker på grovsandet jord var lille. I flerårige græsmarker var der derimod en pæn bestand. Dette skyldes formentlig bedre forsyning med fødeemner og fravær af jordbehandling (Edwards & Lofty, 1977).

Sædskifte påvirker iøvrigt rodvæksten via en række faktorer. Rodpatogener udgør kendte eksempler på biotiske faktorer. Potteforsøg har endvidere vist, at VA-mycorrhiza påvirker rodvækst og vandoptagelse hos planter med fosformangel (Safir et al., 1972; Hardie & Leyton, 1981).

Undersøgelse af roddebyde hos vårbyg i sædskiftemarker ved Jydevad forsøgsstation

For at undersøge sædskiftets indflydelse på rodudviklingen i forhold til andre jordbundsfaktorer gennemførtes der rodundersøgelser i 4 bygmærker med forskelligt forfrugt.

Følgende marker blev undersøgt:

Mark A1: Claudia-byg. Sædskifte: bederoe (1983), hvede (1982), raps (1981).

Mark B1: Gunhild-byg. Sædskifte: byg hvert år siden 1968.

Mark D2: Gunhild-byg. Sædskifte: byg (1983), flerårigt græs (1982).

Mark F5: Gunhild-byg. Sædskifte: græs (1983), græs (1982), byg m. udlæg (1981).

Undersøgelsen blev udført i perioden: 4.- 8.7. 1984, tidligt i byggens kernefyldningsfase.

I hver mark blev der udgravet 2 profiler med ca. 20 m afstand og udtaget rod- og jordprøver i 100 cm³-ringe for hver 10 cm dybde. Der blev udtaget 5 ringe pr. lag og pr. profil.

Prøvernes volumenvægt og pH (0.1 M CaCl₂) blev målt. Derefter bestemtes rodintensiteten (cm rod/cm³ jord) i prøverne ved udvaskning og tælling af skæringer på et gridnet, som beskrevet af Madsen (1979). Ved udvaskningen blev der benyttet en sigte med en maskevidde på 0,4 mm, der ifølge Madsen (1979) tilbageholder 90-95% af rodsmængden.

Jorden består af grovkornet smeltevandssand med et lerindhold på mindre end 5% (Hansen, 1976). En række kemisk/fysiske jordbundsforhold hos forskellige lag i jorden er beskrevet af Hansen (1976). Endvidere har Nielsen & Møberg (1985) udarbejdet en profil- og horisontbeskrivelse.

I nærværende undersøgelse blev der ikke fundet større afvigelser (mellem marker) i horisonternes beliggenhed. Deres omtrentlige dybde kan derfor angives samlet:

A_p: 0-22 cm

B₁: 25-40 "

B₂: 40-55 "

B₃: 55-80 "

B₄: 80-130 "

C₁: 130- "

B₁ horisonten er mere eller mindre mørkfarvet, ofte svagt cementseret. Det er formentlig en svagt udviklet B_{hs}-horisont. De øvrige horisonter udviser enkeltkornstruktur, pløjelaget dog med svage, fine krummer samt afblegede sandkorn.

Tabel 3.1. Rodmængder, volumenvægt og pH i de undersøgte jordlag (cv = variationskoefficienten for rodbestemmelserne).

Mark A1	Profil 1		Profil 2		vol. vægt pH (CaCl ₂)	
	cm rod cm ³ jord	cv	cm rod cm ³ jord	cv		
20-24	-	-	-	-	1,43	5,8
30-34	0,95	50	1,36	41	1,44	5,5
40-44	1,36	66	0,55	112	1,42	5,4
50-54	0,86	63	0,20	141	1,42	5,4
60-64	0,64	111	0,27	136	1,39	5,3
70-74	0,08	165	-	-	1,41	5,3
80-84	-	-	-	-	1,45	5,4
Mark B1						
20-24	-	-	0,82	77	1,46	5,9
30-34	0,03	30	0,38	99	1,40	5,8
40-44	0,04	18	0,26	169	1,38	5,7
50-54	0,01	-	0,08	144	1,41	5,6
60-64	-	-	-	-	1,42	5,6
70-74	-	-	-	-	1,42	5,5
80-84	-	-	-	-	-	-
Mark D2						
20-24	-	-	-	-	-	5,6
30-34	0,99	41	0,90	72	1,47	5,7
40-44	0,42	64	0,20	35	1,49	5,9
50-54	0,55	104	0,19	84	1,43	5,9
60-64	0,34	85	0,17	65	1,45	5,8
70-74	0,08	125	0,18	72	1,45	5,8
80-84	-	-	0,34	215	1,45	5,2
Mark F5						
20-24	2,16	38	0,60	-	1,50	5,9
30-34	0,06	83	0,58	40	1,54	5,9
40-44	0,31	197	0,38	71	1,44	6,0
50-54	0,01	-	0,13	62	1,42	6,0
60-64	-	-	0,12	142	1,47	6,0
70-74	-	-	-	-	1,50	5,9
80-84	-	-	-	-	-	-

Roddybden i mark B1'er tilsyneladende mindre end i de øvrige marker. Den effektive roddybde ($z(0.1)$), hvorunder den gennemsnitlige rodmængde er mindre end 0.1 cm rod/cm^3 jord, er kun 40-50 cm mod 60-80 cm i de øvrige marker.

Det er ikke muligt at afgøre, om dette skyldes den ensidige bygdyrkning på grund af undersøgelsens ikke-eksperimentelle karakter.

En væsentlig årsag har dog sandsynligvis været tilstedeværelsen af en ret dyb, let cementeret B_1 -horisont, som ikke fandtes udviklet i tilsvarende grad andre steder. Denne horisont er givetvis et resultat af en svag podzoleringsproces og har således ingen forbindelse med sædskiftet.

I B_1 -horisonten var rodudviklingen begrænset til svaghedszoner, som ofte var beklædt med et lag rødde.

I de øvrige marker var rodudviklingen svagest i F5 og dybest i D2, hvor der fandtes en del ældre regnormegange udfyldt af rødde til ca. 70 cm dybde. I profil nr. 2 fandtes en lerholdig horisont i 70-90 cm dybde. I en enkelt af de udtagne prøver fra dette lag fandtes en meget høj rodintensitet, hvorfor $z(0.1)$ er større end 80 cm. De øvrige prøver herfra indeholdt ikke rødde (jvf. den høje variationskoefficient i tabel 3.1.). Dette tyder på en stærk forgrening af enkelte rødde, som har nået lerlaget. Det er ikke klart, hvor meget sådanne stærke koncentrationer af rødde kan bidrage til udnyttelse af underjordens vandindhold jvf. diskussionen af vandoptagelse og effektiv roddybde i afsnit 2.1.

Reaktionstallet ($\text{pH}(\text{CaCl}_2) + 0.5$) var omkring 6.0 og ret konstant i profilernes dybde bortset fra lerhorisonten i D2. Volumenvægtene varierede heller ikke stort.

Undersøgelsen viser således, at sædskifte indeholdende flerårige græsmarker kan skabe betingelser for regnormeaktivitet, som kan have betydning for efterfølgende afgrøders rodudvikling og vandoptagelse. Det er ikke klart om gamle rodkanaler kan tillægges nogen betydning på grovsandet jord.

3.3. Vandingens indflydelse

Der foreligger meget få undersøgelser af markvandings indflydelse på rodvæksten. Laboratorieundersøgelserne omtalt i afsnit 2.1.2. viste, at øget mekanisk modstand i jorden ofte er den vigtigste effekt af udtørring på rodvæksten i sandjorde. Dette kan føre til kompensatorisk vækst i lag med højere vandindhold. I naturligt lejrede jorde er dette dog afhængig af, hvor stor den mekaniske modstand i horisonterne iøvrigt er (som funktion af andre jordbunds faktorer).

Jordløsning vil derfor kunne give en vekselvirkning med vandingsstrategien jvf. Boone et al.'s (1978) undersøgelser (afsnit 3.1.)

Fra markforsøg på lerjord foreligger der en række resultater vedrørende vandings indflydelse på kulturplanters rodvækst og -dybde.

Mayaki et al. (1976) fandt, at sojabønner udviklede et kraftigere rodsystem i dybden under uvandede forhold end under vandede. Jalota et al. (1979/1980) og Chaudhary & Bhatnagar (1980) fandt, at hvede's rodintensitet i de dybe jordlag mindskedes ved hyppig vanding. I ramme-forsøg påviste Haahr (1969), at vårsæd optog en fosforisotop placeret i 80 cm dybde. Optagelsen begyndte samtidig i vandede og uvandede led. Optagelsen var imidlertid betydelig større i uvandede led, hvilket tydede på udvikling af et mere intensivt rodsystem i dybden i uvandede led (Haahr, 1969).

Bhatia et al. (1977) og Abdul-Jabbar et al. (1982) fandt for henholdsvis hvede samt bønne og for lucerne, at rod-dybden øgedes ved vanding. Turk & Hall (1980) fandt det samme for cowpea (*Vigna unguiculata*) dyrket på lerjord. I finske forsøg fandt Kähäri & Elonen (1969) ingen indflydelse af vanding på vårsæds rodvækst i pløjelaget af en lerjord. Der findes kun få tilsvarende resultater fra sandjord.

Søegaard (1984) undersøgte rodvæksten hos alm. rajgræs i 0-40 cm dybde på grovsandet jord ved forskellig vandingsintensitet. Hun fandt, at rodmængden øgedes i 0-10 cm dybde ved hyppig vanding. I de øvrige, undersøgte jordlag var rodmængden ikke påvirket af vandingshyppigheden. Øgningen af rodmængden i det øverste lag kan skyldes bedre vækstforhold i dette lag eller en øgning af roddannelsen fra skudbasis ved hyppig vanding (Søegaard, 1984).

3.4. Konklusion (Dybere rodudvikling)

På sandjord er manglende vandforsyning en meget væsentlig, begrænsende faktor for udbytte og dyrkningssikkerhed. Afgrødernes vandforsyning og dermed deres udbytte kan øges ved hjælp af kulturtekniske metoder, som øger rod-dybden. Det mest kendte eksempel herpå er dræning. I sandjorde er det imidlertid spørgsmålet, om andre kulturtekniske metoder kan øge rod-dybden primært ved at nedsætte den mekaniske modstand mod rodvækst i sandet. En sådan effekt kan søges opnået ved dybdebearbejdning, som løsner og eventuelt iblander ler- og humuskolloider. Andre metoder er sædskifte og reguleret vanding.

Der har været udført en række dybdebearbejdningsforsøg. I disse er

afgrødeudbyttet blevet målt, medens der sjældent er blevet udført kvantitative rodstudier. Udbyttet bestemmes af en lang række faktorer (bl.a. klimaet) og genspejler derfor ikke alene virkningen af en dydbearbejdning på rodtybden. Når denne umiddelbare virkning ikke måles, er en slutningsdragning om dydbearbejdningens udbytteeffekt vanskelig og kan kun langsomt lede til forbedrede metoder.

Der findes idag udviklet en række metoder til studie af rodvækst. Rodintensiteten (cm rod pr. cm^3 jord) i et givet jordlag er et anvendeligt mål for røddernes funktion som organ for vand- og næringsstofoptagelse. Målinger af rodintensiteter kan med fordel suppleres med målinger af vandoptagelse fra forskellige profilag.

Forsøg med dydbearbejdning på sandjorde viser, at dybpløjning ofte giver en udbyttetigning på jorde med dybereliggende ler- eller humuslag, hvor sandlagets kolloidindhold kan øges ved behandlingen. Det samme er tilfældet, hvor stærkt rod- og vandstandsende al-lag kan brydes. Under sådanne forhold har dybpløjning ofte været rentabel.

Dybpløjning har både en positiv og en negativ effekt. Den positive effekt skyldes løsning og blanding af underjorden med kolloider, hvilket fremmer røddernes dybdevækst. Eventuelt kan jordens vandholdende evne øges, dog ofte ubetydeligt. Planterne kan således opnå en større tilgængelig vandmængde i rodzonen. I forsøgene er dette ofte bedømt ud fra større udbytter i tørre end i våde år. I sædskifter er der fundet gennemsnitlige udbyttetigninger på 5-20% i danske forsøg. Endvidere er dyrkningssikkerheden øget. Den negative effekt skyldes opblanding af pløjelaget med sand. Dette kan sænke planternes næringsstofoptagelse, hindre etablering og øge risikoen for sandflugt.

Løsning alene (ved grubning) kan også øge rodtybden, men effekten er ofte kortvarig. Løsningseffekten er blevet søgt stabiliseret ved dyb inkorporering af uorganiske og organiske næringsstoffer. Dyb inkorporering af uorganiske næringsstoffer har dog ikke haft den tilsigtede virkning i udførte forsøg og har ikke øget udbyttet i forhold til overfladetildeling. Inkorporering af forholdsvis store sphagnum- og halmmængder har givet udbyttetigningen på 2-4 hkg kerne i kornafgrøder dyrket de nærmest efterfølgende år. Dette merudbytte kan ikke dække omkostningerne. Løsning kan øge røddernes mulighed for "at følge med vandet" ned i jorden efterhånden som overjordens vandreserver udtømmes. Selvom dybdeløsning kan øge røddernes væksthastighed, er det muligt, at røddernes dybdevækst begrænses på grund af øget vækst i det løsnede lag (kompensatorisk vækst).

Der er kun udført få forsøg på sandjorde, som kan belyse virkningerne af sædskifte og vanding på afgrødernes rodtybde. Sædskifte påvirker en række biotiske og abiotiske faktorer af betydning for rodvækst. I forbindelse med vanding er det muligt, at udtørring af de øvre jordlag kan øge deres mekaniske modstand og således virke fremmende på rodvækst (kompensatorisk vækst) dybere i profilen. Dette skal ses i relation til røddernes mulighed for "at følge med vandet" og dermed i relation til dybdeløsning.

4. Tørkehærdning

Afsnit 2.1 og 3 har omhandlet mulighederne for at skaffe afgrøderne en større vandmængde ved hjælp af en dybere rodudvikling. Den grunde rodudvikling i sandjord er et iøjnefaldende problem for planternes tørkeresistens. Vandforbruget er den første faktor i udbytterelationen omtalt på side 7 (Passioura, 1983).

Mulighederne for at øge de sidste to faktorer, vandudnyttelses-effektivitet (WUE) og høst-index (HI) ved kulturtekniske metoder vil blive behandlet i dette afsnit. Hærdning af planter overfor kulde, vind og lys er et velkendt begreb især i gartnerikulturer. I afsnittet ses nærmere på tilpasning til tørke i landbrugsafgrøder ved hjælp af vandingstrategi og næringsstofftilførsel. Det drejer sig her om at udnytte tørkeresistens-mekanismer i de overjordiske plantedele. Virkningen af tørkestress på en række fysiologiske processer har været omtalt i afsnit 2.2.

Effekten af tørkehærdning kan defineres udfra to former for effektivitet, dels størrelsen af hektarudbyttet, dels størrelsen af hektarudbyttet pr. forbrugt vandmængde ($WUE \times HI$). Garrity et al. (1983) har opstillet tre kriterier for påvisning af en hærdningseffekt:

1) Hektarudbyttet er lavere, men ($WUE \times HI$) er højere hos den hærdnings-behandlede afgrøde; 2) hektarudbyttet er det samme, men ($WUE \times HI$) er højere; 3) hektarudbyttet er større med samme eller højere ($WUE \times HI$). Det skal pointeres, at der ikke her drages sammenligning med en vandet afgrøde men mellem to forskelligt behandlede afgrøder, der gennemgår den samme tørkeperiode.

WUE er forholdet mellem udbytte og fordampning. Generelt vil enhver kulturforanstaltning, som reducerer vækstbegrænsninger forårsaget af andre faktorer end vand, øge WUE (Begg & Turner, 1976). Afgrødernes WUE er således vokset meget i de sidste 50 år (Begg & Turner, 1976). Vækstbegrænsninger forårsaget af

vandmangel vil have tendens til at mindske WUE bl.a. fordi transpirationsdeficit ofte øger evaporationen. Lavt hektarudbytte og lav WUE vil således ofte gå hånd i hånd (Stewart et al., 1975). Fordelingen af fordampning, mellem transpiration og evaporation, er imidlertid meget dårligt undersøgt (Passioura, 1983). Høj WUE er ikke et mål i sig selv; kun sammenkoblet med undgåelse af vækstbegrænsninger er det af værdi (Levitt, 1980), idet en lang række indsatsfaktorer oftest skal honoreres. En foreløbig konklusion på dette er, at tørkehærdning bør tage sigte på at beskytte de fysiologiske processer, som er udbyttebestemmende, mod skadelig påvirkning af tørkestress. De skadelige påvirkninger kan udløses af såvel primære som sekundære stofskiftebelastninger. Ukendskab til disse årsagssammenhænge vanskeliggør udvælgelse og fremmelse af ønskede tørkeresistenstræk hos planterne. Belastningerne er resultat dels af tørkeresistenstræk hos planterne dels af tørkestressets karakter: Styrke, varighed og tidspunkt i forhold til planternes udvikling. Et eksempel er Fischer's (1973) undersøgelser af påvirkningen af tørkestress på hvede (afsnit 2.2), hvor det ikke kunne afgøres om mangel på assimilater eller lavt vandpotentiale i sig selv skadede blomsterudviklingen.

Den første mulighed kan måske forekomme ved længerevarende tørkestress og den anden mulighed ved kortvarig, intensiv tørkestress. Udarbejdelse af en tørkehærdnings-strategi må således afhænge både af klima og planternes fysiologi og tilpasnings-muligheder. I det følgende beskrives kort nogle af disse tilpasnings-muligheder.

Hos landbrugsplanter er de største resultater, med hensyn til forædling for områder med tørke sidst i vækstsæsonen, uden tvivl opnået ved skabelse af tidlige sorter (Turner, 1979). Dette er et eksempel på "flugt fra tørke" via kortere ontogenetisk udvikling. Imidlertid giver tidlige sorter generelt et mindre udbytte under gode nedbørsforhold. De tidlige sorter hos vinterformerne er endvidere ofte mindre vinterfaste (Turner & Begg, 1981). Plasticitet i udviklingen i form af daglængde-neutral blomstring eller evne til sideskudsdannelse giver øget mulighed for at kompensere for virkningen af en tørkeperiode (Turner & Begg, 1981). Med hensyn til stomatas betydning vurderer Turner & Begg (1981), at den grad af følsomhed overfor luftfugtighed og/eller bladvandpotentiale, som er nødvendig, afhænger af tørkens karakter. Hvis kun korte tørkeperioder er sandsynlige, som i de fleste tempererede områder, vil stomata, der er meget følsomme overfor damptrykforskelle og lave vandpotentialer

være en fordel. "Undgåelse af tørke" (højt bladvandpotentialer) er vigtig. Dette vil kunne reducere antallet af irreversible skader såsom visning af sideskud, bladfald og mindsket frøsætning. Men da lukkede stomata reducerer fotosyntesen, vil stor følsomhed være uheldig ved langvarig tørke i slutningen af vækstsæsonen, eksempelvis i egne med middelhavsklima. Her er stomata, der holder sig åbne ved lave vandpotentialer, en fordel. Det er påvist, at stomata hos nogle arter tilpasser sig faldende vandpotentialer i forbindelse med osmotisk tilpasning hos bladene. Sidstnævnte er et eksempel på den tredje tørke-resistens-type: "Tørke-tolerance" (ved lavt bladvandpotentialer). Eksemplerne viser, at tørkeresistenstræk, der er gavnlige under én form for tørke, kan virke hindrende under en anden form (Passioura, 1983).

4.1. Vandings-strategi

Under markforhold vil forsøg på tørkehærdning oftest bestå i længerevarende stressbehandlinger (Garrity et al., 1983). Det vil som regel være tale om at undlade vanding i et tidligt vækststadium, med henblik på at øge afgrødens modstandsdygtighed under senere tørkeperioder. Hvis vandforsyning eller vandingskapacitet er begrænsende, skal tørkehærdningen kunne optimere WUE. Der har været udført forsøg med tørkehærdning i en række landbrugsplanter og -afgrøder: Bomuld (Thomas et al., 1976; Cutler & Rains, 1977), hvede (Simmelsgaard, 1976), kartoffel (Cavagnaro et al., 1971), majs (Stewart et al., 1975; Boyer & McPherson, 1975; Maurer et al., 1979), ris (Cutler et al., 1980), sorghum (Stewart et al., 1975; Garrity et al., 1983+1984) og ært (Lee-Stadelmann & Stadelmann, 1979; Lee-Stadelmann et al., 1981).

I californiske markforsøg med majs fandt Stewart et al. (1975), at en tidlig tørkeperiode sænkede forholdet: Procent udbyttereduktion/procent fordampningsdeficit ved tørke i blomstrings- og kernefyldningsfasen. Dette svarer til en øget WUE i forhold til led, der kun var udsat for tørke i blomstrings- og kernefyldningsfasen. I sorghumafgrøder kunne Stewart et al. (1975) ikke påvise tilsvarende tørkehærdningseffekter.

Maurer et al. (1979) fandt i lignende forsøg med majs ingen tørkehærdningseffekter af henholdsvis tørke i det vegetative stadium og tørke i blomstringsfasen. Forklaringen kan være, at der kun opnåedes svagt tørkestress i det vegetative stadium, medens tørkestress i blomstringsfasen ikke inducerede hærdning (Maurer et al., 1979).

Boyer & McPherson (1975) undersøgte effekterne af tørkehærdning på netto-fotosyntesen hos majs i karforsøg. Hærdningen blev induceret ved hjælp af en tør atmosfære i den vegetative vækstperiode. Planterne blev i kernefyldningsfasen udsat for tørkestress ved tilbageholdt vanding. De hærdede planter opretholdt herunder en højere fotosyntese i et længere tidsrum end planter, der ikke var hærdet i den vegetative fase. Stofproduktionen var således betydeligt større i de hærdede planter. Hærdningen påvirkede ikke udbyttet (udbyttepotentialitet) ret meget hos planter vandet i kernefyldningsfasen.

Garrity et al. (1983) undersøgte hærdnings-effekterne af tidlig tørkestress hos tre sorghum-sorter i et markforsøg i Nebraska. Efter tørke i kernefyldningsfasen høstedes samme udbytte i hærdede og ikke-hærdede led af den ene sort (RS 626). Den hærdede afgrøde havde således en betydelig højere WUE. WUE var dog en smule lavere end i fuldt vandede led. De to andre sorter viste ingen eller kun svage tegn på tørkehærdningseffekter. Dette skyldtes bl.a. en tidligere modning og derved et mindre tørkestress i kernefyldningsfasen. Sorten RS 626 havde et betydeligt større bladfald end de 2 andre sorter under tørke i kernefyldningsfasen, og dette bladfald var større i ikke-hærdede led end i hærdede. I et senere studie af forskellige sorghum-sorter (Garrity et al., 1984) fandtes, at stomata hos sorghum ikke spillede nogen større rolle for reguleringen af fordampning og fotosyntese under tørke i blomstrings- og kernefyldningsfasen. Fordampning og fotosyntese sænkedes i stedet ved bladfald. Det er tidligere fundet, at tørkehærdning sænkede stomata-modstanden hos sorghum (McCree, 1974) og hos bomuld (Thomas et al., 1976). Simmelsgaard (1976) fandt ligeledes, at lavt osmotisk potentiale i rodmediet hos hvede bevirkede en mindre stomata-modstand senere i planternes udvikling. Clemens & Jones (1978) fandt hos *Acacia*- og *Eucalyptus*-arter, at hærdning øgede stomatas lukningsmuligheder under stærkt tørkestress.

Lee-Stadelmann & Stadelmann (1979) og Lee-Stadelmann et al. (1981) har undersøgt virkningerne af tørkehærdning på ærts udvikling meget indgående i laboratoriet. De fandt, at tørkehærdningen var betinget af tidlig tørkestress. Hærdede planter viste senere i udviklingen et mindre bladfald og bedre reproduktiv vækst end fuldt vandede. Hærdnings-behandlingen inducerede xeromorfe træk hos planterne (Lee-Stadelmann & Stadelmann, 1979).

Hærdning var endvidere forbundet med cellulære forandringer heriblandt en øget viscositet (Lee-Stadelmann et al., 1981), som indikerer et øget indhold af

opløste stoffer i cellesaften. En sådan osmotisk tilpasning har ofte været sat i forbindelse med øget tørkemodstandsdygtighed specielt efter tørkehærdning (Hsiao et al., 1976; Cutler & Rains, 1977; Cutler et al., 1980; Garrity et al., 1983). Lee-Stadelmann & Stadelmann (1979) mener udfra deres undersøgelser, at en vigtig årsag til tørkehærdning er ændringer i cellemembranens (plasmalemmas) struktur og funktion som følge af ændringer i mængden af opløste stoffer og hormoner i celler udsat for tørkestress på et tidligt udviklingstrin.

De refererede forsøg viser, at tørkehærdning er betinget af en række forhold. Heriblandt har tørkestress i et tidligt udviklingstrin, tørkestressets styrke og udvikling samt genetiske forhold hos planterne været fremhævet.

4.2. Næringsstof-forsyning

Betydningen af en tilstrækkelig næringsstofforsyning for afgrødernes WUE har tidligere været omtalt. Næringsstof-forsyningen kan begrænses af tørke, fordi transportmulighederne i jorden mindskes (se f.eks. Nelson, 1980). Sidstnævnte emne vil dog ikke blive behandlet nærmere her. I stedet skal der berettes om betydningen af indhold af forskellige næringsstoffer i planterne. Der vil her blive lagt særlig vægt på kaliums rolle for reguleringen af planternes vandpotentialer og dettes betydning for planternes tørkeresistens.

Van der Paauw (1958) fandt i langvarige, hollandske kaliumgødskningsforsøg signifikant, positiv sammenhæng mellem merudbyttets størrelse hos kartoffel, vårhvede og græs og antallet af nedbørsfrie dage i vækstsæsonerne. En tilsvarende sammenhæng mellem jordes kali-tal og bygudbytte i tørre år er påvist herhjemme (Jensen & Tophøj, 1984). Dette var i de landøkonomiske foreningers gødskningsforsøg på sandjorde, der ofte har lavt K- og vandindhold. Tilsvarende sammenhæng fandtes ikke på lerjorde. Det blev dog understreget, at disse forsøg er underkastet stor geografisk, jordbunds- og anden variation (Jensen & Tophøj, 1984). Endvidere er der ofte sammenhæng mellem K-indhold og indhold af andre næringsstoffer i jordene.

Egentlige vekselvirkningsforsøg med kalium og vanding er kun udført i meget begrænset omfang. Blanchet et al. (1962) fandt i karforsøg i Frankrig, at WUE hos lucerne steg med stigende kaliumindhold i planterne og med stigende tørstofudbytte. Sidstnævnte forhold findes ofte ved tilførsel af et begrænsende

næringsstof. WUE steg imidlertid også med stigende kaliumindhold i planter fra kar med samme tørstofudbytte. Blanchet et al. (1962) vurderede udfra dette, at vandforbruget i en lucerneafgrøde kunne reduceres med 20% ved kaliumtilførsel. Lignende resultater er herhjemme opnået i karforsøg med byg (Jensen & Svensson, 1983). Studer & Blanchet (1963) gennemførte senere markforsøg med lucerne og italiensk rajgræs. Medens lucerneafgrøden mislykkedes fandtes hos italiensk rajgræs en betydelig vekselvirkning mellem kalium og vanding. Forsøget blev gennemført på lerjord på kalkunderlag i det sydlige Frankrig. Der blev tilført 0, 250 og 1000 kg K_2O og vandet således, at det potentielle fordampningsunderskud i sæsonen på 525 mm blev dækket i forskellig grad. I tredje slæt var udbyttet uden vanding stort set ens på tværs af kalium-behandlingerne. Uden K -tilførsel opnåedes et plateau for tørstofudbyttet ved vanding med 60% af potentiel fordampning. Herudover var kalium den primære begrænsende faktor. Tilførsel af 250 kg K_2O øgede maximum-udbyttet kraftigt, men krævede samtidig vanding med 94% af potentiel fordampning. Samme udbytte opnåedes i leddet med 1000 kg K_2O tilført, ved vanding med 60% af potentiel fordampning.

Markforsøget havde kun karakter af en orienterende undersøgelse med systematisk fordelte, små parceller (4 m^2). Forsøget synes ikke senere at være fulgt op. Det er blevet anført, at det øgede merudbytte for kalium under tørre forhold kan skyldes, at optagelsen fra jorden hæmmes (Van der Paauw, 1958; Nelson, 1980). Andre har fundet, at kalium i planternes tørstof ofte ikke påvirkes negativt af tørke (se f.eks. Blanchet et al., 1962). Sidstnævnte forhold kan tages som udtryk for, at planternes kaliumforsyning får en stigende fysiologisk betydning under tørke.

Kalium har som nævnt en særlig betydning for stomatas luknings-mekanisme. Planter med højt kaliumindhold har en lav transpirationshastighed (Brag, 1972), idet stomataåbningen mindskes (Brag, 1972; Graham & Ulrich, 1972). Planter og afgrøder med kalium-mangel kan have en kraftig øget transpiration (Brag, 1972; Nelson, 1980). Kalium har endvidere betydning for det osmotiske potentiale i planteceller og for osmotisk tilpasning. Sænkning af plantecellernes osmotiske potentiale synes at have flere gavnlige virkninger under tørkestress (Turner & Jones, 1980). Vigtige produktions-processer såsom strækningsvækst og fotosyntese kan opretholdes. Endvidere kan vandoptagelse fra jorden øges via den større potentialgradient. Såvel plante som miljøfaktorer øver imidlertid indflydelse på graden og hastigheden af osmotisk tilpasning (Turner & Jones, 1980; Morgan,

1984). Osmotisk tilpasning er foruden genotypen afhængig af planteorganet og dets alder samt af tidligere tørkestress. Endvidere er osmotisk tilpasning afhængig af, hvor hurtig tørkestresset øges. Morgan (1980) fandt dog, at turgortrykket kunne opretholdes i aks og faneblad hos hvede, selvom vandpotentialiet i vævene aftog med 8,5 bar pr. dag. Det er et spørgsmål, om der kan foregå en hurtig K-akkumulering på sandjord under tørkeforhold. Ophobning af organiske lavmolekylære stoffer er en supplerende mulighed for osmotisk tilpasning. Disse stoffer er blevet tillagt positiv værdi både som osmotika og som beskyttere og deltagere i stofskifteprocesser under og efter tørke (Blum & Ebercon, 1976; Nash et al., 1982; Paleg et al., 1984; Shevyakova, 1984). Andre har imidlertid sat spørgsmålstegn ved deres værdi for tørkeresistens (Hanson et al., 1977; Hanson et al., 1979; Tully et al., 1979; Levy, 1983). Eksempelvis anser Hanson et al. (1979) prolinakkumulering som et symptom på alvorlig udtørring uden nogen overlevelsesværdi. Det er givet, at osmotisk tilpasning, har en pris i energiforbrug, og at stofskifteprocesser kan hæmmes af høje ionkoncentrationer (Turner og Jones, 1980).

Kallsen et al. (1984) fandt i et amerikansk vandingsforsøg med vårbyg en lineær relation mellem udbytte og transpiration ved forskellig vandtildeling. Vandingsvandet blev tilført ugentlig og dækkede forskellig andel af det ugentlige fordampningsunderskud. Transpirationen blev beregnet ved hjælp af en model. Kvælstoftildeling i forskellig mængde ændrede ikke på den lineære relation. I kornforsøg, hvor der har været en aftagende tilgængelig vandmængde gennem vækstsæsonen, har N-tildeling ofte reduceret udbyttet (Begg & Turner, 1976). Dette skyldtes, at N fremmer den vegetative vækst og derved reducerer den tilgængelige vandmængde i kernefyldningsfasen. En strækning af vandreserven ville her have givet et mere balanceret forhold mellem de udbytte-dannende processer. Tilsvarende virkninger er fundet ved gødskning med fosfor (Begg & Turner, 1976).

4.3. Konklusion (Tørkehærdning)

Tørkehærdning tager sigte på at forbedre udbyttet og/eller udbyttet pr. forbrugt vandmængde hos afgrøder, der udsættes for tørkestress. Dette kan opnås ved at fremme tørkeresistenstræk, som beskytter udbyttebestemmende fysiologiske processer; hvilket kræver kendskab til, hvornår disse processer er følsomme, og hvordan de påvirkes af et givet tørkestress. Denne viden savnes stadig i mange tilfælde. Tørkeresistenstrækkene kan deles i tre grupper: "Flugt fra tørke";

"undgåelse af tørke", bevarelse af højt bladvandpotentiale; og "tørketolerance", ved lavt bladvandpotentiale. Tørkeresistenstræk, der er gavnlige under én form for tørke, kan virke hindrende under en anden form. Dette vanskeliggør formuleringen af en tørkehærdningsstrategi specielt i områder med tørkeperioder på forskellige tidspunkter og af varierende længde.

I udlandet er der udført en del forsøg med tørkehærdning via tørke tidligt i afgrødernes vækstperiode. Hos majs og sorghum er der opnået tørkehærdningseffekter, formentlig som et resultat af en større assimilation under tørkestress i kernefyldningsfasen. Osmotisk tilpasning er i flere arter blevet udpeget som et vigtigt tørkeresistenstræk, der fremmes af denne form for tørkehærdning såvel i mark- som laboratorieforsøg. Tørkehærdnings-effekterne har været afhængige af genotype og tidspunktet for tørkestresset samt af dets styrke.

På næringsstofsiden samler interessen sig om kalium p.g.a. dets betydning som osmotika i de fleste dyrkede plantearter. Flere undersøgelser har indikeret en sammenhæng mellem kaliumtilførsel og modstandsdygtighed overfor tørkestress. Dette giver anledning til at genvurdere afgrødernes kalium-behov på grovsandet jord, hvor K-reserverne i jorden er små og de anbefalede gødningsmængder ofte kun dækker 30-50% af de K-mængder afgrøderne kan optage, (Jensen & Tophøj, 1984; Hejlesen & Andersen, 1984). Kraftig gødskning med kvælstof kan under uheldige tørkeforhold øge vandforbruget og mindske udbyttet.

5. Erkendtlighed

Statens jordbrugs- og veterinærvidenskabelige Forskningsråd takkes for bevilningen til udredningsarbejdet.

Litteratur

- Abdul-Jabbar, A.S., Sammis, T.W. & Lugg, D.G. (1982): Effect of moisture level on the root pattern of alfalfa. *Irrig. Sci.* 3, 197-207.
- Aboulroos, S.A. & Nielsen, N.E. (1979a): Mean rate of nutrient uptake per unit of root and the finess, lenght and density of barley roots in soil at various phosphorus levels. *Acta Agric. Scand.* 29, 326-330.
- Aboulroos, S.A. & Nielsen, N.E. (1979b): Effects of phosphorus placement in varying, confined volumes of soil on fineness and density of barley roots and the mean rate of nutrient uptake per root unit. *Acta Agric. Scand.* 29, 331-336.
- Aggarwal, P.K. & Sinha, S.K. (1984): Effect of water stress on grain growth and assimilate partitioning in two cultivars of wheat contrasting in their yield stability in a drought - environment. *Ann. Bot.* 53, 329-340.
- Andersen, C., Eiland, F. & Vinther, F. (1983): Økologiske undersøgelser af jordbundens mikroflora og fauna i dyrkningssystemer med reduceret jordbehandling, vårbyg og efterafgrøde. *Tidsskr. Planteavl* 87, 257-296.
- Andersen, Sv. Aa. (1962): Dybdebehandlingsforsøgene i Bjerre. Hedeselskabets forskningsvirksomhed. Beretning nr. 9.
- Archer, J.R. & Smith, P.D. (1972): The relation between bulk density, available water capacity, and air capacity of soils. *J. Soil Sci.* 23, 475-480.
- Aslyng, H.C. (1976): Klima, jord og planter. 5. udgave, 368 s. DSR Forlag, Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskole, København.
- Aslyng, H.C. (1978): Vanding i jordbruget. DSR forlag, Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskole, København.
- Aslyng, H.C. (1980): Afvanding i jordbruget. DSR forlag, Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskole. København.
- Aspinall, D. & Paleg, L.G. (1981): Proline accumulation: Physiological aspects. In: Paleg & Aspinall: *The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants*. 492 pp. Academic Press. Sydney.
- Atsmon, D. (1979): Breeding for drought resistance in small grains: In search for selection critiria and genetic sources. In: *Proc. of an Eucarpia Workshop in Wageningen*.

- Aubertin, G.M. & Kardos, L.T. (1965): Root growth through porous media under controlled conditions: I. Effect of pore size and rigidity. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 29, 290-293.
- Avilan, L., Meneses, L, Sucre, R & Figueroa, M. (1979): Efecto de las propiedades fisicas de un suelo del orden entisol sobre la distribucion radical del Aguacate (*Persea americana*, Mill). *Agron. Trop.* 29, 115-126.
- Baldwin, J.P., Tinker, P.B. & Nye P.H. (1972): Uptake of solutes by multiple root systems from soil. II. The theoretical effects of rooting density and pattern on uptake of nutrients from soil. *Plant and Soil* 36, 693-708.
- Baligar, V.C., Whisler, F.D. & Nash V.E. (1980): Soybean seedling root growth as influenced by soil texture, matric suction and bulk density. *Commun. Soil Sci. Plant Analysis* 11, 903-915.
- Begg, J.E. & Turner, N.C. (1976): Crop water deficits. *Adv. Agron.* 28, 161-217.
- Bhatia, B.K., Chaudhary, M.L. & Virmani, S.M. (1977): Rooting pattern of wheat and grain in relation to soil-moisture regimes and their implications on irrigation scheduling. *J. Indian Soc. Soil. Sci.* 25, 69-73.
- Biscoe, P.V., Gallagher, J.N., Littleton, E.J., Monteith, J.L. & Scott, R.K. (1975): Barley and its environment. IX. Sources of assimilate for the grain. *J. Appl. Ecol.* 12, 295-318.
- Blanchet, R., Studer, R. & Chaumont, C. (1962): Quelques aspects des interactions entre l'alimentation potassique et l'alimentation hydrique des plantes. *Ann. agron.* 13, 93-110.
- Blum, A. & Ebercon, A. (1976): Genotypic responses in sorghum to drought stress. III. Free proline accumulation and drought resistance. *Crop Sci.* 16, 428-431.
- Blum, A., Mayer, J. & Gozlan, G. (1983): Association between plant production and some physiological components of drought resistance in wheat. *Plant, Cell and Environment* 6, 219-225.
- Boone, F.R., Bouma, J. & Smet, A.H. de (1978): A case study on the effect of soil compaction on potato growth in a loamy sand soil. I Physical measurements and rooting patterns. *Neth. J. Agric. Sci.* 26, 405-420.
- Boone, F.R. & Veen, B.W. (1982): The influence of mechanical resistance and phosphate supply on morphology and function of maize roots. *Neth. J. Agric. Sci.* 30, 179-192.

- Borowitzka, L.J. (1981): Solute accumulation and regulation of cell water activity. In: Paleg & Aspinall: The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants. 492 pp. Academic Press, Sydney.
- Boyer, J.S. & McPherson, H.G. (1975): Physiology of water deficits in cereal crops. *Adv. Agron.* 27, 1-23.
- Brag, H. (1972): The influence of potassium on the transpiration rate and stomatal opening in *Triticum aestivum* and *Pisum sativum*. *Physiol. Plant.* 26, 250-257
- Bunce, J.A. (1977): Nonstomatal inhibition of photosynthesis at low water potentials in intact leaves of species from a variety of habitats. *Plant Physiol.* 59, 348-350.
- Burghardt, W. von (1980): Warum humose Sandböden tiefpflügen? *Landwirtschaftsblatt Weser-Ems* 127 (45), 19-20.
- Böhm, W. (1979): *Methods of Studying Root Systems*. Springer - Verlag. Berlin.
- Cavagnaro, J.B., de Lis, B.R. & Tixio, R.M. (1971): Drought hardening of the potato plant as an after-effect of soil drought conditions at planting. *Potato Res.* 14, 181-192.
- Chaudhary, M.R. & Aggarwal, G.C. (1984): A simple technique to evaluate the effect of mechanical stress on root growth. *J. Agric. Sci.* 102, 79-80.
- Chaudhary, T.N. & Bhatnagar, V.K. (1980): Wheat root distribution, water extraction pattern and grain yield as influenced by time and rate of irrigation. *Agric. Water Manage.* 3, 115-124.
- Clemens, J. & Jones, P. (1978): Modification of drought resistance by water stress conditioning in *Acacia* and *Eucalyptus*. *J. Exp. Bot.* 29, 895-904.
- Crossett, R.N., Campbell, D.J. & Stewart, H.E. (1975): Compensatory growth in cereal root systems. *Plant and Soil* 42, 673-683.
- Cruz, R.T. & O'Toole, J.C. (1984): Dryland rice response to an irrigation gradient at flowering stage. *Agron. J.* 76, 178-183.
- Cullen, P.W., Turner, A.K. & Wilson, J.H. (1972): The effect of irrigation depth on root growth of some pasture species. *Plant and Soil* 37, 345-352.

- Cutler, J.M. & Rains, D.W. (1977): Effects of irrigation history on responses of cotton to subsequent water stress. *Crop Sci.* 17, 329-335.
- Cutler, J.M., Shahan, K.W. & Steponkus, P.L. (1980): Alteration of the internal water relations of rice in response to drought hardening. *Crop Sci.* 20, 307-310.
- Day, A.D. & Thompson, R.K. (1975): Effects of soil-moisture regimes on the growth of barley. *Agron. J.* 67, 430-433.
- Drew, M.C. (1979): Root development and activities. *International Biological Programme* 16, 573-606.
- Durrant, M.J., Love, B.J., Messem, A.B. & Draycott, A.P. (1973): Growth of crop roots in relation to soil moisture extraction. *Ann. Appl. Biol.* 74, 387-394.
- Eavis, B.W. (1972): Soil physical conditions effecting seedling root growth. I. *Plant and Soil* 36, 613-622.
- Edwards, C.A. & Lofty, J.R. (1977): The influence of invertebrates on root growth of crops with minimal or zero cultivation. *Ecol. Bull.* 25, 348-356.
- Edwards, C.A. & Lofty, J.R. (1978): The influence of arthropods and earthworms upon root growth of direct drilled cereals. *J. Appl. Ecol.* 15, 789-795.
- Ellis, F.B. & Barnes, B.T. (1980): Growth and development of root systems of winter cereals grown after different tillage methods including direct drilling. *Plant and Soil* 55, 283-295.
- Eriksson, J. (1982): Markpackning och rotmiljö. 138 pp. Sveriges Lantbruksuniversitet, Uppsala.
- Esau, K. (1977): *Anatomy of Seed Plants*. 2nd. Ed. 550 pp. John Wiley and Sons, New York.
- Fischer, R.A. (1973): The effect of water stress at various stages of development on yield processes in wheat. In: *Plant Response to Climatic Factors*. Proc. Uppsala Symp., 1970. UNESCO.
- Foerster & Kruse (1973): Tiefenbearbeitung auf Sand- und Lehm Böden. *Aktuelles aus Acker- und Pflanzenbau (Kiel)* 5, 14-18.

- Foy, C.D. (1974a): Effects of soil calcium availability on plant growth. In: (Carson, E.W. ed.): The Plant Root and its Environment. University Press of Virginia, Charlottesville.
- Foy, C.D. (1974b): Effects of aluminium on plant growth. In Carson, E.W.: The Plant Root and its Environment. University Press of Virginia, Charlottesville.
- France, J. & Thornley, J.H.M. (1984): Mathematical Models in Agriculture. 335 pp. Butterworths, London.
- Frielinghaus, M. & Spitzl, M. (1976): Wirkung der Tieflockung und Tiefdüngung auf die Durchwurzelung des Unterbodens einer Tieflerh- Fälderde. Arch. Acker- u. Pflanzenbau u. Bodenk. 20, 369-380.
- Frielinghaus, M. Spitzl, M. & Horst, I. (1976): Nährstoffaufnahme und -ausnutzung und Ertragsergebnisse bei Tieflockung und Tiefdüngung lehmunterlagerter Sandböden. Arch. Acker- u. Pflanzenbau u. Bodenk., Berlin 20, 265-280.
- Fusseder, A. (1983): A method for measuring length, spatial distribution and distances of living roots in situ. Plant and Soil 73, 441-445.
- Gardner, W.R. (1964): Relation of root distribution to water uptake and availability. Agron. J. 56, 41-45.
- Garrity, D.P., Sullivan, C.Y. & Watts, D.G. (1983): Moisture deficits and grain sorghum performance: Drought stress conditioning. Agron. J. 75, 997-1004.
- Garrity, D.P., Sullivan, C.Y. & Watts, D.G. (1984): Changes in grain sorghum stomatal and photosynthetic response to moisture stress across growth stages. Crop Sci. 24, 441-446.
- Geisler, G. (1982): Untersuchungen zur Adaption des Wurzelsystems als Organ der Wasser- und Nährstoffaufnahme an unterschiedliche Bodenbedingungen. Z. Acker- und Pflanzenbau 151, 99-117.
- Gerwitz, A. & Page, E.R. (1974): An empirical mathematical model to describe plant root systems. J. Appl. Ecol. 11, 773-781.
- Gliemeroth, G. (1953): Bearbeitung und Düngung des Unterbodens in ihrer Wirkung auf Wurzelentwicklung, Stoffaufnahme und Pflanzenleistung. Z. Acker- und Pflanzenbau 96, 1-44.

- Goedewaagen, M.A.J., Berg, C., van den, Bosch, D., van den, Butijn, J., Jonker, J.J., Schaaf, D., van der & Schuurman, J.J. (1955): Wortelgroei in gronden, bestaande uit een bovengrond van klei en een ondergrond van zand. Verslagen van Landbouwkundige onderzoeken 61 (7), 1-137.
- Goss, M.J. (1977): Effects of mechanical impedance on root growth in Barley (*Hordeum vulgare* L.). J. Exp. Bot. 28, 46-111.
- Graham, R.D. & Ulrich, A. (1972): Potassium deficiency-induced changes in stomatal behaviour, leaf water potentials, and root system permeability in *Beta vulgaris* L. Plant Physiol. 49, 105-109.
- Greacen, E.L. & Oh, J.S. (1972): Physics of root growth. Nature New Biology 235, 24-25.
- Gregersen, A.K. & Olesen, J.E. (1983): Sandsynlige værdier for merudbytte ved vanding i vårbyg, græs og kartofler. Statens Planteavlfsforsøg. Beretning nr. Sl668, 32 pp.
- Greulach, V.A. (1973): Plant Function and Structure. 575 pp. Macmillan Publishing Co. New York.
- Haahr, V. (1968): Moisture extraction from the subsoil by some agricultural crops. Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskoles årsskrift, 134-145.
- Haahr, V. (1969): Roddybde og rodmængde hos nogle enårige landbrugsafgrøder dyrket på lerjord. Tidsskr. Planteavl 72, 531-538.
- Haahr, V., Knudsen, H., Nielsen, G. & Sandfær, J. (1965): Nogle kulturplanters rodudvikling på let sandjord. Orienterende undersøgelser udført under anvendelse af radioaktive isotoper. Tidsskr. Planteavl 69: 554-567.
- Haak, E. (1978): Studier av stråsåds rotutveckling och mineralämnesupptag. A. Stråsåds rotsystem. En litteraturoversikt. 32 pp. Institutionen för radiobiologi, Sveriges Lantbruksuniversitet. Uppsala.
- Hackett, C., Rose, D.A. (1972): A model of the extension and branching of a seminal root of barley, and its use in studying relations between root dimensions. I. The model. Aust. J. Biol. Sci. 25, 669-679.
- Hansen, G.K. (1974a): Resistance to water transport in soil and young wheat plants. Acta Agric. Scand. 24, 37-48.

- Hansen, G.K. (1974b): Resistance to water flow in soil and plants, plant water status, stomatal resistance and transpiration of Italian ryegrass, as influenced by transpiration demand and soil water depletion. Acta Agric. Scand. 24, 83-92.
- Hansen, G.K. (1975): A dynamic continuous simulation model of water state and transportation in the soil - plant - atmosphere system. Acta Agric. Scand. 25, 129-149.
- Hansen, G.K. & Madsen, H.B. (1984): Soil evaluation based on simulation by a model. Acta Agric. Scand. 34, 9-16.
- Hansen, G.K., Jakobsen, B.F. & Jensen, Sv. E. (1976): Simuleret planteproduktion. Hydroteknisk Laboratorium, KVL, København.
- Hansen, L. (1976): Jordtyper ved statens forsøgsstationer. Tidsskr. Planteavl 80, 742-758.
- Hansen, L. (1983): Jordbearbejdningens betydning for vandkapacitet. Nordisk Jordbrugsforskning 65, 683-685.
- Hanson, A.D., Nelsen, C.E. & Everson, E.H. (1977): Evaluation of free proline accumulation as an index of drought resistance using two contrasting barley cultivars. Crop Sci. 17, 720-726.
- Hanson, A.D., Nelsen C.E., Pedersen, A.R. & Everson, E.H. (1979): Capacity for proline accumulation during water stress in barley and its implications for breeding for drought resistance. Crop Sci. 19, 489-493.
- Hardie, K. & Leyton, L. (1981): The influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on growth and water relations of red clover. I. In phosphate deficient soil. New Phytol. 89, 599-608.
- Heatherly, L.G. (1980): Effects of upper-profile water potential on soybean root and shoot relationships. Field Crops Res. 3, 165-171.
- Heick, J. (1972): Rodudvikling i sandjord i relation til jordfysiske forhold, 138 pp. Hydroteknisk Laboratorium. Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskole. København.
- Hejlesen, E. & Andersen, J.B. (1984): Stofproduktion og næringsstofoptagelse i vinter- og vårbyg ved forskellige vandingsfrekvenser. - Tidsskr. Planteavl 88, 39-61.

- Hemsath, D.L. & Mazurak, A.P. (1974): Seedling growth of sorghum in clay-sand mixtures at various compaction and water contents. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 38, 387-390.
- Henson, I.E. (1984): The heriability of abscisic acid accumulation in water-stressed leaves of Pearl millet. *Ann. Bot.* 53, 1-11.
- Hoyt, P.B. & Nyborg, M. (1971): Toxic metals in acid soil: I. Estimation of plant-available aluminium. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 35, 236-240.
- Hsiao, T.C., Acevedo, E. Fererès, E. & Henderson, D.W. (1976): Stress metabolism. Water stress, growth, and osmotic adjustment. *Phil. Trans. R. Soc. Land. B.* 273, 479-500.
- Hsiao, T.C. & Bradford, K.J. (1983): Physiological consequences of cellular water Deficits. In: Taylor, H.M., W.R. Jordan & T.R. Sinclair. *Limitation to Efficient Water Use in Crop Production*. ASA-CSSA-SSSA, Madison, USA.
- Ide, G. Hofman, G., Ossemmerct, C. & van Ruymbeke, M. (1982): Influence of subsoiling on the growth of cereals. *Pedologie* 32, 193-207.
- Innes, P., Blackwell, R.D. & Quarrie, S.A. (1984): Some effects of genetic variation in drought-induced abscisic acid accumulation on the yield and water use of spring wheat. *J. Agric. Sci.* 102, 341-351.
- Jager, A. de. (1982): Effects of localized supply of H_2PO_4 , NO_3 , SO_4 , Ca and K on the production and distribution of dry matter in young maize plants. *Neth. J. Agric. Sci.* 30, 193-203.
- Jager, A. de. (1984): Effects of localized supply of H_2PO_4 , NO_3 , Ca and K on the concentration of that nutrient in the plant and the rate of uptake by roots in young maize plants in solution culture. *Neth. J. Agric. Sci.* 32, 43-56.
- Jakobsen, B.F. (1974): Water and phosphate transport to plant roots. *Acta Agric. Scand.* 24, 55-60.
- Jalota, S.K., Prihar, S.S., Sandhu, B.S. & Khera, K.L. (1979/1980): Yield, water use and root distribution of wheat as affected by pre-sowing and post-sowing irrigation. *Agric. Water Manage.* 2, 289-297.
- Jensen, Chr. R. (1982): Produktion, fotosyntese, respiration og vandbalance i relation til osmotisk potential i plante og rodmedium. Doktorafhandling. Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskole. København.

- Jensen, C.R. & Svensson, K.S. (1983): Potassium induced modifications in the response of barley to water stress. II International Symposium on Mineral Nutrition of Plants, 18th - 24th September 1983. Varna, Bulgaria.
- Jensen, C.R. & Tophøj, H. (1984): Kaliumtilførsel i relation til tørkemodstandsdygtighed i byg. - Ugeskrift for jordbrug nr. 129, 696-698.
- Jensen, N.K. (1964): Dydbearbejdningsforsøg. Forsøgsresultater fra 11 dybpløjningsforsøg. Hedeselskabets forskningsvirksomhed. Beretning nr. 10, 138 pp.
- Jensen, N.K. (1971): Dydbearbejdningsforsøg. Forsøgsresultater fra 12 dybpløjningsforsøg. Hedeselskabets forskningsvirksomhed. Beretning nr. 12, 152 pp.
- Jensen, N.K. & Øvig, J.K. (1960): Dydbearbejdningsforsøg. Forsøgsresultater fra 22 orienterende gravningsforsøg. Hedeselskabets Forskningsvirksomhed. Beretning nr. 4, 43 pp.
- Jones, H., Thomas, A.D., Leigh, R.A. & Jones, R.G. Wyn. (1983): Water-relation parameters of epidermal and cortical cells in the primary root of *Triticum aestivum* L. *Planta* 158, 230-236.
- Jones, M.M., Turner, N.C. & Osmond, C.B. (1981): Mechanisms of drought resistance. In: Paleg & Aspinall: The Physiology and biochemistry of Drought Resistance in Plants. 492 pp. Academic Press, Sydney.
- Kallsen, C.E., Sammis, T.W. & Gregory, E.J. (1984): Nitrogen and yield as related to water use of spring barley. *Agron. J.* 76, 59-64.
- Kamprath, E.J., Cassel, D.K., Gross, H.D. & Dobb, D.W. (1979): Tillage effects on biomass production and moisture utilization by soybeans on coastal plain soils. *Agron. J.* 71, 1001-1005.
- Kar, S., Varade, S.B. & Ghildyal, B.P. (1979): Pore size distribution and root growth relations of rice in artificially synthesized soils. *Soil Sci.* 128, 364-368.
- Klepper, B., Belford, R.K. & Rickman, R.W. (1984): Root and shoot development in winter wheat. *Agron. J.* 76, 117-122.
- Kmoch, H.G. & Hanus, H. (1968): Zum Einfluss der Horizontgrenzen auf die Wurzelverteilung. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 127, 103-113.

- Kramer, P.J. (1983): Problems in water relations of plants and cells. *Int. Rev. Cytol.* 85, 253-286.
- Kriedemann, P.E. & Downton, W.J.S. (1981): Photosynthesis. In: Paleg & Aspinall: The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants. 492 pp. Academic Press. Sydney.
- Kroigaard, A. (1969): Dyb jordbearbejdning. - Et internationalt symposium i Vesttyskland. *Hedeselskabets Tidsskr.* 90, 334-339.
- Kähäri, J. & Elonen, P. (1969): Effect of placement of fertilizer and sprinkler irrigation on the development of spring cereals on the basis of root investigations. *J. Scient. Agric. Soc. Finland* 40-41, 89-104.
- Köhnlein, J. (1960): Die Bedeutung der Unterbodenporung. *Landw. Forsch.*, 14. Sonderh., 61-71.
- Lachno, D.R., Harrison-Murray, R.S. & Audus, L.J. (1982): The effects of mechanical impedance to growth on the levels of ABA and IAA in root tips of *Zea mays* L. *J. Exp. Bot.* 33, 943-951.
- Larsen, V. & Øvig, J.K. (1979): Halm til jordforbedring af sandjord. *Hedeselskabets Forsøgsvirksomhed. Meddelelse nr. 8.* 15 pp.
- Larsson, S. (1981a): Analys av resistens mot försommertorka hos ett antal äldre havresorter. *Sveriges Utsädesförenings Tidskrift* 91, 49-67.
- Larsson, S. (1981b): En snabb och enkel urvalstest för torkresistens hos havre. *Sveriges Utsädesförenings Tidskrift* 91, 69-79.
- Läuchli, A. & Pflüger, R. (1978): Potassium transport through plant cell membranes and metabolic role of potassium in plants. In: Potassium Research - Review and Trends. Proceedings 11th Congress International Potash Institute, Bern.
- Lee-Stadelmann, O. & Stadelmann, E.J. (1979): Drought tolerance and protoplasmic qualities in mesophytic higher plants. *Arid Lands Plant Resources: Proceedings of the International Arid Lands Conference on Plant Resources, Texas Tech. Univ.*, 501-528.
- Lee-Stadelmann, O.Y., Hulme, D.A. & Stadelmann, E.J. (1981): The apparent viscosity of the protoplasm of subepidermal stem basis cells of *Pisum sativum*.

- Relation to aging, drought tolerance and water stress. *Physiol. Plant.* 52, 65-76.
- Legg, B.J., Day, W., Lawlor, D.W. & Parkinson, K.J. (1979): The effects of drought on barley growth: models and measurements showing the relative importance of leaf area and photosynthetic rate. *J. Agric. Sci.* 92, 703-716.
- Leigh, R.A. & Johnston, A.E. (1983a): Concentrations of potassium in the dry matter and tissue water of field-grown spring barley and their relationships to grain yield. - *J. Agric. Sci.* 101, 675-685.
- Leigh, R.A. & Johnston, A.E. (1983b): The effects of fertilizers and drought on the concentrations of potassium in the dry matter and tissue water of field-grown spring barley. - *J. Agric. Sci.* 101, 741-748.
- Levitt, J. (1980): Responses of Plants to Environmental Stresses. Vol. II. Water, Radiation, Salt, and other Stresses. 2nd. ed. Academic Press, New York.
- Levy, D. (1983): Water deficit enhancement of proline and α -amino nitrogen accumulation in potato plants and its association with susceptibility to drought. *Physiol. Plant.* 57, 169-173.
- Lindner, H. (1974): Zur Technologie und Ökonomie der Tieflockerung verdichteter Böden mit dem Anbautieflockerer B371. *Arch. Acker- und Pflanzenbau und Bodenkd.* 18, 629-638.
- Madsen, H.B. (1978): Bygs rodudvikling i relation til fysiske parametre i naturlig lejret jord. *Tidsskr. Planteavl* 82, 335-342.
- Madsen, H.B. (1979): Jordbundsartering og bonitering. 203 pp. *Folia Geographica Danica* TOM.X.NO. 5.
- Madsen, H.B. (1980): Jordbundsforhold og rodudvikling på Tylstrup forsøgsstation. *Tidsskr. Planteavl* 84, 5-12.
- Madsen, H.B. (1983): Himmerlands Jordbundsforhold. 329 pp. C.A. Reitzels forlag. København.
- Mannetje, L. t., O'Connor, K.F. & Burt, R.L. (1980): The use and adaption of pasture and fodder legumes. *Adv. Legume Sci.* 2, 537-551.
- Mansfield, & T.A. Davies, W.J. (1981): Stomata and stomatal mechanisms. In: Paleg & Aspinall: The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in

- Plants. 492 pp. Academic Press. Sydney.
- Mansfield, T.A. & Wilson, J.A. (1981): Regulation of gas exchange in water-stressed plants. In: Johnson, C.B.: Physiological Processes Limiting Plant Productivity. Butterworths, London.
- Mathiesen, F.D. (1976): Den danske Jordklassificering. Teknisk redegørelse. 88 pp. Landbrugsministeriet.
- Maurer, R.E. Watts, D.G., Sullivan, C.Y., Gilley, J.R. (1979): Irrigation scheduling and drought stress conditioning in corn. ASAE Paper No. 70-2509. 10 pp.
- Mayaki, W.C., Teare, I.D. & Stone, L.R. (1976): Top and root growth of irrigated and nonirrigated soybeans. Crop Sci. 16, 92-94.
- McCree, K.J. (1974): Changes in the stomatal response characteristics of grain sorghum produced by water stress during growth. Crop Sci. 14, 273-278.
- McGowan, M, Blanch, P., Gregory, P.J. & Haycock, D. (1984): Water relations of winter wheat. 5. The root system and osmotic adjustment in relation to crop evaporation. J. Agric. Sci. 102, 415-425.
- Mengel, K. & Kirkby, E.A. (1980): Potassium in crop production. Adv. Agron. 33, 59-110.
- Milborrow, B.V. (1981): Absciscic acid and other hormones. In: Paleg & Aspinall: The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants. 492 pp. Academic Press. Sydney.
- Ministry of Agriculture, Fisheries and Food (1979): Subsoiling. 10 pp. HMSO Press, Edinburgh.
- Mogensen, V.O. (1981): Optimal vandudnyttelse ved vanding i relation til afgrødernes udvikling. s. 93-101. I: Dyhr-Nielsen, M.: Hydrologiske problemer vedrørende kunstig vanding. Nordisk hydrologisk Program. NMP rapport no. 1.
- Morgan, J.M. (1980): Osmotic adjustment in the spikelets and leaves of wheat. J. Exp. Bot. 31, 655-665.
- Morgan, J.M. (1984): Osmoregulation and water stress in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 35, 299-319.

- Mukherjee, I. (1980): Genotypic differences in potassium and proline accumulation in maize during wilting. *Plant & Cell Physiol.* 21, 197-200.
- Nadi, A.H.EL, Brouwer, R. & Locher, Th. J. (1969): Some responses of the root and the shoot of *Vicia faba* plants to water stress. *Neth. J. Agric. Sci.* 17, 133-142.
- Nash, V.E. & Baligar, V.C. (1974): The growth of soybean (*Glycine max*) roots in relation to soil micromorphology. *Plant and Soil* 41, 81-89.
- Nash, D. Paleg, L.G. & Wiskich, J.T. (1982): Effect of proline, betaine and some other solutes on the heat stability of mitochondrial enzymes. *Aust. J. Plant Physiol.* 9, 47-57.
- Nelson, W.L. (1980): Interactions of potassium with moisture and temperature. In: Potassium for Agriculture. Potash & Phosphate Institute, Atlanta, USA, 109-122.
- Newmann, E.I. (1966): A method of estimating the total lenght of root in a sample. *J. Appl. Ecol.* 3, 139-145.
- Nielsen, N.E. (1980a): Forløbet af rodudvikling, næringsstofoptagelse og stofproduktion hos byg, dyrket ved moderat mangel på phosphor og kalium. Meddelelser. No. 1118. 30 pp. Afdelingen for Planternes Ernæring. Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskole. København.
- Nielsen, N.E. (1980b): Forløbet af rodudvikling, næringsstofoptagelse og stofproduktion hos byg, dyrket på frugtbart morænelerjord. Meddelelser. No. 1119. 46 pp. Afdelingen for Planternes Ernæring. Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskole. København.
- Nielsen, J.D. & Møberg, J.P. (1985): Klassificering af jordprofiler ved forsøgsstationer i Danmark. *Tidsskr. Planteavl (under trykning)*.
- Olsen, M. (1957): Om agermarkens vandhusholdning. Hedeselskabets forskningsvirksomhed. Beretning nr. 2. 68 pp.
- Olsen, M. (1958): Orienterende forsøg vedrørende jorders dybdebehandling. Hedeselskabets forskningsvirksomhed. Beretning nr. 3. 41 pp.
- Oza, A.M., Singh, S.J. & Kamath, M.B. (1980): Evaluation and standardisation of isotopic tracer techniques for root studies of oats. *J. Nucl. Agric. Biol.* 9, 112-113.

- Paasikallio, A. (1976): Radiophosphorus used to follow root growth in field plantings of spring cereals. *Annal. Agric. Fenn.* 15, 175-181.
- Paleg, L.G., Stewart, G.R. & Bradbeer, J.W. (1984): Proline and glycine betaine influence protein solvation. *Plant Physiol.* 75, 974-978.
- Passioura, J.B. (1981): Water collection by roots. In: (Paleg, L.G. & D. Aspinall,): *The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants.* 492 pp. Academic Press, Sydney.
- Passioura, J.B. (1983): Roots and drought resistance. *Agric. Water Manage.* 7, 265-280.
- Petersen, L. (1976): *Podzols and Podzolization.* 293 pp. DSR Forlag. Copenhagen.
- Popov, F.A., Romeyko, I.N., Plishko, M.K. & Bitjukova, L.B. (1982): Effect of deep cultivation methods on the productivity and biological activity of sod-podzolic soil. *Sov. Soil Sci.* 14, 99-106.
- Quarrie, S.A. (1981): Genetic variability and heriability of drought-induced abscisic acid accumulation in spring wheat. *Plant, Cell and Environment* 4, 147-151.
- Rasmussen, K.J. (1973): Harvningsintensitet til byg. Udbytter og jordfysiske målinger. *Tidsskr. Planteavl* 77, 443-470.
- Rasmussen, K.J. (1976): Jordpakning ved færdsel om foråret. I. Vækstbetingelser og kærneudbytter af byg. *Tidsskr. Planteavl* 80, 821-834.
- Rasmussen, K. (1979): *Mineralogi og geologi.* DSR Forlag. København.
- Reeve, M.J. Smith, P.D. & Thomasson, A.J. (1973): The effect of density on water retention properties of field soils. *J. Soil Sci.* 24, 355-367.
- Reinhold, L., Seiden, A. & Volokita, M. (1984): Is modulation of the rate of proton pumping a key event in osmoregulation ?. *Plant Physiol.* 75, 846-849.
- Richards, R.A. & Passioura, J.B. (1981): Seminal root morphology and water use of wheat. II. Genetic variation. *Crop Sci.* 21, 253-255.
- Roo, H.C. de (1960): Root development in coarse textured soils as related to tillage practices and soil compaction. *Trans. 7th Int. Congr. Soil Sci., Madison, Wisc. USA.* I, 622-628.

- Rose, D.A. (1983): The description of the growth of root systems. *Plant and Soil* 75, 405-415.
- Rowse, H.R. & Barnes, A. (1979): Weather, rooting depth and water relations of broad beans - A theoretical analysis. *Agric. Met.* 20, 381-391.
- Rowse, H.R. & Stone, D.A. (1980/1981a): Deep cultivation of a sandy clay loam. I. Effects on growth, yield and nutrient content of potatoes, broad beans, summer cabbage and red beet in 1977. *Soil & Tillage Res.* 1, 57-68.
- Rowse, H.R. & Stone, D.A. (1980/1981b): Deep cultivation of a sandy clay loam. II. Effects on soil hydraulic properties and on root growth, water extraction and water stress in 1977, especially of broad beans. *Soil & Tillage Res.* 1, 173-185.
- Russel, E.W. (1973): *Soil Conditions and Plant Growth*. 10th ed. 849 pp. Longman, London.
- Russel, R.S. (1977): *Plant Root Systems: Their function and interaction with the soil*. MacGraw-Hill Book Company (UK) Limited London. 298 pp.
- Safir, G.R., Boyer, J.S. & Gerdemann, J.W. (1972): Nutrient status and mycorrhizal enhancement of water transport in soybean. *Plant Physiol.* 49, 700-703.
- Salim, M.H., Todd, G.W. & Schlehuber, A.M. (1965): Root development of Wheat, Oats, and Barley under conditions of soil moisture stress. *Agron. J.* 57, 603-607.
- Scheffer, F. & Schachtschabel, P. (1979): *Lehrbuch der Bodenkunde*. 10. Auflage. 394 pp. Ferdinand Enke Verlag. Stuttgart.
- Schultze E.D. & Hall, A.E. (1981): Short-term and long-term effects of drought on steady-state and time-integrated plant processes. In: Johnston, C.B.: *Physiological Processes Limiting Plant Productivity*. Butterworths, London.
- Shevyakova, N.I. (1984): Metabolism and physiological role of proline in plants under conditions of water and salt stress. *Sov. Plant Physiol.* 30, 597-608.
- Simmelsgaard, S.E. (1976): Adaption to water stress in wheat. *Physiol. Plant.* 37, 167-174.

- Simon, W. & Eich, D. (1955): Probleme und Methoden der Wurzeluntersuchungen (unter besondere Berücksichtigung leichter Böden). Z. Acker- und Pflanzenbau 100, 179-198.
- Sivakumar, M.V.K. & Virmani, S.M. (1980): Plant and atmospheric parameters in water stress studies. Proceedings of the International Workshop on the Agroclimatological Research Needs of the Semi-Arid Tropics, Hyderabad, India. 22-24 Nov. 1978. (International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics).
- Slatyer, R.O. (1973a): The effect of internal water status on plant growth, development and yield. In: Plant Response to Climatic Factors. Proc. Uppsala Symp., 1970. UNESCO.
- Slatyer, R.O. (1973b): Effects of short periods of water stress on leaf photosynthesis. In: Plant response to Climatic Factors. Proc. Uppsala Symp., 1970. UNESCO.
- Spoor, G. & Godwin, R.J. (1978): An experimental investigation into the deep loosening of soil by rigid tines. J. Agric. Engng. Res. 23, 243-258.
- Stanhill, G. (1973): Simplified agroclimatic procedures for assessing the effect of water supply. In: Plant Response to Climatic Factors. Proc. Uppsala Symp., 1970. UNESCO.
- Stewart, C.R. (1981): Proline accumulation: Biochemical aspects. In: Paleg & Aspinall: The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants. 492 pp. Academic Press. Sydney.
- Stewart, J.I., Misra, R.D., Pruitt, W.O. & Hagan, R.M. (1975): Irrigating corn and grain sorghum with a deficient water supply. Trans. Am. Soc. Agric. Engng. 18, 270-280.
- Stibbe, E., Terpstra, R. & Kouwenhoven, J.K. (1980): Effect of spring tillage on seedbed characteristics, plant establishment and yield of silage corn on a light sandy soil. Soil and Tillage Res. 1, 47-56.
- Studer, R. & Blanchet, R. (1963): Irrigations en région tempérée a influence océanique et interactions entre l'alimentation potassique et l'alimentation hydrique des plantes. Comptes rendus des séances de l'Académie d'agriculture de France 49, 339-348.

- Søegaard, K. (1984): Vand og kvælstof til almindelig rajgræs. Statens Planteavlsvforsøg. Beretning nr. S1704. 133 pp.
- Tachibana, Y. Ohta, Y. (1983): Root surface area, as a parameter in relation to water and nutrient uptake by cucumber plant. Soil Sci. Plant Nutr. 29, 387-392.
- Tackett, J.L. & Pearson, R.W. (1964): Oxygen requirements of cotton seedling roots for penetration of compacted soil cores. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 28, 600-605.
- Taylor, H.M. & Klepper, B. (1978): The role of rooting characteristics in the supply of water to plants. Adv. Agron. 30, 99-128.
- Taylor, H.M., Roberson, G.M. & Parker, J.J., Jr. (1966): Soil strenght - root penetration relations for medium - to coarse - textured soil materials. Soil Sci. 102, 18-22.
- Thomas, J.C., Brown, K.W. & Jordan, W.R. (1976): Stomatal response to leaf water potential as affected by preconditioning water stress in the field. Agron. J. 68, 706-708.
- Tully, R.E., Hanson, A.D. & Nelsen, C.E. (1979): Proline accumulation in water-stressed barley leaves in relation to translocation and the nitrogen budget. Plant Physiol. 63, 518-523.
- Turk, K.J. & Hall, A.E. (1980): Drought adaption of cowpea. IV. Influence of drought on water use, and relations with growth and seed yield. Agron. J. 72, 434-439.
- Turner, N.C. (1979): Drought resistance and adaption to water deficits in crop plants. In: Mussell, H. & R.C. Staples: Stress Physiology in Crop Plants. John Wiley & Sons, New York. 510 pp.
- Turner, N.C. & Begg, J.E. (1981): Plant - water relations and adaption to stress. Plant and Soil 58, 97-131.
- Turner, N.C. & Jones, M.M. (1980): Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation. In: Turner, N.C. & P.J. Kramer: Adaption of plants to water and high temperature stress.
- Unger, P.W. (1979): Effects of deep tillage and profile modification on soil properties, root growth, and crop yields in the United States and Canada. Geoderma 22, 275-297.

- Upchurch, D.R. & Ritchie, J.T. (1983): Root observation using a video recording system in mini-rhizotrons. *Agron. J.* 75, 1009-1015.
- Van der Paauw, F. (1958): Relations between the potash requirements of crops and meteorological conditions. *Plant and Soil* 9, 254-258.
- Veihmeyer, F.J. & Hendrickson, A.H. (1948): Soil density and root penetration. *Soil Sci.* 65, 487-495.
- Veldhorst, G. & Veeken, A.M. van den (1978): Praktijk onderzoek naar het effect van diepe grondbewerkingen in West-Brabant. *Bedrijfsontwikkeling* 9, 1009-1011.
- Voorhees, W.B., Farrell, D.A. & Larson, W.E. (1975): Soil strenght and aeration effects on root elongation. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 39, 948-953.
- Wallace, S.V. & Anderson, I.C. (1984): Aluminium toxicity and DNA synthesis in wheat roots. *Agron. J.* 76, 5-8.
- Warnaars, B.C. & Eavis, B.W. (1972): Soil physiological conditions affecting seedling root growth. II. Mechanical impedance, aeration and moisture availability as influenced by grain-size distribution and moisture content in silica sands. *Plant and Soil* 36, 623-634.
- Webb, R.S. & Alexander, S.A. (1982): Subsoiling and reduced radial growth in seed orchard loblolly pine established on sandy soils. *Southern Journal of Appl. For.* 6, 163-167.
- Weimberg, R., Lerner, H.R. & Poljakoff-Mayber, A. (1982): A relationship between potassium and proline accumulation in salt-stressed *Sorghum bicolor*. *Physiol. Plant.* 55, 5-10.
- Whiteley, G.M., Utomo, W.H. & Dexter, A.R. (1981): A comparison of penetrometer pressures and the pressures exerted by roots. *Plant and Soil* 61, 351-364.
- Wiersum, L.K. (1957): The relationship of the size and structural rigidity of pores to their penetration by roots. *Plant and Soil* 9, 75-85.
- Wyn, R.G. & Storey, R. (1981): Betaines. In: Paleg & Aspinall: *The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants*. 492 pp. Academic Press. Sydney.
- Zeevaart, J.A.D. & Boyer, G.L. (1984): Accumulation and transport of abscisic acid and its metabolites in *Ricinus* and *Xanthium*. *Plant Physiol.* 74, 934-939.

Øvig, J.K. (1975): Undergrundsgødskning med fosfor. Det danske Hedeselskab. Forsøgsvirksomheden. Beretning nr. 15.

Øvig, J.K. (1979): Forsøg med sphagnumgødning. Det danske Hedeselskab. Forsøgsvirksomheden. Beretning nr. 20.

Øvig, J.K. & Larsen, V. (1974): Tilførsel af ler til sandjorder. Det danske Hedeselskab. Forsøgsvirksomheden. Beretning nr. 13.

Institutter m.v. under Statens Planteavlfsforsøg

Sekretariatet

Statens Planteavlkontor, Kongevejen 83, 2800 Lyngby	(02) 85 50 57
Informationstjenesten, Lottenborgvej 2, 2800 Lyngby	(02) 87 53 27
Dataanalytisk Laboratorium, Lottenborgvej 24, 2800 Lyngby	(02) 87 06 31
Sekretariatet for Sortsafprøvning, Tystofte, 4230 Skælskør	(03) 59 61 41
Statens Bisygdomsnævn, Kongevejen 83, 2800 Lyngby	(02) 85 62 00
Jordbrugsmeteorologisk Tjeneste, Forsøgsanlæg Foulum, 8833 Ørum Sønderlyng	(06) 65 25 00

Landbrugscentret

Statens Forsøgsstation, Ledreborg Allé 100, 4000 Roskilde	(02) 36 18 11
Statens Forsøgsareal, Bornholm, Rønnevej 1, 3720 Åkirkeby	(03) 97 53 10
Statens Biavlfsforsøg, Ledreborg Allé 100, 4000 Roskilde	(02) 36 18 11
Statens Forsøgsstation, Rønhave, 6400 Sønderborg	(04) 42 38 97
Statens Forsøgsstation, Tylstrup, 9380 Vestbjerg	(08) 26 13 99
Statens Forsøgsstation, Tystofte, 4230 Skælskør	(03) 59 61 41
Institut for Grovfoder, Forsøgsanlæg Foulum, 8833 Ørum Sønderlyng . .	(06) 65 25 00
Statens Forsøgsstation, Borris, 6900 Skjern	(07) 36 62 33
Statens Forsøgsstation, Silstrup, 7700 Thisted	(07) 92 15 88
Statens Forsøgsstation, Askov, 6600 Vejen	(05) 36 02 77
Statens Forsøgsstation, Lundgård, 6600 Vejen	(05) 36 01 33
Statens Forsøgsstation, 6280 Højer	(04) 74 21 04
Statens Forsøgsstation, St. Jyndeved, 6360 Tinglev	(04) 64 83 16
Statens Planteavlfs-Laboratorium, Lottenborgvej 24, 2800 Lyngby	(02) 87 06 31
Centrallaboratoriet, Forsøgsanlæg Foulum, 8833 Ørum Sønderlyng . . .	(06) 65 25 00

Havebrugscentret

Institut for Grønsager, Kirstinebjergvej 6, 5792 Årslev	(09) 99 17 66
Institut for Væksthuskulturer, Kirstinebjergvej 10, 5792 Årslev	(09) 99 17 66
Institut for Frugt og Bær, Kirstinebjergvej 12, 5792 Årslev	(09) 99 17 66
Institut for Landskabsplanter, Hornum, 9600 Års	(08) 66 13 33

Planteværnscentret

Institut for Pesticider, Lottenborgvej 2, 2800 Lyngby	(02) 87 25 10
Institut for Plantepestologi, Lottenborgvej 2, 2800 Lyngby	(02) 87 25 10
Planteværnsafdelingen på »Godthåb«, Låsbyvej 18, 8660 Skanderborg . .	(06) 52 08 77
Institut for Ukrudtsbekæmpelse, Flakkebjerg, 4200 Slagelse	(03) 58 63 00
Analyselaboratoriet for Pesticider, Flakkebjerg, 4200 Slagelse	(03) 58 63 00