

RØTTER OG ROTUTVIKLING HOS GRAS

av

Ole H. Baadshaug

VOLLEBEKK, november 1970

Forord

Denne oversikt er et ledd i lisensiatstudium i plantekultur, og den bygger særlig på "The underground organs of herbage grasses" av Throughton (59) som gir en meget omfattende oversikt over de undersøkelser som var gjort på området fram til 1957. Det er imidlertid også brukt nyere litteratur, lærebøker og oversiktsartikler.

I mange tilfeller er det i denne oversikt omtalt undersøkelser som er referert i litteraturen, uten at originalarbeidene er brukt. Det er da her ikke henvist til originalarbeidene, men til den artikkel, lærebok eller oversikt der avhandlingen er referert.

Jeg takker professor B. Opsahl for nyttige diskusjoner, og for gjennomlesning og positiv kritikk.

Vollebekk, november 1970.

Ole Hans Baadshaug

Innhold

	side
I. Røttenes morfologi	1
a) Frørøtter	1
b) Kronrøtter	2
II. Betydningen av frørøttene	4
III. Røttenes anatomi	7
IV. Mycorrhiza	12
V. Vekst av røtter hos unge grasplanter	15
VI. Vekst av røtter hos eldre grasplanter	19
VII. Vertikal fordeling av røttene	23
VIII. Faktorer som påvirker veksten av røttene	24
a) Temperaturen	24
b) Vanntilgang	26
c) Oksygen-tilgang	30
d) Andre jordfysiske faktorer	32
e) Næringstilgang	35
f) pH	40
g) Lysforhold	41
h) Høsting	43
IX. Kjemisk innhold i røttene	47
a) Karbohydrater	47
b) Nitrogenholdige stoffer	62
c) Mineraler	63
X. Betydningen av røttene i konkurransen mellom planter	64
Litteraturliste	69

I. Røttenes morfologi.

a). Frørøtter. Hos artene innen familien Gramineae er det to helt adskilte rotsystemer: 1) Frørøtter (Primære røtter eng.: Seminal roots ell. Primary roots) 2) Kronrøtter (Sekundære røtter, adventivrøtter, eng.: Nodal - adventitious - secondary ell. crown roots). Frørøttene utvikles fra anlegg i embryo, mens kronrøttene vokser ut fra stengelens nedre nodier, fra rotstokk eller jordstengel.

Rotskjeden (Cholerhiza) omslutter kimrota som ei hette i frøets embryo, og er den første delen av rota som kommer til syne ved spiring. Spissen av frørota trenger snart gjennom rotskjeden, som blir liggende som et dekke over basis av rota. Hos timotei og engrapp er det påvist at rotskjeden beskytter rota, og at den kan ta opp vann og næringsstoffer i relativt lang tid (over 30 dager) etter spiring (59). Hos disse og andre arter kan rotskjeden danne hår som ligner rothår.

Antall frørøtter er først og fremst genetisk bestemt, og varierer lite innen arten. Hos mais og mange grasarter dannes bare ei frørot, den primære. Hos andre arter dannes i tillegg ei eller flere adventive frørøtter (Fig. 1). Hos hvete kan det således utvikles opp til 7-8 frørøtter. Flerårige gras med små frø danner oftest færre enn ettårige, storfrøede arter. Hos en måned gamle bladfaksplanter fant en to frørøtter (59). Hundegras har vanligvis tre, men det kan utvikles ytterligere to adventive frørøtter (9). Baker (3) fant ei primær, og oftest ei adventiv frørot hos flerårig raigras. Ifølge egne observasjoner danner engkvein oftest ei frørot, engrapp ei eller to, og bladfaks oftest to. Hos raigras var det fra ei til fire, oftest var det to eller tre og i middel 2,4.

Antall frørøtter kan variere noe med miljøet. Hos hvete ble det dannet flere frørøtter ved 25°C enn ved 15°C (62). Forsøk av Pavlychenko (59) med forskjellige grasarter tyder på at sådybden kan ha betydning for antall frørøtter som utvikles. Planter fra frø sådd på overflaten eller i mer enn 1,3 cm dybde hadde flere frørøtter enn normalt.

Frørøttens vekst og deres funksjon og betydning for plantens ut-

vikling er både genetisk bestemt og avhengig av vekstbetingelsene. De er ofte svært tynne, men har rask lengdevekst og kan danne et stort antall laterale røtter (Fig. 1), slik at et stort jordvolum gjennomveves (Fig.2). I Nebraska, USA, ble 14 forskjellige grasarter dyrket i kasser i veksthus (68). Etter 3 uker hadde frørøttene nådd en dybde av 15-25 cm. 4 måneder etter såing var frørøttene utviklet 60 cm, hos enkelte arter 90 cm ned i jorda.

b) Kronrøtter. Disse utvikles fra stengelens nedre nodier, fra rotstokk eller jordstengler. De dannes (lik som laterale frørøtter) endogent, dvs. fra sentralsylinderen der noen modne celler går over til å bli meristematiske (Fig.3). Normalt utvikles langt flere kronrøtter enn frørøtter. Antallet varierer sterkt med miljøforholdene, men er også i betydelig grad genetisk bestemt. Hos timotei fant en at kronrøttene ble dannet fra plantenes basis nær jordoverflaten i et nivå som var uavhengig av sådybden (59). Tilpassingen skjedde ved at lengden av mesocotylen varierte. Denne danner det segment som ligger mellom frøblad (scutellum) og koleoptilens basis (Fig.1). Hos andre gras kan tilsvarende tilpassing skje ved at lengden av epicotylen varierer. Denne ligger mellom coleoptilens basis og det nederste stengelinternodium (Fig.1).

Kronrøttene er oftest sterkt greinet, med laterale røtter (greiner, siderøtter) av opp til 3. orden. Graden av forgreining varierer fra art til art, og er også avhengig av miljøet. Diameter og strekkstyrke er størst hos de primære røttene, og avtar hos laterale røtter av høyere orden. Kronrøttene hos en og samme plante kan være ulike, og det er gjort forsøk på å dele dem i klasser etter morfologiske kjennetegn. Slik inndeling bygger på ulikheter i lengde, tykkelse, dannelse av laterale røtter, behåring, etc. Oliver (59) f.eks. skilte mellom "næringsrøtter" (eng.: nutritive roots) som var korte og sterkt forgreinet, og "støtterøtter" (anchoring roots) som var lange og uten greiner. Ulikheter i funksjon som disse betegnelsene antyder, er neppe påvist eksperimentelt. Selv om røttene hos den enkelte plante er ulike i morfologi (og funksjon?), er en inndeling i klasser vanskelig fordi røttenes utvikling er avhengig av miljøet. Sterk nitrogen-gjødsling gir f.eks. planter med korte, tykke røtter som er lite greinet. Ved knapp tilførsel dan-

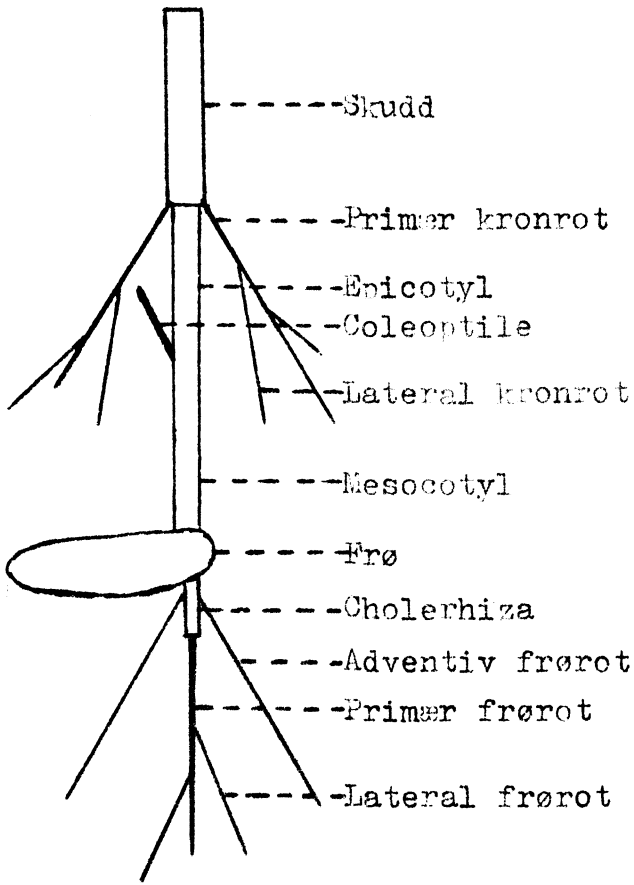


Fig. 1. Frøplante av gras, skjematisk.

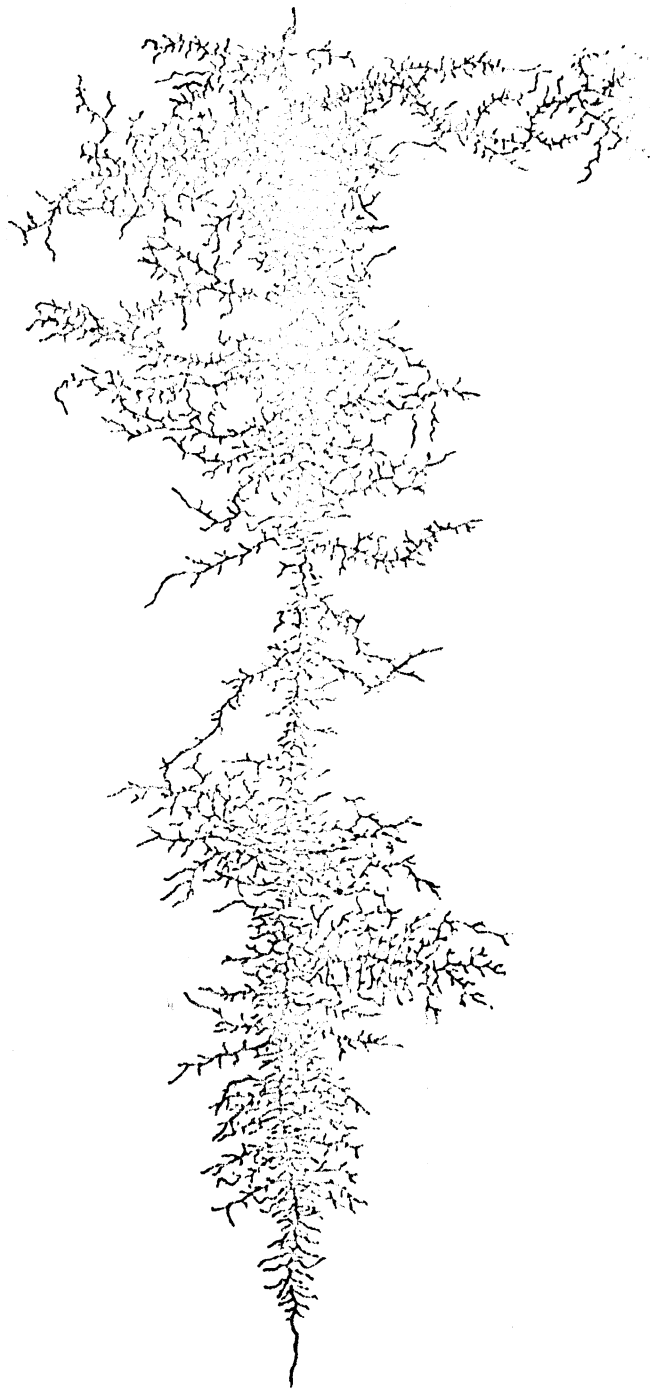


Fig. 2. Frørot av Andropogon furcatus 70 dager etter såing. Maksimal dybde 53 cm. (e. Weaver og Zink, 68).

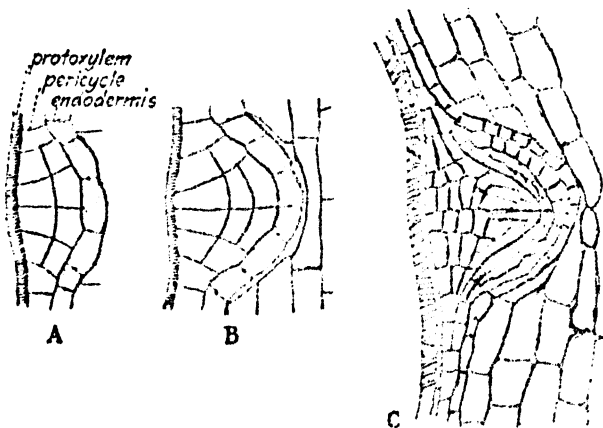


Fig. 3. Utvikling av lateral rot fra pericykelen. Tidlige stadier. (e. James og MacDaniels, 16).

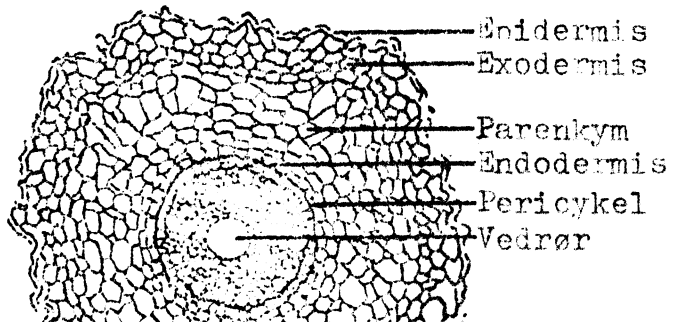


Fig. 4. Tverrsnitt av kronrot av engsvingel. (e. Troughton, 59).

nes lengre og tynnere røtter med flere greiner (39, 59). Flerårig raigras dannet i vannkultur bare lange, tykke røtter uten greiner. Hos planter dyrket i jord ble de kortere og tynnere med laterale røtter. Planter med en del av røtsystemet i vann og en del i jord dannet begge typer røtter. Ved svakt lys og høy temperatur (7000 lux, 18°C) dannet raigras bare tynne krokete røtter med mange greiner. Ved sterkt lys og lav temperatur (20 000 lux, 10°C) ble røttene tykke, glatte og med få laterale røtter (59). Hos raigras førte fjerning av en del av kronrøttene til at de som var igjen, ble tynnere og dannet flere laterale røtter (35). Kappes ei kronrot et stykke fra plantebasis, vil tendensen til å danne laterale røtter hos den delen som er igjen øke (59, 69).

II. Betydningen av frørøttene.

I den første tiden etter spiring er den unge grasplanten fullstendig avhengig av frørøttene for opptak av vann og næringsstoffer. Utviklingen av kronrøtter begynner under normale forhold når det andre bladet har foldet seg ut, eller litt seinere (9). I buskingsfasen er utviklingen av kronrøtter særlig rask og de overtar funksjonen til frørøttene som etterhvert mister sin betydning. Det er gjort mange forsøk for å finne ut hvor lenge frørøttene er aktive, og hva de betyr for vekst og utvikling på forskjellige stadier.

Mange undersøkelser tyder på at frørøttene hos grasartene kan ha ganske kort levetid, fra 4 til 10 uker (59). I Nebraska, USA, fant en derimot at frørøttene hos forskjellige flerårige grasarter fungerte i hvert fall $3\frac{1}{2}$ - 4 måneder, og sannsynligvis hele sommeren etter såing om våren, selv om kronrøttene utviklet seg normalt (68). Hos vårkorn-artene kan frørøttene være aktive hele plantens levetid (62, 68). Det samme gjelder ettårige gras. I tørre strøk kan det til og med hende at de ikke utvikler kronrøtter. I Finnland (50) fant en at frørøttene hos hundegras døde i løpet av den andre sommeren etter såing. Hos Andropogon furcatus ble det funnet to år gamle frørøtter som enda var aktive.

Mangel på vann kan forlenge frørøttenes funksjonstid. Hos Bouteloua curtipendula var frørøttene ute av funksjon etter 6-10 uker når vanntilførselen var rikelig. Planter som led av tørke, hadde aktive frørøtter etter 4 måneder. I Finland (59) fant en at frørøttene hos gras sådd under dekkvekst hadde lengre levetid enn hos gras sådd uten dekkvekst. Dette skyldtes sannsynligvis forskjeller i tilgang på vann.

Det er ofte negativ korrelasjon mellom veksten av frørøttene og veksten av kronrøttene. Den nevnte virkningen av tørke henger sammen med at mangel på vann hemmer dannelsen av kronrøtter. Hos Bouteloua curtipendula var lengden og graden av forgreining hos frørøttene negativt korrelert med antall kronrøtter (59). Fjerning av kronrøttene etterhvert som de dannes har liknende virkning som tørke. Hos hvete og havre (68) og hos mais (35) førte slik behandling til at frørøttene ble bedre utviklet.

Mange ettårige arter innen Gramineae kan utvikle seg fram til frømodning uten kronrøtter. I tørre strøk hender det at kronrøttene hos ettårige gras ikke kommer til utvikling av mangel på vann. Kornartene kan gi avling selv om kronrøttene fjernes etterhvert som de dannes. For hovedstengelen behøver heller ikke slik behandling gå særlig ut over avlingsmengden (68). Hos flerårige gras er det bare i begrenset tid at frørøttene alene kan gi noenlunde normal utvikling. Flerårige grasarter som fikk kronrøttene fjernet etterhvert som de ble dannet, utviklet seg noenlunde normalt fram til tre måneder etter såing, men så begynte en rask degenerering (68). Raigras, som ble behandlet på denne måten dannet færre skudd enn normalt, men holdt seg i live i $3\frac{1}{2}$ måneder (71). Williams (70) dyrket timotei slik at frø- og kronrøtter fikk utvikle seg i forskjellige kar. Fra sju ukers alder ble næringsløsning tilført på forskjellig måte. 12 uker seinere ble plantene høstet, tørket og veid:

Tabell 1.

Næring tilført	Antall skudd	Tørrstoff i g pr. kar		
		Topp	Frørøtter	Kronrøtter
Begge rotsystemene	176	90	0,08	12,3
Bare kronrøtter	147	79	0,02	13,5
Bare frørøtter	63	41	0,17	15,5

Når frørøttene alene skulle klare opptaket av næring, ble de bedre utviklet, men ikke nok til at de kunne besørge tilstrekkelig næringstilførsel for normal utvikling fram til 19 ukers alder (vann ble tilført begge rotsystemene).

Hvor lang tid det tar før plantene kan klare seg uten frørøttene, avhenger både av vekstforhold og av planteart. I Canada (48) fant en at frørøttene var den viktigste delen av rotsystemet hos vårhvete fram til omlag midt i veksttida. Før denne tida gjorde fjerning av frørøttene større skade enn fjerning av kronrøttene, og større dess tidligere inngrepet ble gjort. Etter midten av veksttida gjorde fjerning av kronrøttene større skade. Grasartene ser ut til å kunne utvikle seg normalt selv om frørøttene fjernes på et tidlig stadium. Sudangras (Sorgum vulgare var. Sudanense) og strandror fikk frørøttene fjernet før det var begynt å dannes kronrøtter (59). Dette førte til at utviklingen av kronrøtter ble fremskyndet, og plantene vokste normalt. Hos flerårig raigras ble kronrøttene fjernet 5 uker etter såing (71). Det ble da noe færre skudd og litt mindre avling ved høsting etter 14 og 20 uker. Timotei som fra sju ukers alder ble tilført næring bare gjennom kronrøttene, hadde ikke signifikant dårligere toppvekst enn planter som fikk næring gjennom hele rotsystemet (Tab.1).

Bortsett fra de aller første ukene etter spiring vil hos flerårige gras kronrøttene utgjøre hoveddelen av rotsystemet. På tørrvektbasis utgjør frørøttene bare i høyden noen prosent, eller brøkdeler av en prosent (Tab.1). Tørrvekten alene forteller lite om deres betydning. Williams (70) beregnet at frørøttene på tørrvektbasis absorberte 50 ganger mer joner enn kronrøttene. Dette henger sammen med at frørøttene er tynne og sterkt greinet slik at aktiv overflate pr. vektenhet tørrstoff blir større enn for kronrøttene.

Det er nevnt ovenfor mange eksempler på at frørøttenes betydning varierer fra art til art. Også innen arten kan det være store ulikheter. Borg (10) fant at enkelte sorter av høsthvete utviklet mange og lange kronrøtter om våren, og lite frørøtter. Hos andre sorter fortsatte utviklingen av frørøttene om våren, mens kronrøttene vokste lite.

Det er hevdet at frørøttene først og fremst forsyner hovedstengelen, mens kronrøttene forsyner sideskuddene, men dette kan ikke anses å være bevist (70).

Den primære frørota har størst betydning. Hos vårhvete var den primære frørota omlag like viktig som det første paret av adventive frørøtter tilsammen, mens de øvrige hadde liten betydning (48). Fjerning av adventive frørøtter hos raigras fem uker etter spiring virket ikke på plantenes vekst og utvikling (71).

III. Røttenes anatomi.

Hos Gramineae finner en omlag samme anatomiske bygning av røttene som hos andre enfrøbladete. I en ferdig differensiert kronrot kan en finne følgende typer av vev fra overflaten og innover mot sentrum: epidermis, exodermis, sklerenkym, parenkym, endodermis og sentralsylinder. Rotbarken ligger mellom epidermis og sentralsylinderen, og omfatter exodermis, eventuelt lag av sklerenkym, parenkym og endodermis. Sentralsylinderen består av pericykelen, ledningsstrenger og parenkymvev (Fig.4).

Epidermis består av et lag tynnveggede celler som skiller seg tydelig ut fra vevet innenfor. Noen epidermisceller, de såkalte trichoblastene, kan danne rothår, som hos grasartene oftest er velutviklet. Lengden kan være 1 mm eller noe mer, og diameteren ca. 10 μ . I et jordvolum på 3/4 l hadde engrapp dannet 51 mill. rothår med en samlet lengde på 51 km og en samlet overflate på 1,5 m² (59).

Blant grasartene er det funnet to ganske klart adskilte typer m.h.t. utviklingen av epidermis og rothår. Hos røtter av "type A" (Fig.5) skiller trichoblastene seg ut fra de øvrige epidermiscellene allerede ved celledelingen. Trichoblast-morcellen deler seg usymmetrisk. Dattercellen som ligger nærmest rotspissen, kan danne rothår i den apikale enden. Den er kortere og har mer tyktflytende protoplasma enn søstercellen, som ikke kan danne rothår. I epidermis av "type B" deler trichoblast-morcellen seg i to like datterceller, som begge kan utvikle hår. Disse kan dannes i den apikale enden, eller mer midt på cellen, i omlag rett vinkel med

rotaksen, mens de hos "type A" gjerne er rettet noe forover. Et lengdesnitt gjennom rothårsonen i en rot av "type A" viser celler med og uten rothår alternerende. I en rot av "type B" kan det være flere celler med rothår etter hverandre (Fig.5). Strukturen av rot-epidermis har vist seg å være en viktig karakter for inndelingen av Gramineae i subfamilier etc. Row og Reeder (47) fant sterk korrelasjon mellom data for epidermis og andre karakterer av systematisk betydning, slik som embryo-struktur, kromosomtall og -størrelse og bladanatomi. Artene innen Festucoidea hadde stort sett epidermis av type A, mens type B var karakteristisk for Panicoidea.

Utviklingen og varigheten av rothårene varierer fra art til art, og er også avhengig av miljøet. Hos timotei og engrapp ble det dannet kortere rothår i vann enn i fuktig luft. Dannelsen av rothår avtar ofte med plantenes alder, og hvis overjordiske plantedeler fjernes. Den ytre delen av rota, ofte helt inn til endodermis kan slites av etter en tid, og da vil også rothårene følge med. Forskjellige røtter hos en og samme plante kan ha forskjellig behåring. Hos raigras hadde noen av kronrøttene hår langs hele overflaten på tidlige utviklingsstadier, mens andre hadde rothår bare i en sone bak rotspissen (59). Rothårene hos gras er relativt varige. Noen sørafrikanske grasarter beholdt rothårene langs hele rotas lengde i opptil flere år.

Rotbarken ligger mellom epidermis og sentralsylindren. Hos noen gras er barklaget varig, dvs. at det er uforandret og tilsynelatende intakt hele rotas levetid. Hos andre røtter kan epidermis og mer eller mindre av barklaget slites av etter ganske kort tid. Således kan røttene fra et stykke bak rotspissen til plantens basis bare bestå av sentralsylinder og endodermis. Rota kan likevel fungere normalt, og transportere vann og næring fra rotspissen. Varigheten av barklaget er i høy grad en artsegenskap, men miljøet har også betydning. Exodermis og endodermis er oftest klart differensiert. Ellers kan rotbarken være homogen og enkel i strukturen, eller bestå av forskjellige typer av celler. Graden av differensiering av rotbarken henger bl.a. sammen med dens varighet.

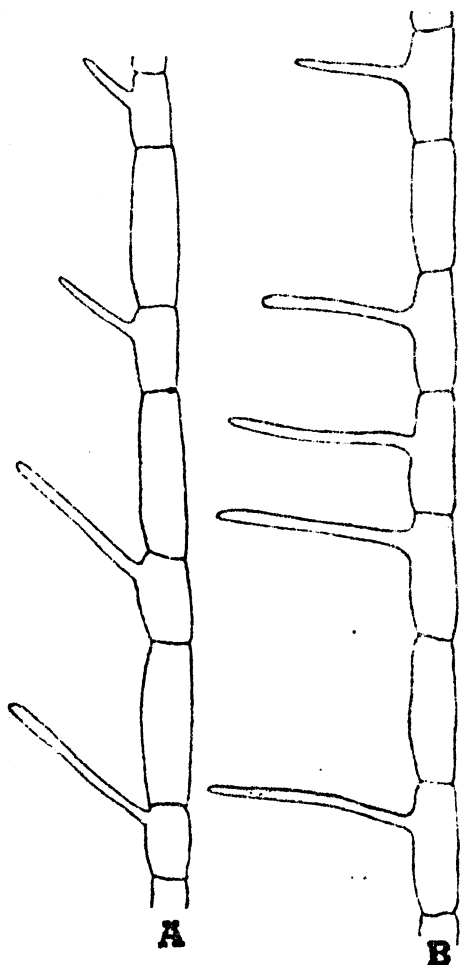


Fig. 5. Ulike typer av epidermis. A, festucoid type, Bromus anomalus. B, panicoid type, Panicum lanuginosum. (e. Booth, 9).

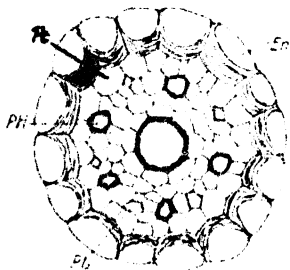


Fig. 7. Sentralsylinder hos sauesvingel. En: endodermis. Pc: pericykel. PH: vedrør. PL: silrør. (e. Guttenberg, 25).

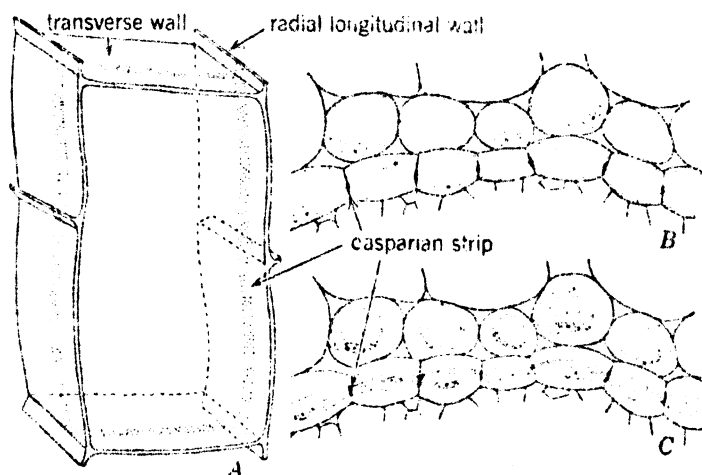


Fig. 6. Endodermisceller med caspariske striper. (e. Esau, 18).

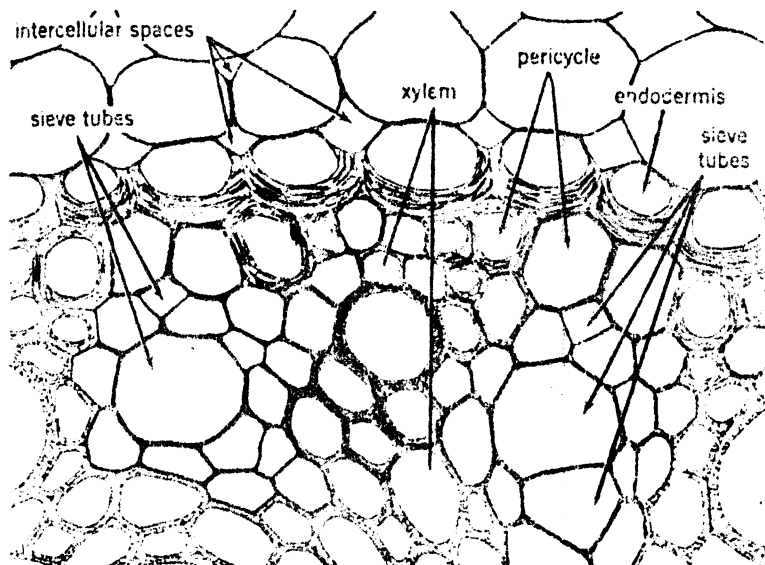


Fig. 8. Tverrsnitt av rot av mais. Endodermis i tredje utviklingsstadium. De indre tangentielle og de radiare celleveggene fortykket. (e. Esau, 18).

Exodermis kan bestå av ett eller flere lag av oftest langstrakte celler. Først har de tynne vegger, men med alderen dannes ofte et sekundært lag suberin¹⁾ innenfor den primære veggen. Hos sør-afrikanske gras med varig rotbark, dannet det seg et tertiært lag av cellulose som etterhvert ble innsatt med lignin (59). Dette laget var lite utviklet hos arter med lite varig rotbark.

Sklerifisering av cellene i rotbarken er vanlig i gras og andre enfrøbladete, men sjelden hos tofrøbladete (18). Sør-afrikanske gras med lite varig rotbark hadde ett lag, arter med mer varig bark 2-5 lag sklerenkymceller innenfor exodermis (59). Innenfor eventuelle lag av sklerenkymceller består rotbarken av parenkymvev, oftest med store intercellularrom, særlig i den ytre delen. I Sør-Afrika fant en at størrelsen av intercellularrommene økte med fuktigheten i jorda, og at de var større i røtter dannet om sommeren enn i røtter dannet ellers i året. I røtter av bygg som vokste i gjennomluftet næringsløsning, var barklaget kompakt, uten intercellularrom. Røtter som vokste i løsning som ikke ble gjennomluftet, hadde store luftkanaler, adskilt av "strenger" av parenkymvev (11). Hos noen arter, bl.a. timotei, sølvbunke, blåtopp, finntopp og mannasøtgras fant en at parenkymcellene i rotbarken lå uordnet, og intercellularrommene var store, regelmessige, radiære kanaler. Hos andre arter, som hundegras, gulaks, vassrørkvein, englodnegras og lodnefaks dannet cellene regelmessige, radiære rekker, med små, uregelmessige mellomrom (59).

Endodermis utvikles hos alle plantearter, og danner rotbarkens indre cellelag. I cellenes radiære langvegger og tverrvegger utvikles på et tidlig stadium casparyske striper (Fig.6). Hos de fleste enfrøbladete fortykkes celleveggene etterhvert, først med et lag suberin, deretter ofte med et tykt lag cellulose innsatt med lignin. Dette tredje laget kan være jevnt rundt hele cellen, eller det kan være begrenset til den indre tangentiale og de radiære veggene - slik som f.eks. hos sauesvingel (Fig.7), mais (Fig.8) og blåtopp (59).

¹⁾Suberin ("korkstoff") består av høyt polymeriserte fettsyrer.

Pericykelen danner sentralsylinderens ytterste lag. I de fleste planter består den av ett lag celler, men hos mange enfrøbladete, derav noen grasarter, er det flere lag. Hos de enfrøbladete hvor det ikke er noen sekundær tykkelsesvekst av rota, skjer en fortykkelse, sklerifisering, av veggene ettersom cellene blir eldre. Vanligvis danner pericyklen en sammenhengende sylinder (Fig.7). Et anatomisk særtrekk hos mange gras, derav mange vest-europeiske arter - f.eks. engrapp -, er at pericykelen er avbrutt av vedstrenger, som er utviklet helt ut til endodermis (59).

Innenfor pericykelen finner en parenkymatisk vev med strenger av sil- og vedrør. Parenkymcellene blir sklerifisert med alderen. I tynne grasrøtter er det ofte ingen marg, men den sentrale delen er opptatt av et enkelt vedrør med stor diameter (Fig.4 og 7).

Miljøforholdene kan virke inn på de anatomiske karakterene. Høsting reduserer røttens diameter. Barklaget og sentralsylinderen reduseres forholdsvis like mye, og det dannes færre og tynnere sil- og vedrør (59). I forsøk med Sudangras hadde økt konkurranse mellom plantene (økning av frømengden ved såing) omlag samme virkning som høsting (59).

Rotspissen. På et lengdesnitt av en grasrot kan en dele inn rotspissen i ulike soner etter cellenes utseende og fysiologiske aktivitet (Fig.9). Ytterst sitter rothetten som er en ganske løs samling tynnveggede celler. Rothetten omslutter selve rotspissen med dens apikale meristem, og dannes fra dette.

Den meristematiske sonen er den delen av selve rotspissen der celledeling foregår. Goodwin og Stepka (59) fant at denne sonen rakk fra spissen og 425 μ bakover i frørøtter av timotei. I de fremste 200-300 μ var det små celler, rike på protoplasma og i langsom vekst. I det neste avsnittet - ca. 125 μ langt - var cellene i rask delings- og strekningsvekst, og det var begynt å dannes vakuoler.

Bak den meristematiske sonen ligger strekningssonen. Denne rakk hos timotei til ca. 1000 μ fra rotspissen (59). Her var det ingen celledeling, strekningsveksten var relativt langsom (9) og korrelert med økningen av cellenes vakuoler.

I røtter av mais (9) var det liten lengdevekst den første millimeteren bak rothetten. Den andre og tredje millimeteren dannet en sone med rask lengdevekst. Den fjerde og femte millimeteren var det liten vekst.

Differensiering og modning av de ulike typer vev skjer i forskjellig avstand fra rotspissen. I de fleste grasarter dannes vakuoler og intercellularrom i barklaget ganske nær rotspissen, mens cellene i sentralsylindren ennå har kompakt cytoplasma. Barkparenkymet er hos de fleste gras ferdig utviklet 5 mm fra rotspissen (9). Goodwin og Stepka (59) fant at silrørene ble differensiert i den meristematiske sonen, mens vedrørene ble differensiert i strekningssonen. Hos grasartene foregår ingen sekundær tykkelsesvekst av røttene. De primære sil- og vedstrenger utvikles exarkt, dvs. at de ytterste cellene utvikles først, og modningen går suksessivt innover mot rotas sentrum.

IV. Mycorrhiza.

Mycorrhiza er vanlig hos grasartene, og forårsakes her sannsynligvis først og fremst av phycomyceter innen slekten Endogone. De fire kornartene er ofte infisert, og ellers er det påvist mycorrhiza hos en lang rekke grasarter (26, 69). Sannsynligvis er det bare hos gras som vokser i svært fuktig jord at en ikke vil kunne finne mycorrhiza. Ris dyrket i ikke oversvømt jord var infisert, men ikke ris dyrket under vann (69).

Mycorrhiza hos gras er endotrof, dvs. at sopphyfene vokser inn i rotcellene. Dette sjer sjelden eller aldri hos den ektotrofe typen som er vanlig hos mange treslag. I forbindelse med infiserte grasrøtter delte Nicolson (37) soppmycelet inn i ulike faser:

- 1) Det ytre mycelet danner et relativt løst nett av hyfer rundt røttene. Således skiller denne typen seg ut fra den ektotrofe mycorrhiza, som danner en kompakt hylse av hyfer rundt vertplantens røtter. Men utviklingen av det ytre mycelet kan variere mye med grasart, voksested og jordart. I noen prøver fra grasmark (37) var det bare ganske få ytre hyfer, mens de i andre prøver dannet et ganske tett nettverk rundt røttene. Nicolson (37) kunne skille

mellom to ganske klart adskilte typer av hyfer. Noen var tykke, 20-27 μ i diameter, med ru, ujevne vegger opptil 3 μ i tykkelse. Disse hyfene var oftest usepterte, hadde tett cytoplasma, og var ofte delt i to omlag like tykke greiner. Den andre typen av hyfer var 2-7 μ i diameter med glatte, tynne vegger. Disse ble enten dannet lateralt fra tykke hyfer, eller ved at slike delte seg i gradvis tynnere greiner. De tynne hyfene var tilsynelatende uten cytoplasma, først usepterte, på noe seinere stadier ble det dannet delevegger. Mens de tykke hyfene var bestandige, gikk de tynne hyfene tidlig til grunne. Begge typene av hyfer kunne trenge inn i røttene, enten via rothår eller gjennom vanlige epidermisceller (Fig.10).

2) I denne "infeksjonsfasen" (penetrating phase) var alle hyfene tynne, med glatt, tynn vegg. De gikk relativt tidlig til grunne, slik at forbindelsen ble brutt fra det ytre mycelet og til

3) det indre mycelet, som hos de fleste gras vokser intracellulært. Nicolson fant at hyfene oftest var useptert, men mot slutten av sin levetid kunne de danne delevegger, særlig i de ytre lag av rotbarken. Inne i barkcellene danner soppen på et tidlig stadium såkalte arbuskuler (eng.: arbuscules) som oppstår ved at hyfene inne i cellen deler seg i finere og finere greiner (Fig.10 og 11). Cellen blir på denne måten fylt av hyfer med ulik tykkelse. De fineste kan være mindre enn 1 μ i diameter, og vanskelig å skjelne i vanlig mikroskop. Arbuskulene kan være særlig konsentrert i den indre delen av barken, eller de er mer jevnt fordelt i hele barklaget.

På noe seinere stadier kan det i det indre mycelet dannes runde eller ovale utvidelser av hyfene, såkalte vesikler (eng.: vesicles) (Fig.12). De kan være av størrelse omlag som barkcellene og usepterte, eller skilt fra resten av mycelet ved delevegger. Hos mange arter kan vesiklene utvikles til klamydosporer, men dette er ikke observert i gras. Også det ytre mycelet kan danne vesikler, og de er da reproduktive organer (37).

Hos alle arter med vesikulær - arbuskuær mycorrhiza dannes arbuskulene intracellulært. Hyfer og vesikler kan dannes inne i eller mellom cellene alt etter arten av vertplante. Hos noen arter innen

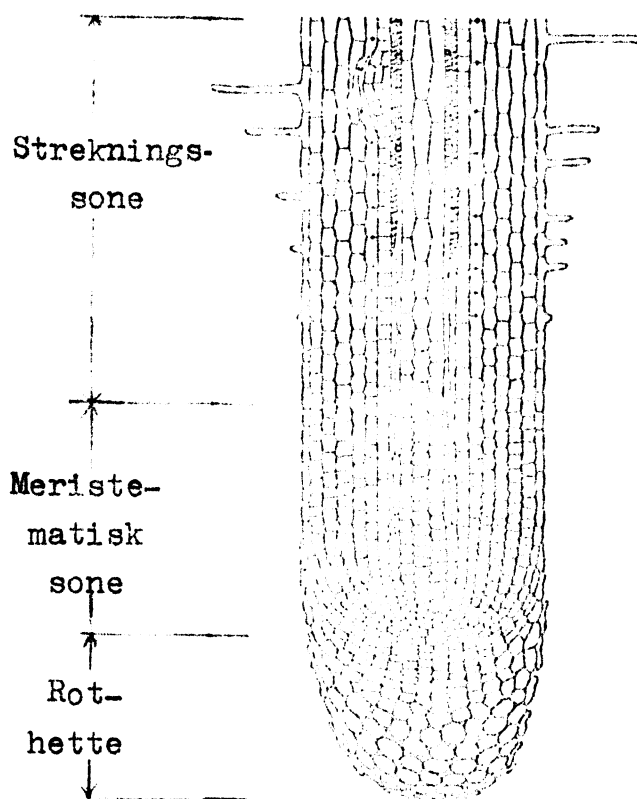


Fig. 9. Lengdesnitt av rot med grensen mellom forskjellige soner antydnet. (e. Booth, 9).

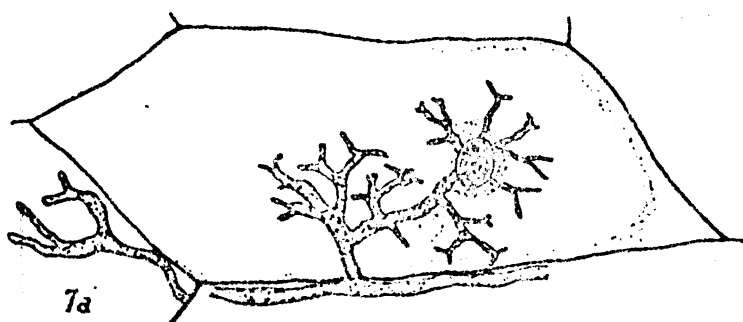


Fig. 11. Rotceller med hyfer som holder på å danne arbuskuler. (e. Nicolson, 37).

Fig. 12. Barkceller fra rot av havre med intercellulære hyfer og vesikler. (e. Nicolson, 37).

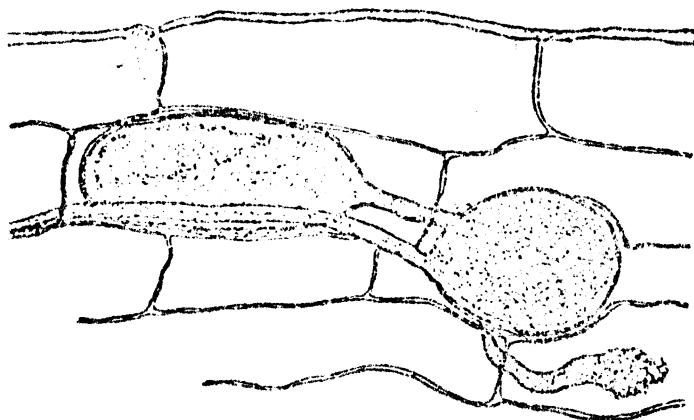


Fig. 10. Rot med vesikulær-arbuskulær mycorrhiza. Ytre mycel, hyfer som er trengt inn gjennom rothår eller vanlige epidermisceller, og indre mycel med vesikler og arbuskuler. (e. Nicolson, 37).

Gramineae, særlig havre, er det observert hyfer og vesikler mellom cellene, men vanligvis er utviklingen intracellulær (37).

En vet lite om hva vesikular-arbuskulær mycorrhiza betyr for vertplantenes vekst og utvikling. Infeksjonen skjer bak den meristematiske sonen i rotspissen, og fører til liten eller ingen forandring i røttens ytre morfologi. Det er aldri observert at hyfene er trengt inn i endodermis, sentralsylinder eller den aktivt voksende delen av rotspissen. Hos forskjellige planter er det observert visse forandringer i barkcellene under utviklingen av arbuskulene. Stivelse forsvinner, og kjernen øker i størrelse. Etter at arbuskula er gått til grunne, kan kjernen gå tilbake til sin opprinnelige størrelse, og innholdet av stivelse bygges opp igjen (23).

Forsøk med sudangras, mais og havre tydet på at mycorrhiza kan stimulere veksten (23). Undersøkelser med forskjellige planter, bl.a. sudangras og mais viser at infiserte planter kan ha større opptak av fosfor enn ikke infiserte planter. Dette gjelder først og fremst når innholdet i voksemediet er lite tilgjengelig (23).

V. Vekst av røtter hos unge grasplanter.

I tiden etter spiring øker røttene raskt både i antall, lengde og total vekt, når vekstforholdene er gunstige.

Antallet av frørøtter er lite. Kronrøttene begynner vanligvis å dannes når det andre bladet har foldet seg ut, eller litt seinere (9). Deres antall øker særlig raskt under buskingsfasen. Nye skudd danner nye kronrøtter, og det er ofte positiv korrelasjon mellom antall røtter og antall skudd, men dette er ikke alltid tilfelle (35).

Lengdeveksten av frørøttene er relativt rask de første ukene, men blir så etterhvert redusert (46). Hos mais og bygg var lengdeveksten hos de primære kronrøttene nesten konstant over en lang periode - til de hadde nådd $1\frac{1}{2}$ -2 m lengde - når de vokste i et ensartet medium uten særlig mekanisk motstand. Det samme gjelder sannsynligvis for de fleste arter innen Gramineae (35). Dannelsen

av laterale røtter skjer endogent, og starter i en viss avstand fra rotspissen. Denne avstanden, og avstanden mellom de laterale røttene er ofte positivt korrelert med hastigheten av lengdeveksten (35).

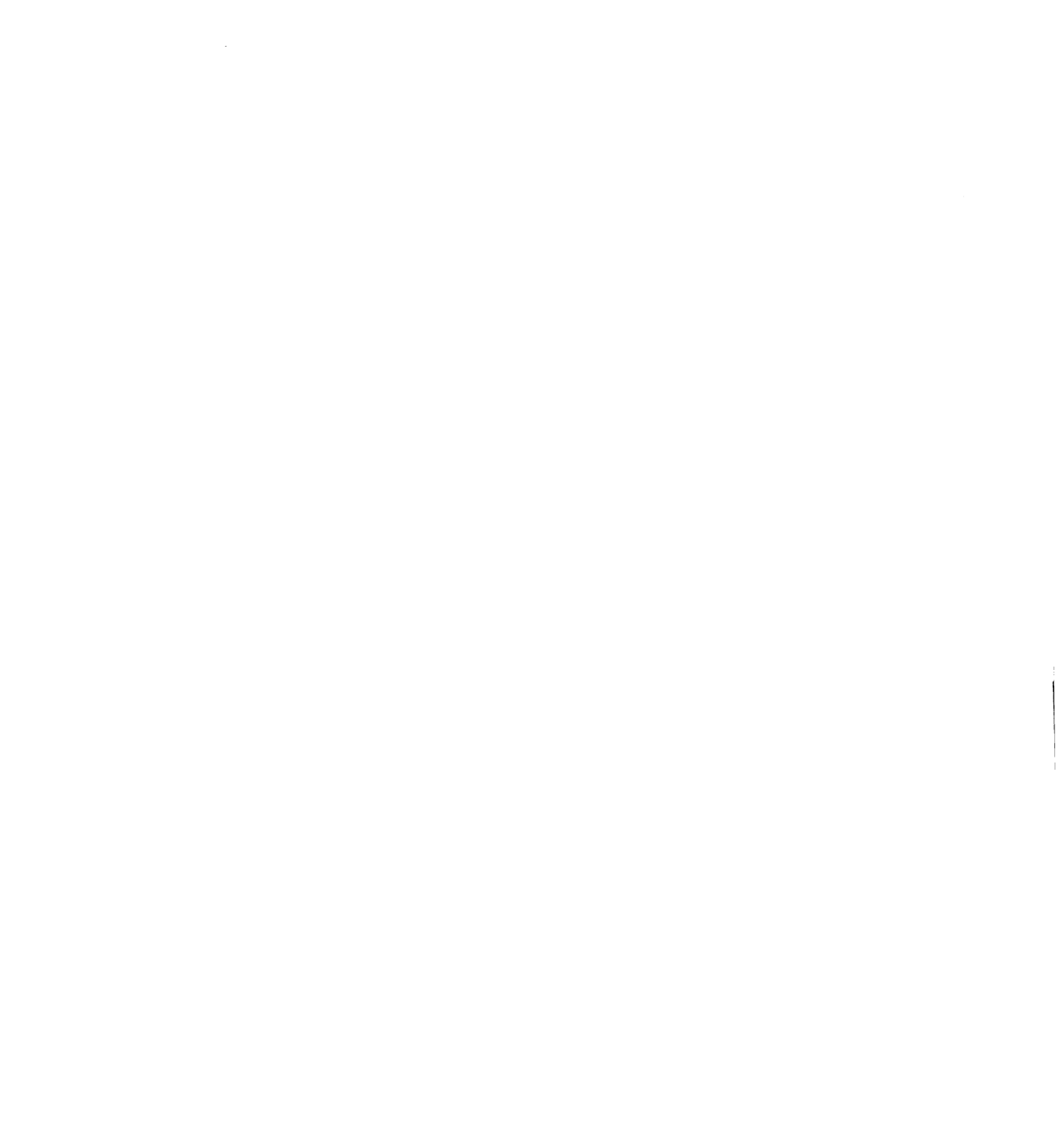
Tilveksten i total rotmasse (regnet på tørrstoffbasis) øker fra null like før spiring, når et maksimum etter noen uker, og avtar igjen siden. Det er nær sammenheng mellom veksten av røttene og plantenes fysiologiske utvikling. Under buskingen vokser røttene særlig intenst. Ved overgangen til den generative fasen, eller noe seinere begynner veksthastigheten hos røttene å avta, og under frømodning kan det være en nedgang i total rotvekt (35).

Jevnt over produserer grasartene stor rotmasse. Men total mengde røtter som produseres i løpet av ei viss tid, varierer sterkt fra art til art. Det samme gjelder forløpet av vekstkurven for røttene fra spiring. Italiensk raigras og hestehavre utviklet flere og lengre røtter de første månedene etter spiring enn engsvingel og timotei (59).

Tabell 2.

Art	Pr. plante					
	Etter 3 mnd.			Etter 5 mnd.		
	Antall røtter	Lengde, m	Tørrvekt, g	Antall røtter	Lengde, m	Tørrvekt, g
It. raigras	84	14,8	1,30	182	30,4	2,21
Hestehavre	110	18,6	1,49	128	33,5	2,73
Engsvingel	67	9,1	0,49	102	22,2	1,26
Timotei	42	5,3	0,29	66	11,5	0,79

Hos flerårige arter er evnen til å danne et kraftig rotsystem viktig for å overleve påkjenninger under ugunstige årstider. På New Zealand ble unge planter av Agropyron- og Bromus-arter drept om vinteren fordi de ble løftet opp av jorda av frosten. Planter av Poa lindsayi overlevde fordi de hadde produsert mange og kraftige røtter (59). Av samme grunn overvintrer frøplanter dårligere enn noe eldre planter. I tørre områder er det ofte vanskelig å etablere nytt bestand av grasarter med langsom vekst hos røttene like etter spiring. Arter med tidlig utvikling av rotsystemet kan klare seg om de utsettes for tørke relativt kort tid etter spiring



ved å nytte ut vannet nede i jorda.

Også innen arten er det store ulikheter i veksten av røttene. Noen sorter av bladfaks dannet mange røtter tidlig på sommeren, mens andre sorter hadde mest intens rotvekst i midten eller mot slutten av veksttida (59). Hos forskjellige sorter og genotyper av flerårig raigras ble det funnet forskjeller i vekst av røttene (63, 66). Karakterer som antall og volum av individuelle røtter, og deres vekst, hadde hos flerårig raigras minst like høy arvbarhet som tilsvarende mål for overjordiske plantedeler (69),

Veksten av røttene må ses i sammenheng med veksten av overjordiske organer. Det synes å være et konkurranseforhold mellom topp og rot, idet veksten av disse ofte er negativt korrelert. I de første ukene etter spiring utvikler imidlertid over- og underjordiske organer seg noenlunde parallelt, og topp/rot-forholdet er konstant. Etter ei tid begynner skuddet å øke raskere i vekt enn røttene, slik at topp/rot-forholdet stiger (Fig. 13). Denne endringen i fordelingen av tilveksten er særlig tydelig i forbindelse med overgangen fra den vegetative til den generative fasen. Troughton (61) undersøkte ettårig og flerårig raigras, samt to mellomtyper. Topp/rot-forholdet var positivt korrelert med antall aksbærende skudd. Flerårig raigras hadde et relativt konstant forhold mellom veksten av topp og av rot i forsøksstida. Hos de andre typene endret fordelingen av tilveksten seg i røttenes disfavør etter noen uker. Vernaliserte planter av flerårig raigras hadde raskere toppvekst i forhold til rotveksten enn ubehandlede planter.

Fordelingen av tilveksten mellom over- og underjordiske plantedeler varierer sterkt mellom artene. Det er også store ulikheter innen arten. Hos forskjellige genotyper av raigras varierte topp/rot-forholdet fra 1,9 til 7,8 for ca 4 måneder gamle planter (66). Korrelasjonen foreldre/avkom for denne karakteren var meget høy, enda avlingen av topp og rot tatt hver for seg ikke var signifikant korrelert. Troughton (69. s.296-314) fant at veksten av rot i forhold til veksten av topp (på volumbasis) hadde høyere arvbarhet enn veksten av rot eller veksten av topp tatt hver for seg.

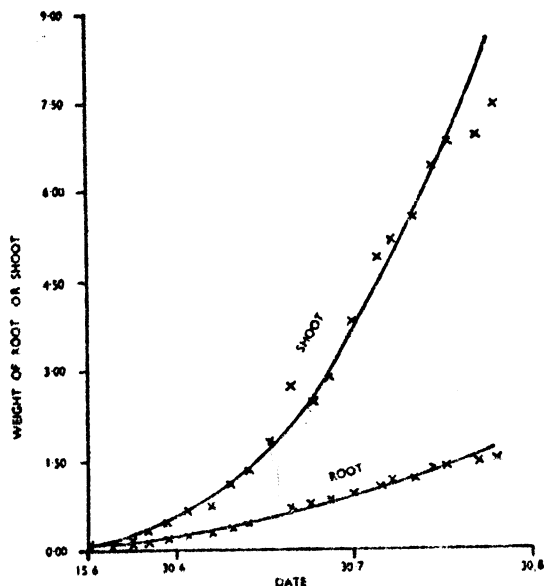


Fig. 13. Økningen i vekt av topp og rot hos frøplanter av gras. I dette engelske forsøket ble frø av 17 grasarter og i alt 22 stammer sådd på små ruter 10. mai. Den 15 juni, og senere to ganger pr uke, ble 30 planter av hver stamme tatt ut og undersøkt for tørrvekt av topp og rot. Hvert punkt på kurven er således middelet for 660 planter. (e. Troughton, 58).

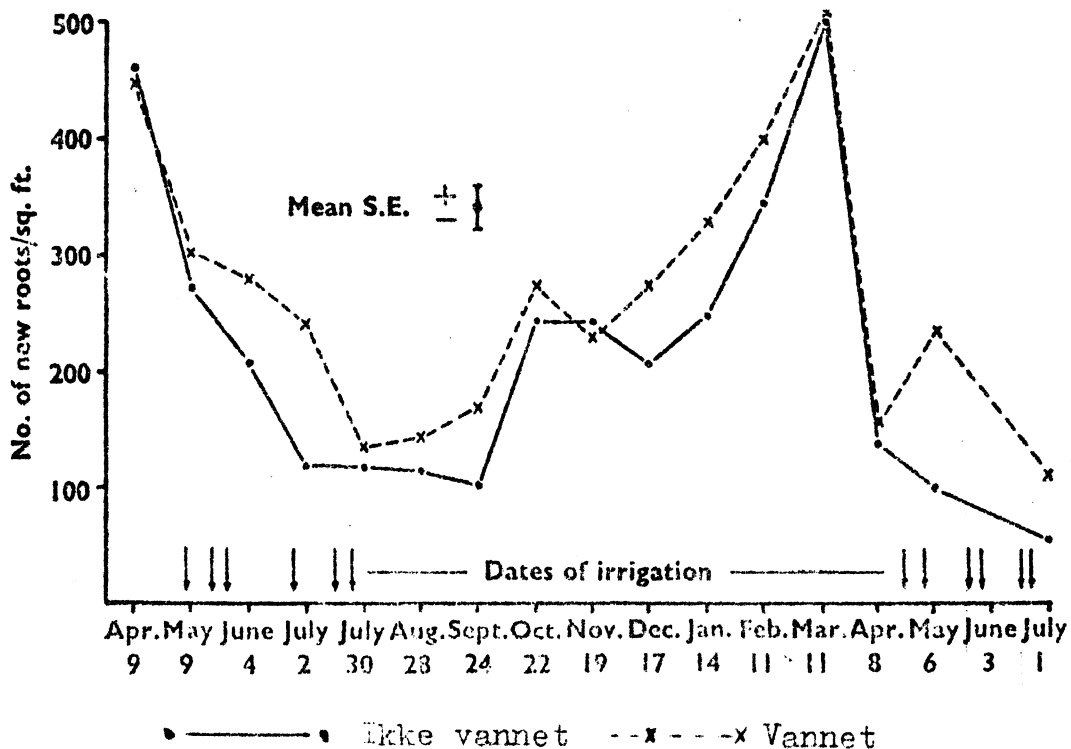


Fig. 14. Årlig variasjon i dannelselse av nye røtter i eng med flerårig raigras. I denne engelske undersøkelsen ble det med jevne mellomrom tatt ut prøver av grastorv med jord fra eldre eng. Etter at jorda var vasket av, ble det talt opp "nye røtter", dvs. røtter som var mindre enn 2,5 cm lange, lyse og med intakt spiss. (e. Garwood, 21).

VI. Vekst av røtter hos eldre grasplanter.

Når et grasbestand er i økologisk likevekt, går veksten av nye røtter og nedbrytningen av gamle like raskt (på årsbasis). Tiden som går med fra såing til en slik likevekt er nådd, varierer med vekstforholdene og med grasart. I tropene, der vilkårene for rask nedbrytning er gode, tar det antagelig kortere tid enn i tempererte strøk. I England produserte rasktvoksende arter som raigras, hundegras, engsvingel og timotei maksimal rotmasse i løpet av to år. Enkvein, rødsvingel og engrapp produserte like mye rotmasse, men det tok lengre tid før maksimum ble nådd (59).

Både antallet og total masse (på tørrvektbasis) av aktive røtter i en likevektssituasjon er avhengig av dannelsen av nye røtter, deres tilvekst og levetid.

Forskjellige undersøkelser over røttenes funksjonstid har gitt nokså ulike resultater. Det er vanskelig å avgjøre om en rot er virksom. Selv om barklaget er slitt av langs en stor del av rota, kan den transportere vann og næring fra en aktivt absorberende spiss. På den annen side kan røttene forbli tilsynelatende uforandret i jorda i lang tid etter at de har sluttet å funksjonere. Forskjellige kriterier, som farge og fysiske egenskaper, katalaseaktiviteten, reaksjoner med forskjellige fargestoffer, etc. er brukt for å avgjøre om røttene er aktive.

Det er klart at røttenes funksjonstid varierer mellom artene. Stuckey (59) fant ved undersøkelser på Rhode Island at timotei, flerårig raigras, engsvingel og markrapp hadde ettårige røtter. Hele rotsystemet ble hos disse artene fornyet hvert år, og de gamle røttene ble brutt ned kort etter at de nye var dannet. Engrapp, flatrapp og hundegras hadde flerårige røtter. Hos disse artene var rotveksten størst første året. Seinere ble det dannet relativt få nye røtter hvert år til erstatning for gamle som var gått til grunne. Det er ikke klart hvilke kriterier som her ble brukt for å fastslå om røttene var aktive. Garwood (19) anså at brunfarging av hele den primære rota med laterale røtter var tegn på at den hadde sluttet å funksjonere. Hans undersøkelser i England tydet på at raigras-røtter var aktive bare i relativt kort tid, men avhengig av hvilken tid på året de var dannet. Røtter dannet i april-mai virket bare et par måneder, mens de som ble dannet i

september-november var virksomme opp til $\frac{1}{2}$ år. Hundegras, som Stuckey fant hadde flerårige røtter, syntes ikke å ha mer varige røtter enn raigras (19).

Det kan være store forskjeller i levealderen for røttene hos ei enkelt plante. Weaver og Zink (59) merket av hver enkelt rot hos bladfaks-planter med metall-stykker. 92% av de nye røttene som var merket av om våren, var i live om høsten. Neste vår var 84% ennå aktive, mens andelen om høsten 2. året var 36%.

Røttenes funksjonstid er avhengig av vekstforholdene. Høy temperatur og sterk høsting reduserer levetiden (59).

Nydannelsen av røtter varierer gjennom året. Garwood (19,21) gjorde undersøkelser i eldre grasmark i England. I raigras-eng ble det dannet flest nye røtter tidlig om våren, i mars/april. I april/mai gikk aktiviteten sterkt ned, og var relativt lav om sommeren, for så å stige igjen om høsten slik Fig.14 viser. For hundegras og timotei var bildet det samme.

På Rhode Island fant Stuckey (59) nesten ingen dannelse av nye røtter i tiden juni-oktober hos engrapp, hundegras, flerårig raigras og andre "tempererte" grasarter. I oktober-desember var det relativt høy aktivitet. I februar ble det dannet noen få nye røtter, enda jordoverflaten var frossen. Fra teleløsningen i begynnelsen av mars økte aktiviteten til en topp i første halvdel av april. Dannelsen av nye røtter gikk så raskt ned, og stanset ved begynnende skyting, først i mai. Også på New Zealand (28) fant en at raigras- og hundegras-planter dannet flest nye røtter om våren, og at aktiviteten var liten om sommeren.

Lengdeveksten varierer også sterkt gjennom året. På Rhode Island fant Stuckey (59) at lengdeveksten av de nye røttene begynte i oktober, og fortsatte ut over høsten. I januar og februar, da jordoverflaten var frossen, var det også en viss vekst. Etter teleløsningen i mars økte lengdeveksten raskt til en topp i april, siden var det sterk nedgang, og veksten stanset helt midt i juni. Ny lengdevekst kom ikke i gang igjen før i oktober. I disse undersøkelsene varierte altså lengdeveksten nesten i takt med variasjonen i dannelse av nye røtter. Garwood (19) undersøkte lengde-

veksten hos individuelle raigras-røtter i England. Fra desember til mars var veksten langsom. I de øvre sjikt i jorda var det raskest lengdevekst om våren, i april-mai, og på ettersommeren, august-september. I dypere sjikt i jorda var det betydelig vekst også om sommeren. I juni-juli var det f.eks. nesten ingen lengdevekst av røtter i de øvre 25 cm, mens røttene dypere enn 60 cm vokste ganske raskt. Opptelling av antall aktivt absorberende røtter (hvite røtter med intakt rotbark) i forskjellig dyp (69) viste også at rotaktiviteten ble forskjøvet nedover i jorda i løpet av sommeren.

Tabell 3.

Dybde, cm	Antall aktivt absorberende røtter pr. dm ²				
	11.april	30.mai	14.juni	5.juli	6.oktober
8	155	99	8	-	14
15	158	99	11	-	12
23	90	18	18	2	9
38	23	76	62	5	8
53	8	50	54	9	5
69	-	18	22	9	3
91	-	-	9	14	2

Det er antagelig ikke mulig å skaffe noe mål for mengden av aktivt absorberende rotmasse (på tørrvektbasis) i eldre grasmark, og hvordan dette varierer med årstiden, fordi en alltid vil ha en viss mengde ikke aktive røtter som er i ulike stadier av nedbryting.

Direkte undersøkelser av nedbryting av eldre røtter er fåtallige. I Russland (59) fant en at røtter av engsvingel som var dannet året før, ble mørkere og mer skjøre ut over våren, samtidig som katalase-aktiviteten gikk ned. Røttene syntes å ha sluttet å funksjonere når plantene var i skytestadiet og fotosyntesen var mest intens. På Rhode Island (59) fant en at røtter dannet året før, ble brutt ned i løpet av juni når veksten av de nye røttene holdt på å stanse opp, og plantene var i blomstring. Under mellom-europeiske forhold foregår antagelig nedbrytningen av døde røtter i grasmark fra mai til et stykke ut på vinteren (59).

Total rotmasse (på tørrvektbasis) i grasmark varierer gjennom året. Dette er vist i flere undersøkelser. I noen tilfeller er det funnet størst rotmasse om våren, og siden gradvis nedgang ut over sommeren og høsten. I England har en funnet størst rotmasse om sommeren, og siden nedgang fram til den følgende vår, da en ny økning begynner (59). En økning i rotmassen om høsten er også observert.

Sesongsvingningen i total rotmasse er avhengig av svingningene i dannelselse av nye røtter, veksten av disse og nedbrytningen av eldre røtter. Det totale bildet blir således avhengig av flere prosesser som til dels påvirkes forskjellig av miljøfaktorene. Garwood (21) fant f.eks. at den årlige syklus i dannelsen av nye røtter først og fremst ble bestemt av temperaturen. Vanning i tørre perioder hadde relativt liten positiv virkning (Fig. 14). Derimot førte vanning til en reduksjon av den totale rotmassen i grasmark (20). Dette kan forklares ved at vanning øker nedbrytningen av eldre røtter.

Enkelte hovedtrekk i den årlige variasjonen i veksten av røttene i eldre grasmark er ganske klare. Først og fremst er det en rask dannelselse av røtter og lengdevekst av disse tidlig om våren, før toppveksten når sin høyeste intensitet. Dessuten kan det være en økning i rotveksten om høsten, etter at veksten av overjordiske organer har begynt å avta. I områder med kjølig sommer, slik som i Nordvest-Europa er det en betydelig rotvekst også i denne perioden. Dette gjelder dannelselse av nye røtter (Fig. 14) og lengdevekst, særlig i noe dypere sjikt i jorda, der det er tilstrekkelig fuktighet.

Den utpregede faseforskyvningen i årskurvene for veksten av topp og rot blir sannsynligvis mindre utpreget når en nærmer seg områder med kortere veksttid og raskere overgang fra vinter til sommer.

VII. Vertikal fordeling av røttene.

Røttene hos unge grasplanter vokser under gunstige forhold raskt nedover i jorda, siden avtar veksthastigheten. I et flerårig grasbestand når ikke rotutviklingen maksimalt dyp etter ett år, men økningen siden er liten.

I grasmark er rotmassen sterkt konsentrert i de øverste sjikt. Fra 50% til 85% og mer av den totale rotmassen var i de øvre 10 cm av jorda i ulike typer av grasmark (59). Grasartene fordeler rotmassen noe forskjellig i ulike dyp. Tørkesterke arter utvikler røtter i større dyp enn mer tørkesvake arter. Fysiske og kjemiske forhold i jorda, og endringer med dybden påvirker fordelingen av rotmassen i profilet.

Tendensen til konsentrering av rotmassen i de øvre lag øker med alder av grasbestandet med høsting, vanning og sterk konkurranse.

Røttene som ligger nærmest jordoverflaten er tykkere (primære røtter) enn røttene dypere ned, slik at fordelingen vertikalt etter rotlengde blir anderledes enn etter total rotmasse. Hos en 4 måned-er gammel raigrasplante (59) var fordelingen av rotsystemet slik:

Tabell 4.

Dyp, cm	Tørrvekt		Lengde, dm			
	mg	%	Primære kronrøtter	Laterale kronrøtter	Total	%
0 - 5	110	28	23	35	58	12
5 - 10	70	18	9	79	88	18
10 - 15	50	13	8	74	82	17
15 - 20	45	12	7	69	76	16
20 - 55	111	29	30	146	176	37
Total	386	100	77	403	480	100

Den aktivt absorberende overflaten er mer eller mindre konsentrert til en sone bak rotspissen. Mye av rotmassen nær overflaten, særlig i eldre eng, består av gamle røtter som enten er helt ute av funksjon, eller bare absorberer nær rotspissen lenger nede i jorda. Absorpsjonen av vann og næring er således mye jevnere fordelt ned gjennom jorda enn fordelingen av rotmasse skulle tyde på.

I England undersøkte en vannbalansen i jorda i raigras-eng året etter gjenlegg (69). Uttørkingen av jorda i veksttida var like hurtig (men foregikk noe seinere på sommeren) i 60 og 90 cm dyp som høyere opp i profilet. Dette til tross for at antallet av absorberende røtter avtok sterkt med dybden (Tab.3).

VIII. Faktorer som påvirker veksten av røttene

a) Temperaturen. Når unge grasplanter vokser ved temperaturer ned mot det minimale for vekst, vil det dannes få, tjukke røtter som vokser langsomt og greiner seg lite. Ved høyere temperaturer dannes flere, tynnere og mer greinede røtter. Heves temperaturen over det som gir maksimal rotvekst (regnet i mengde produsert tørr rotmasse), vil lengdevæksten hemmes, røttene aldres raskere, og de får kortere levetid. Ved over-optimal temperatur vil derfor røttene ikke rekke å gjennomveve et så stort jordvolum før de går til grunne som ved lavere temperatur. Røtter av engrapp dyrket ved 31°C hadde etter 11 uker bare trengt halvparten så dypt ned i jorda som hos planter dyrket ved 15°C eller 23°C. Røttene var dessuten begynt å bli brune, mens de ved 15°C enda var hvite (59).

Som hos de fleste planter skjer det også hos gras en forskyvning av tilveksten, (regnet som tørr masse) i favør av toppen ved stigende temperatur. Optimal temperatur for vekst ligger lavere for rot enn for topp:

Tabell 5.

Temperatur, °C	g tørrstoff i rot			Antall røtter			Topp/rot		
	9	17	30	9	17	30	9	17	30
It.raigras	0,3	1,6	1,4	8	20	24	2,2	4,0	4,5
Engsvingel	0,3	0,8	0,7	7	14	15	2,3	3,8	4,5
Timotei	0,1	0,4	0,3	8	12	10	2,5	3,5	4,9
Hundegras	0,2	0,6	0,7	8	14	14	2,2	4,0	4,5

Hos disse "tempererte" artene var rotveksten omlag den samme ved 17°C som ved 30°C. I et forsøk med bermudagrass (*Cynodon dactylon*) økte rotveksten med stigende temperatur til 37°C (59).

I et engelsk forsøk (21) ble planter fra ei eldre raigras-eng tatt inn i veksthus til forskjellige tider om vinteren. Etter at plantene hadde stått ei viss tid ved forskjellige temperaturer, talte en opp nydannede røtter, dvs. røtter som var mindre enn 2,5 cm lange, lyse og med intakt rotspiss:

Tabell 6.

<u>Periode</u>	<u>Middeltemperatur °C</u>	<u>Antall nye røtter</u>
12.des.-	31	72
	24	124
6.jan.	5	151
26.jan.-	31	59
	21	71
11.febr.	2	288
25.febr.-	34	239
	24	253
25.mars	9	127

Den største nydannelsen av røtter foregikk ved svært lav temperatur. Også andre observasjoner tyder på at både nydannelse av røtter og lengdevekst kan foregå ved temperaturer helt ned mot frysepunktet (21). På Rhode Island og i Sveits ble det observert vekst av grasrøtter enda jordoverflaten var frossen (59). I England foregår nydannelse av grasrøtter hele vinteren (Fig.14).

Garwood (21) tok prøver fra eng med timotei, engsvingel eller raigras med jevne mellomrom. Det var signifikant negativ korrelasjon mellom antall nye røtter pr. flateenhet og middeltemperaturen i jorda i 5 cm dybde for siste uke før prøveuttak.

Tallene i Tab.6 tyder på at virkningen av jordtemperaturen på dannelsen av nye røtter varierer med årstiden. Forskjellen i reaksjonen i mars i forhold til tidligere perioder skyldtes antakelig at den raigras-stammen som var brukt, på denne tiden var på overgangen mellom vegetativ og generativ fase (69).

Ellers kan de refererte resultatene tyde på at temperaturen som gir maksimalt antall røtter ligger lavere hos noe eldre planter (Tab.6) enn hos helt unge planter (Tab.5).

Garwood (21) antok at de årlige variasjonene i nydannelsen av røtter hos eldre grasplanter bestemmes av svingninger i temperaturen.

Det var f.eks. liten endring i årskurven etter vanning i tørre perioder (Fig. 14). Men en må også ta i betraktning at plantene går gjennom forskjellige utviklingsstadier som betinger ulik fordeling av tilveksten mellom topp og rot.

Temperaturen virker heller ikke likt på topp og rot på ett og samme utviklingstrinn. Vanligvis øker topp/rot-forholdet med temperaturen (Tab. 5), men ikke alle forsøk har gitt slikt resultat (2, 60). Davidson (14) dyrket forskjellige gras ved ulik jordtemperatur, mens lufttemperaturen var den samme for alle ledd. Topp/rot-forholdet økte med temperaturen opp til det nivå som gav maksimal toppvekst. Ytterligere heving av temperaturen førte til at topp/rot-forholdet gikk ned. Dette kan forklares ved at den relativt lave optimumstemperaturen en finner for rotveksten ikke skyldes at en noe høyere temperatur hemmer røttene direkte, men at veksten av toppen stimuleres i en slik grad at røttene blir skadelidende i konkurransen.

Variasjonen i rotveksten med temperaturen er avhengig av miljøforholdene ellers. Alberda (2) fant f.eks. maksimal rotvekst (regnet i mengde produsert tørrstoff) hos unge raigras-planter ved 20°C når lysintensiteten var 6000 lux, mens optimaltemperaturen var 25°C ved 15000 lux.

b) Vanntilgang.

Mangel på vann hemmer veksten både av topp og rot. Gradvis økning av tilførselen stimulerer veksten, mest hos de overjordiske organer, slik at topp/rot-forholdet øker. Forskjellige grasarter ble dyrket fra spiring gjennom en vekstsesong i jord med ulik vannmetning (59). Produksjonen av overjordiske organer var mer påvirket av vanntilgangen enn produksjonen av røtter (Fig. 15). Økning av vanninnholdet fra 55% til 85% av full metning økte toppveksten, mens rotveksten ble lite påvirket. Veksten både av topp og rot ble hemmet i jord som var helt mettet.

Særlig hos unge planter er vanntilgangen avgjørende for rotutviklingen. Tørke i de øvre sjikt i jorda hemmer dannelsen av kronrøtter, og frørøttene kan forsyne plantene bare i begrenset tid. Frøplanter av Bouteloua curtipendula måtte ha 3 dager i rekkefølge med fuktig jordoverflate for at kronrøttene kunne vokse tilstrek-

kelig til å etablere seg. Hos 4 måneder gamle planter var antallet av levende kronrøtter direkte proporsjonalt med mengden av vann som var tilført i tiden fra spiring (59).

Eldre planter har store muligheter til å nytte ut vannreservoarer nede i jorda, og behøver ikke lide særlig om overflaten tørker. Selv lite tørkeresistente arter kan utnytte vann irelativt stor dybde. På New Zealand (59) døde raigras-planter i løpet av en tørr sommer når røttene ble kuttet i 30 cm dybde. Kutting 61 cm nede i jorda reduserte toppveksten sterkt, mens kutting i 91 cm dybde hadde liten virkning. Garwood (21) fant at vanning av eldre raigras-eng i tørre perioder bare i liten grad påvirket dannelsen av nye kronrøtter (Fig. 14). Det var ikke signifikant korrelasjon mellom antall nye kronrøtter som ble dannet i eng av timotei, hundegras eller raigras til forskjellige tider i vekstsesongen og vanninnholdet i jorda i 8 cm dybde. Tilsynelatende kunne plantene ta opp nok vann fra dypere sjikt i jorda til å sørge for dannelse av tilstrekkelig antall nye røtter.

Grasartene har stor evne til å fordele røttene i jorda etter tilgjengelige vannforekomster. Dess lavere grunnvannet står, jo mer vil røttene vokse nedover i jorda. Høytstående grunnvann fører til at røttene utvikles dårlig og konsentreres sterkt i de øvre sjikt. I Nederland (59) ble det tatt ut sylindriske prøver av jord med grastorv fra eldre eng. Prøvene ble plassert mest mulig uforstyrret i betongsylindere med tilsvarende dimensjoner, 30 cm i diameter og 1 m høye. "Grunnvannstanden" i cylinderen ble holdt konstant i forskjellige dybder. På forsommeren (mai/juni), etter vel to år ble mengden av røtter og overjordiske plantedeler undersøkt:

Tabell 6b

		Vann-nivå, cm under overflaten		
		80	50	20
g tørr rotmasse pr. sylinder		22,6	16,0	19,0
Prosentvis	0 - 10 cm	88,3	95,6	93,1
fordeling av	10 - 20 "	8,5	3,4	5,6
røtter i	20 - 35 "	2,2	0,8	1,0
forskjellige	35 - 50 "	0,6	0,2	0,2
dybder	50 -100 "	0,4	0,03	0,06
Overjordiske plantedeler, g pr. sylinder		2,8	3,2	4,3
Topp/rot		0,12	0,20	0,23

Den laveste grunnvannstand gav best og dypest rotutvikling og minst konsentrering av røttene i de øverste 20 cm. Vekten av overjordiske organer, og topp/rot-forholdet gikk imidlertid ned med synkende vann-nivå. I England (17) ble grunnvannet holdt 40, 60 eller 95 cm under overflaten under vekstperioden i et forsøk på myrjord. Raigras ble sådd om våren. Undersøkelser om høsten viste at både horisontal og vertikal utbredelse av røttene var minst ved den høyeste og størst ved den laveste grunnvannstanden (Fig.16). I motsetning til i foran nevnte forsøk ble også veksten av overjordiske organer redusert av høytstående grunnvann. På rutene med 95 og 60 cm grunnvannstand var avlingene 688 og 702 kg tørrstoff pr. dekar (sum 6 høstinger). Rutene med grunnvann i 40 cm dybde gav 375 kg pr. dekar.

Liksom heving av grunnvannet vil tilføring av vann på jordoverflaten, enten ved nedbør eller vanning i de fleste tilfeller føre til at røttene blir mer konsentrert i de øvre sjikt i jorda. På den andre siden førte flere års tørke til at røttene av de tropiske grasartene Buchloë dactyloides og Bouteloua gracilis ble mer konsentrert nær overflaten (59). Maksimal dybde av rotutviklingen ble redusert fra 120-150 cm til ca. 50 cm. Dette skyldtes at vannreservene i jorda var brukt opp, slik at nedbøren var eneste vannkilde, og de sparsomme mengdene fuktet jorda bare i det øverste laget.

I Østre Colorado, USA, fant en på de tyngre jordartene mest av kortvokste grasarter med røtter bare i de øverste 40-50 cm (59). På mer sandrik jord var det mer dyp-rotede arter, og på ren sandjord arter med ekstremt dypt-gående røtter. Virkningen av jordarten var her først og fremst indirekte, via vannhusholdningen. Årsnedbøren er 440 mm. Dess lettere jorda er, jo mindre blir avrenningen, og dess dypere ned i jorda trenger vannet fra nedbøren.

I tørre strøk i Australia og Afrika fant en grasarter med "dobbelts" rotsystem (59). Noen røtter utvikles like under overflaten og kan ta opp vann fra tilfeldige, kortvarige regnvær som bare fukter det øverste laget. Andre røtter vokser nedover i jorda, og kan ta opp vann fra større dybder.

Forskjeller i tørkeresistens mellom arter og sorter beror ofte på ulikheter i rotutvikling. Tørkesterke sorter av bladfaks produserte flere røtter med større total lengde og tørrvekt de første 6 månedene etter spiring enn mindre tørkesterke sorter (59). Topp/rot-forholdet var lavest hos de mest tørkesterke sortene. Det var ingen forskjeller i horisontal utbredelse av røttene.

Ofte finner en ikke noen forskjeller i total rotmasse, men de mest tørkesterke arter og sorter har en relativt større del av røttene i noe dypere sjikt i jorda enn mindre tørkesterke typer.

c) Oksygentilgang

Tilgang på oksygen er nødvendig for normal rotutvikling. Både røtter og mikroorganismer trenger oksygen til respirasjon.

Det at veksten hemmes når vanninnholdet i jorda nærmer seg full metning (Fig. 15), skyldes først og fremst mangelfull oksygentilførsel til røttene. Av samme grunn utvikles lite røtter under grunnvann-nivået. Tabell 7 viser noen resultater fra forsøk der voksemediet ble luftet (L) eller ikke luftet eller gjennomstrømmet med nitrogen (U):

Tabell 7

Ref.	Art	Forsøksbetingelser	g tørrvekt/plante						
			Topp		Rot		Topp/rot		
			L	U	L	U	L	U	
Lamba og med arb. (32)	Blad-faks	Karforsøk, silt-jord. Høsting 3 måneder etter såing	Matjord	-	-	1,1	0,9	-	-
			Undergrunn	-	-	0,8	0,3	-	-
Vose (66)	Hunde-gras	Næringsløsn. Forsøksbehandling i 14 dager	Lav N	5,5	6,6	2,0	1,1	2,7	6,0
			Høy N	10,2	13,2	1,4	1,0	7,3	12,0
Varade og med arb. (68)	Hvete	Frøplanter satt i næringsløsn. Høstet etter 21 dager	Naineri	5,0	4,6	1,7	1,0	2,9	4,9
			Sonora	2,3	1,4	0,9	0,5	2,5	2,9

Lufttilførsel stimulerte rotveksten. Hos hundegras og hvete gikk topp/rot-forholdet ned. Hos hundegras førte lufting av røttene til nedsatt toppvekst, hos Raineri hvete var det ingen sikker reaksjon, mens veksten av toppen ble stimulert av lufttilførsel hos Sonora. Tilsvarende forsøk med andre vekster har vist at mangelfull tilgang på oksygen i voksemediet hemmer rotveksten mer enn veksten av toppen (65).

Både hos bygg (11), hvete (65) og hundegras (66) førte gjennomluftning av næringsløsningen til økt lengdevekst hos røttene.

Virkningen av lufttilførselen på røttenes morfologi er noe uklar. Hos bygg og hos hundegras ble det dannet flest røtter i næringsløsning som ikke ble luftet, mens hvete reagerte motsatt. Hos bygg ble røttene tykkere, hos hundegras og hvete tynnere av mangel på luft.

Mangel på luft fører til at det dannes større intercellulærrom i rotbarken (11). Hos hvete-planter var porositeten av røttene (luftvolum i prosent av totalt rotvolum) større i næringsløsning som ikke ble luftet enn i løsning som ble luftet (65).

Tilgangen på luft til grasrøtter under naturlige forhold i jord avhenger av fysiske faktorer som porevolum, vanninnhold, mekanisk sammensetning etc.

Til måling av oksygentilgangen i jorda blir ofte brukt en platinaelektrode. Strømmen som måles, er et uttrykk for hvor raskt oksygen diffunderer til elektroden. Om denne gir en brukbar "imitasjon" av en planterot, får en også et uttrykk for oksygen-tilgangen til røttene. Oksygen-tilgangen angis ved O D.R.-verdien (oxygen diffusion rate) som har benevnningen $\mu\text{g pr. cm}^2$ rotoverflate og min.

Luftfylt porevolum, og prosent O_2 i jordlufta kan også brukes som mål for oksygentilgangen i jorda.

Det er gjort forsøk på å angi kritiske verdier for oksygentilgangen. Det er f.eks. angitt at når O.D.R.-verdien kommer under $0,2\mu\text{g/cm}^2$, min, vil veksten av røttene hos mange plantearter hemmes (56). Slike kritiske verdier har antagelig liten interesse, fordi oksygenbehovet forandres under vekst og utvikling. Dessuten er det avhengig av miljøet forøvrig. Den hemmende virkningen av mangel på oksygen til røttene økte f.eks. med økende tilførsel av lys- og varmeenergi (65). Reduksjonen i veksten av røttene hos hundegras p.g.a. oksygenmangel var relativt større ved lav enn ved høy nitrogenkonsentrasjon i næringsløsningen (Tab. 7). Timotei vokste utmerket i jord som var nesten mettet med vann, når det ble tilført store mengder nitrogen (59). Rotveksten hos bladfaks (Tab. 7) og lusern ble mer stimulert av lufttilførsel når de ble dyrket i undergrunnsjord enn når de vokste i jord fra ploglaget (32).

d) Andre jordfysiske faktorer.

1) Mekanisk sammensetning. Undersøkelser i Tyskland (59) viste at rotmengden i grasmark var størst der jorda var mest sandholdig. Rotmengden gikk ned ettersom jorda ble tyngre. Planter av bladfaks og timotei dyrket i kar med sand, produserte større rotmasse enn planter som vokste i siltjord (32). I egne forsøk ble timotei og raigras sådd i kasser med forskjellige jordarter. Etter veksttidens slutt ble tørrvekten av røttene undersøkt:

Tabell 8

Jordart	g tørrstoff i røtter pr. kasse å 16 planter	
	Timotei	Raigras
Stiv leire	16,2	19,0
Mjele	19,7	25,3
Sand	24,7	35,8

Jordarten kan virke direkte og indirekte på rotveksten. I jord med enkeltkorn struktur vil den mekaniske sammensetningen i stor grad bestemme totalt porevolum, og størrelsen av porene. En planterot kan ikke vokse gjennom porer som er særlig mindre enn rotas tverrsnittsflate. I en finkornet jord vil det være mye av små porer, og røttenes lengdevekst avhenger av hvor lett partiklene kan skyves til siden. I kar som inneholdt glassperler av forskjellig størrelse, og som ble gjennomstrømmet av en næringsløsning, ble det dyrket forskjellige kornarter (36). I kar med glassperler 3 mm i diameter var det kraftig rotvekst. Perler med 1 mm diameter førte til at røttene ble korte og sterkt forgreinet. Når de stive veggene i karet ble erstattet med fleksibel plast, ble rotveksten mindre hemmet av 1 mm perler, men de virket enda på røttenes morfologi.

Jordarten kan også virke indirekte, via vannhusholdningen, lufttilgangen, etc.

2) Porevolum. Undersøkelser av grasmark i Tyskland (59) viste at rotmengden økte med porevolumet i jorda.

Hvordan et visst porevolum (angitt som prosent av jordvolumet) virker på rotveksten avhenger av størrelsesfordelingen, og av vanninnholdet i jorda. Er porene helt fylt med vann, blir rotveksten sterkt hemmet (fig. 15).

3) Volumvekt. Mellom volumvekt og porevolum er det en enkel matematisk sammenheng. (Volumvekt = Spesifikk vekt \times $(1 - \frac{\text{Porevolum}}{100})$). Når en sammenligner forskjellige jordarter er det liten sammenheng mellom volumvekt og rotvekst. For en og samme jord er det ofte sammenheng. Dette er funnet i forsøk med forskjellige vekster dyrket i jord som har vært pakket i ulik grad. Frøplanter av bomull ble dyrket i 15 cm dype aluminium-sylindere som i de nedre 7,5 cm var fylt med sandrik skjør leire pakket til forskjellig volumvekt (56). De øverste 7,5 cm var fylt med løs sandjord. Både rotveksten og dybden av rotutviklingen i det underste jordlaget avtok med stigende volumvekt (fig. 17).

Det kan være flere årsaker til redusert rotvekst i pakket jord, siden pakking endrer mange jordfysiske størrelser. Porevolumet

blir redusert, særlig volumet av de største porene. Shuurman (49) målte f.eks. porevolumet til 50,5% i løst pakket sandjord med volumvekt på $1,24 \text{ g/cm}^2$. Hardpakking økte volumvekten til 1,52 og reduserte porevolumet til 39,7%. Reduksjonen hadde bare gått ut over porer større enn 96μ , som var redusert fra 17,4 til 1,6% mens de mindre porene ikke var redusert. Etter pakking blir det derfor mindre av porer store nok til at røttene kan vokse igjennom uten motstand. Dessuten blir jordpartiklene mindre bevegelige, slik at røttenes muligheter til å utvide porer som er for trange, blir mindre.

Direkte økning av den mekaniske motstanden mot rotveksten er derfor en viktig effekt av pakking. Phillips og Kirkham (42) dyrket frøplanter av mais i aluminiumsyndre med leirjord som var pakket til forskjellig volumvekt. Lengdeveksten av røttene (målt i cm/time over en uke) avtok lineært med volumvekten fra 0,94 til $1,3 \text{ g/cm}^3$. Veksten av røttene avtok også lineært med jordmotstanden målt med penetrometer (se nedenfor). Dette, ved siden av at rotveksten var den samme ved vanninnhold i jorda svarende til 100 cm "tension" som ved 10 cm "tension" gjorde det rimelig å slutte at pakkingens hemmende virkning på rotveksten bare skyldtes økt mekanisk motstand.

Pakking vil føre til at røttenes tilgang på oksygen blir redusert. I noen forsøk er det påvist at redusert tilgang på oksygen er årsaken til nedsatt rotvekst etter pakking (49).

Pakking kan også redusere tilgangen på vann og næringsstoffer, men dette har mindre betydning.

4) Mekanisk motstand. Phillips og Kirkham (42) fant at lengdeveksten hos maisrøtter avtok lineært med jordmotstanden. Plantene ble dyrket i aluminium-syndre med jord pakket til forskjellig volumvekt. I markforsøk (43) med forskjellige grader av pakking var det negativ korrelasjon mellom mais-avling og jordmotstand. Det var meget sterk korrelasjon mellom rotvekst og avling. Jordmotstanden ble målt med penetrometer, et apparat der en kan lese av motstanden som møter ei metall-nål når den presses ned i jorda. Nåla har form og tverrsnitt slik at den best mulig skal "imitere" ei plante-

rot. Siden ei rot er elastisk og kan velge minste motstands vei, vil den mekaniske motstanden den møter i jorda være langt mindre enn det en leser av på penetrometer (69). Men for ei og samme jord pakket i forskjellig grad, fant Eavis og Payne (69, s.315-338) god lineær sammenheng mellom faktisk jordmotstand (målt med rot av erte-plante kort etter spiring) og penetrometerverdiene.

Ulike mål for jordfysiske egenskaper er ofte innbyrdes korrelerte, og to eller flere mål kan være uttrykk for samme egenskap. Det kan være samspill mellom ulike fysiske mål. I hardpakket jord økte f. eks. penetrometerverdien meget sterkt med avtagende vanninnhold (økende "tension"), mens denne økningen var liten i løs jord (69). Dessuten er det samspill mellom de ulike fysiske faktorene i virkningen på rotveksten. Det er derfor rimelig at det er vanskelig å finne enkle sammenhenger mellom jordfysiske mål og veksten av røtter.

I naturlig tilstand er ikke jorda homogen, men de fysiske forhold varierer både i vertikal og horisontal retning. Volumvekten øker f.eks. med dybden, mens porevolumet avtar. Ofte kan det være brå overganger i fysiske forhold, slik at det dannes klart adskilte sjikt i jorda. I flere undersøkelser i vidt forskjellige strøk på kloden, (59) er det funnet at veksten av grasrøtter stimuleres i eller ved overgangen til sjikt av leire i en ellers mer sandrik jord.

Brå overganger i jordfysiske forhold kan muligens ha en virkning i seg selv. Røtter av havre som vokste i et sjikt av løs sandjord (volumvekt 1,24), klarte ikke å trenge ned i et underliggende sjikt av hardpakket jord (volumvekt 1,52). Røtter som vokste i et midt-dels pakket øvre sjikt (volumvekt 1,38), vokste noe nedover i den hardpakkede jorda under (49).

e) Næringstilgang

1) Nitrogen. Mangel på nitrogen hemmer veksten både av topp og rot. Selv ganske liten tilførsel kan gi god utvikling av rotsystemet, mens toppveksten er redusert. Ved gradvis å øke tilførselen når en snart et nivå som gir maksimal rotvekst. Ytterligere økning vil gi økt toppvekst, mens rotutviklingen reduseres. Tilførlig

av nitrogen virker derfor sterkt på topp/rot-forholdet (tab. 9). I markforsøk i Indiana, USA, (40) fikk bladfaks og hundegras 0 og 15 kg N pr. dekar om våren. 20. juni var tørrvekten av topp og rot på 60x45 cm ruter:

Tabell 9.

Art	Kg N pr.da.	Toppvekt, g	Rotvekt g	Topp/rot	Rot
Blad-	0	25,4	20,8	1,22	
faks	15	54,2	15,4	3,30	
Hunde-	0	23,0	25,7	0,89	
gras	15	36,0	14,5	2,50	

Virkingen av nitrogen-tilførsel på rotveksten illustreres også i tab. 7 og 14.

Virkingen på fordelingen av tilveksten på topp og rot kan forklares ut fra nitrogenets rolle i proteinsyntesen, hvor karbohydrater fra fotosyntesen i bladene også er råstoffer. Ved liten tilgang på nitrogen dekker rota først sitt eget behov, og lite transporteres til stengel og blad, hvor proteinsyntesen og dermed veksten hemmes. Der blir det da overskudd på karbohydrater, som kan transporteres til rota. Tilføres mer nitrogen, kommer mer og mer av det de overjordiske organene til gode, og de bruker mer av de produserte karbohydrater til proteinsyntese og vekst. Denne vekststimuleringen gjør at rotveksten kan hemmes av mangel på karbohydrater.

N-gjødsling førte til at hundegras og bladfaks dannet tjukkere røtter med redusert lengdevekst (40). Timotei-planter dyrket i næringsløsning med høy eller middels N-konsentrasjon (315 eller 126 p.p.m.) dannet få, tjukke, sukkulente røtter (59). Planter dyrket ved lav N-konsentrasjon (21 p.p.m.) hadde et mer utbredt system med mange, tynne røtter. Slike forskjeller ble observert også i markforsøk.

I Nederland (59) førte sterk N-gjødsling til at rotmassen i grasmark ble redusert. Nedgangen var større et stykke nede i jorda enn i de øvre sjikt.

Garwood og Williams (22) tilførte næringsstoffer til 2. års-
raigras-eng, enten på overflaten eller nede i jorda (England).
Noen resultater fra de 3 følgende høstinger er gitt i tab. 10.

Tabell 10.

Gjødsling	Plassert i dybde, cm	Avling, kg tørrstoff/dekar			% av tilført N i avling
		14. juli	12. aug.	28. sept.	
O	-	49	9	164	-
N	0	58	16	276	35
	46	127	40	248	59
	76	74	20	339	73
PK	0	50	9	158	
	46	56	18	143	
	76	54	15	149	
NPK	0	69	20	268	37
	46	160	31	317	75
	76	85	37	361	80

Tilføring av fosfor og kalium hadde liten virkning. Tilføring av nitrogen på overflaten hadde liten virkning på veksten om sommeren, da jorda var tørr i det øverste laget. Virkningen var bedre når nitrogenet ble gitt nede i jorda. I juli/august var veksten liten for alle ledd, fordi jorda var svært tørr til stor dybde. Totalt opptak av det tilførte nitrogenet var best når det var plassert nede i jorda. Resultatene tyder på at depresjonen i grasveksten i tørre perioder dels skyldes mangel på næring, særlig nitrogen. Etterhvert som jorda tørker ut fra overflaten, forskyves absorpsjonen av vann og næring nedover i jorda, hvor innholdet av nitrogen (og andre næringsstoffer) er lavt.

Gras, særlig unge planter, kan ta opp nitrogen i form av ammonium. Engrapp ble dyrket i sand med nitrat eller ammonium som eneste nitrogenkilde ved ulike pH-nivåer:

Tabell 11

pH	Rotvekt, g pr. plante		Topp/rot	
	Nitrat	Ammonium	Nitrat	Ammonium
4,5	4,06	0,85	0,85	0,30
5,5	3,96	1,07	0,89	0,54
6,5	4,50	2,65	0,79	0,64

Opptaket av ammonium skjer lettest ved pH opp mot nøytralt punktet, men nitrat har i alle tilfeller bedre virkning. For mange tofrøbladete planter som er i underskudd på karbohydrater, har ammonium vist seg å være giftig, mens mange grasarter kan klare seg ved høye konsentrasjoner (59).

2) Fosfor er nødvendig for normal rotutvikling. Er tilførselen mangelfull i forhold til behovet, vil fosforgjødsling stimulere veksten i omlag samme forhold for topp og rot, slik at topp/rotforholdet ikke eller i liten grad endres.

Jacques (59) fant at tilføring av fosfor på overflaten gav større konsentrering av rotmassen hos hundegras og raigras i de øverste 10 cm i jorda enn når det ble jevnt fordelt i de øverste 15 cm eller plassert i 15 cm dyp.

Mens opptaket av nitrogen kan foregå like effektivt fra alle sjikt i jorda der det er absorberende grasrøtter (tab. 10), synes opptaket av fosfor å være fordelt vertikalt omlag på samme måten som den totale rotmassen (69). Fosforopptaket er størst i det aller øverste sjiktet, og avtar raskt med dybden. I et norsk forsøk (64) fant en f.eks. at timotei-planter tok opp en større del av fosforet når det ble gitt på overflaten enn når det ble plassert i større eller mindre dybde. Fra gjødsel plassert 10 cm nede i jorda tok plantene opp mindre enn halvparten så mye fosfor som fra gjødsel gitt på overflaten. Forskjellen var like tydelig ved knapp som ved rikelig tilgang på vann. I Wisconsin, USA, (39) målte en opptaket av fosfor fra forskjellige sjikt i jorda i tredje års engrapp-bestand som ble holdt kortklippet hele vekstse-

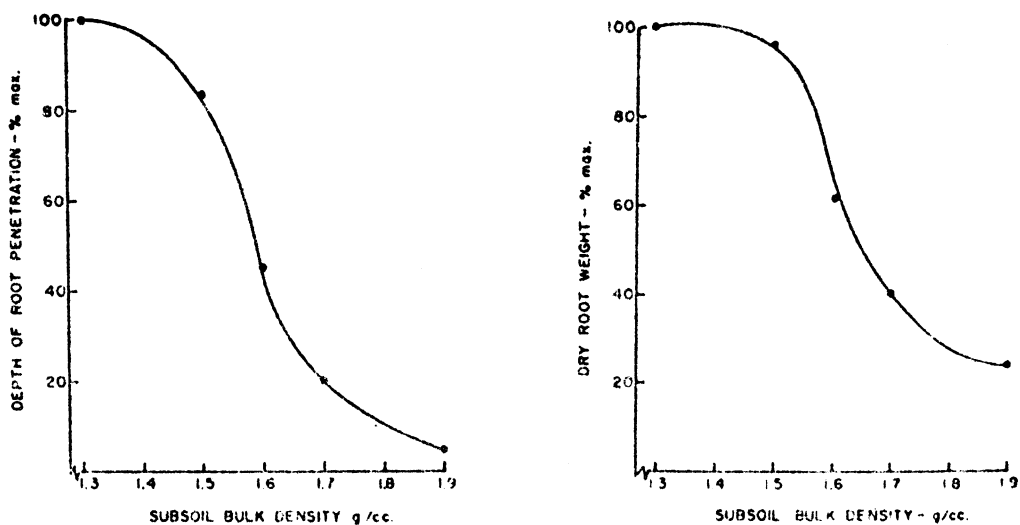


Fig. 17. Bomull-planter dyrket i aluminium-sylindre, 15 cm dype. De øvre 7,5 cm var fylt med løs jord. Dybden av rotutviklingen og tørrvekt av røtter i det underste 7,5 cm laget (ordinat) ved forskjellig volumvekt av dette laget (abscisse). (e. Tackett and Pearson, 56).

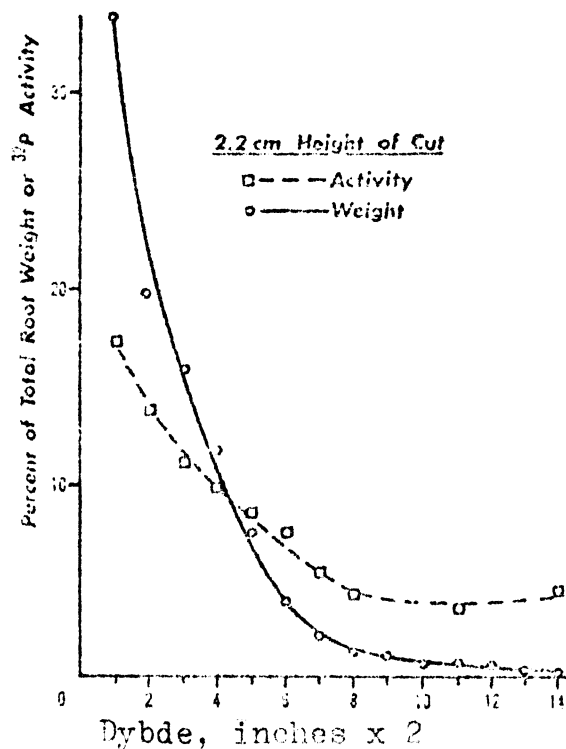


Fig. 18. Fordelingen av rotvekten hos engrass i forskjellige dybder i jorda (—). Radioaktivitet i avling etter plassering av P^{32} i forskjellige dybder (- -o- -) (e. O'Donnell and Love, 39).

songen. Opptaket av P^{32} plassert i ulike nivåer i jorda avtok med dybden, men nedgangen var mindre enn nedgangen i total rotvekt (fig. 18).

3) Kalium er nødvendig for normal rotvekst, og mangel gjør at rotsystemet blir svakt utviklet. I slike tilfeller vil tilførsel av kalium stimulere veksten av rot og av topp i omlag samme grad, slik at topp/rot-forholdet endrer seg lite (59, 66).

f) pH. Plantevekst må foregå innenfor visse pH-grenser. Hvor lav eller høy pH kan være før veksten hemmes, varierer mellom artene. Gramineene har jevnt over stor evne til å klare seg ved lav pH.

Ettårig raigras, flerårig raigras, en krysning mellom disse artene, samt hundegras ble dyrket i kar med jord der pH var forskjellig (59). Gjennom ett år ble avlingen høstet med jevne mellomrom.

I tab. 12 er gjengitt avlingen i middel for alle artene i perioden, og rotmassen ved slutten av perioden (g tørrstoff pr. 6 planter):

Tabell 12

	pH i jord	7,2	6,8	6,0	4,5	3,6
Avling		64	68	69	72	62
Røtter		33	36	40	49	61
Avling/røtter		1,9	1,9	1,7	1,5	1,0

Det var signifikant sammenheng av 2.grad mellom middel avling og pH, mens rotveksten økte rettlinjert med surhetsgraden. Topp/rot-forholdet gikk ned med avtakende pH.

Engkvein ble dyrket i sand og tilført næringsløsning med pH 4,5 eller 6,5 (59). Størst mengde skudd ble produsert ved pH 6,5, mens en fant størst mengde av stubb + røtter ved pH 4,5.

Undersøkelser av gras som vokser under naturlige forhold viser negativ korrelasjon mellom tørrvekt av røtter og pH (59). Alt dette tyder på at grasrøtter vokser best ved nokså lav pH. Men alle resultatene som er referert ovenfor, kan delvis forklares ved at nedbrytningen av gamle røtter går langsommere jo lavere pH er.

Ellers vil virkningen av pH være avhengig bl.a. av næringsinnholdet i voksemediet. Virkningen av ammonium som nitrogenkilde er f.eks. best ved reaksjon opp mot nøytralpunktet (tab. 11). Da er også utnyttelsen av fosfor best.

g) Lysforhold.

Mangel på lys reduserer veksten, særlig hos røttene. Når lysintensiteten øker, tiltar veksten. Røttene reagerer sterkere enn overjordiske organer. Hos raigras (59) fant en at denne virkningen av å øke lysintensiteten var større ved høy enn ved lav temperatur. Plantene ble holdt ved ulike temperatur- og lysforhold (daglengde 10 timer), og høstet på samme utviklingstrinn:

Tabell 13

Lysintensitet, lux	Temperatur, °C	Forsøksperiodens lengde	Tørrvekt, mg		Topp/rot
			Blad+stengel	Røtter	
7500	10	44	165	28	5,9
21000	10	48	420	101	4,2
7500	18	38	76	9	8,4
21000	18	29	469	83	5,7

Ved gradvis økning av lysintensiteten vil en nå et nivå som gir maksimal toppvekst. Her vil assimileringen være stor nok til en betydelig overføring av karbohydrater til røttene. Økes lysintensiteten ut over dette nivået, vil veksten hemmes på forskjellige måter. Lyset kan spalte auxin, og det kan føre til en oppvarming av de belyste plantedeler over optimaltemperaturen for vekst. Oppvarmingen vil også øke transpirasjonen og føre til vanndeficitt, som også hemmer veksten. Under slike forhold vil fordelingen av tilveksten forskyves i røttenes favør. Optimal lysintensitet for veksten av røttene ligger derfor høyere enn for veksten av overjordiske plantedeler.

Forholdene som er nevnt ovenfor er blitt belyst i mange forsøk. Svak skygging kan gi en viss økning av toppveksten (59). I Ohio, USA, (67) vokste et 2 år gammelt bladfaks-bestand med naturlig lys (A) eller det ble skygget ut gjennom veksttida til ca. 10%

av naturlig lys (B). Undersøkelser i begynnelsen av juli viste at skyggingen ikke virket særlig på høyavlingen når det ikke var tilført nitrogen, men reduserte avlingen sterkt der det var gitt nitrogen. Mengden av stubb, røtter og jordstengler gikk ned med skygging, mens topp/rot-forholdet (høy +stubb/røtter + jordstengler) økte:

Tabell 14.

Nitrogen-tilførsel	Tørrvekt, kg pr. dekar av				Topp/rot	
	Høy		Røtter + jordstengler		A	B
	A	B	A	B		
Uten N	243	289	419	185	1,5	2,3
Med N	552	333	356	166	2,2	2,6

I enkelte forsøk er det funnet at topp/rot-forholdet er høyere hos frittstående grasplanter enn i tette bestand (59). Dette kan sees som et direkte resultat av at planter i bestand skygger hverandre.

Daglengdens betydning for veksten av grasrøtter avhenger først og fremst av i hvilken grad den bestemmer den totale lysmengden som plantene mottar. I Ohio, USA (67), ble bladfaks-planter dekket til en del av døgnet slik at daglengden ble 8,5 timer, vokste ved naturlig belysning (daglengde ca. 15 timer), eller fikk tilleggsllys på ca. 700 lux slik at daglengden ble 18 timer. Forsøket varte fra først i april til slutten av juli, da avling etc. ble undersøkt:

Tabell 15

	Tørrstoff, kg pr. dekar		
	Kort dag	Normal dag	Lang dag
Høy	199	282	535
Røtter+jordstengler	60	129	146
Topp/rot	4,6	3,4	4,6

Når innkorting av lysdagen som her fører til at plantene mottar mindre lys totalt, må en vente at effekten blir som av skygging. Produksjonen av overjordiske organer går ned, røtter og jordstengler reduseres enda mer, slik at topp/rot-forholdet øker.

Tilleggslyset hadde lav intensitet, men førte til at det ble en betydelig økning av toppveksten.

Troughton (60) dyrket raigras i klimaceller ved ca. 16°C og med en lysintensitet på ca. 40000 lux. Veksthastigheten for røttene økte mer enn veksthastigheten for toppen når lysdagen ble forlenget fra 6 til 12 timer. Ved 18 og ved 24 timers dag økte veksten ytterligere, men da i samme forhold for topp og rot.

Garwood (21) undersøkte om økningen i nydannelse av røtter ut over ettervinteren og våren (se fig. 14) hadde noen sammenheng med økningen i daglengden i denne perioden. Raigras-planter ble tatt fra felt og inn i veksthus i februar. Planter som her fikk normal belysning og daglengde (10,5 timer) dannet like mange røtter som planter som fikk tilleggslys i 4 timer pr. dag.

Hos gras som hos andre arter kan daglengden ha en mer direkte fysiologisk virkning, særlig i forbindelse med overgangen fra vegetativ til generativ utvikling. Denne overgangen virker sterkt på rotveksten og på fordelingen av tilveksten mellom topp og rot. Bl.a. av denne grunn er det ikke urimelig at forskjellige forsøk med ulik daglengde (59) gir nokså varierende resultat, som kan være vanskelig å fortolke. Art og økotype av forsøksmaterialet og dessuten vekstbetingelsene forøvrig har betydning for hvordan daglengden virker på veksten av røttene og på topp/rot-forholdet.

h) Høsting. Når en større del av de overjordiske organer fjernes ved høsting, stanser røttenes lengdevekst, eller reduseres sterkt, etter kort tid (13, 59). Tilveksten i total rotmasse stopper, og ofte skjer en reduksjon i vekten av underjordiske organer (59). Røttenes respirasjon blir sterkt nedsatt, joneopptaket hemmes eller stanser helt selv om røttene står i næringsløsning (13). Produksjonen av nytt assimilierende vev skjer på bekostning av rotveksten. Etterhvert som produktivt vev er bygd opp igjen, endres fordelingen av tilveksten på topp og rot igjen tilbake til det normale fra før høstingen. Virkningen av høsting på rotveksten er ellers avhengig av mange forhold:

1) Stubbhøyden bestemmer hvor stor del av de produserende organer som blir fjernet. Crider (59) fant at lengdeveksten av røttene til

forskjellige grasarter stanset helt i løpet av et døgn når 40% eller mer av bladmassen ble fjernet. Tiden som gikk til veksten startet på ny, og antall røtter som ikke begynte å vokse igjen, varierte direkte med prosent bladmasse som var fjernet. Det er gjort mange forsøk med stubbing av gras i ulik høyde et visst antall ganger i løpet av en periode (59). Når røttene er blitt undersøkt ved forsøksperiodens slutt, er det nesten alltid funnet at rotmengden går ned med avtagende stubbehøyde. På Møhresmyra ble timotei stubbet i ulik høyde gjennom 3 år (12). Om våren 4. året ble rotmassen undersøkt:

Stubbehøyde, cm	3-4	ca. 8	12-15
Tørr rotmasse, kg pr.dekar	492	576	663

2) Høsteintervall. Fjernes nydannet bladmasse før plantene har kommet over virkningen av tidligere høsting, blir rotveksten særlig sterkt og langvarig redusert, og planten svekkes generelt. Forsøk med ulike høsteintervall går oftest ut på å stubbe til en viss høyde forskjellig antall ganger i løpet av en periode. Nesten uten unntak er det da funnet mindre rotmasse ved forsøksperiodens slutt jo oftere høsting har vært utført (59) (se tab.16 og 19). Ved intens høsting, dvs. stubbing i lav høyde med korte mellomrom blir ikke bare rotutviklingen hemmet, men plantene svekkes generelt og får kort levetid.

3) Utviklingsstadiet. Det er rimelig å anta at fjerning av en viss prosentdel av de assimilerende organer vil ha større virkning jo yngre planten er. En eldre, mer utviklet plante vil ha igjen mer produktivt vev totalt enn en yngre plante. Dessuten vil en eldre plante ha akkumulert reserver som kan settes inn for produksjon av ny bladmasse. Det er lite undersøkt om utviklingsstadiet har noen mer spesifikk virkning ut over dette. Klapp (30) hevdet at plantene reagerer særlig sterkt på høsting når alle reservene er mobilisert under den mest intense buskingsfasen, og under utviklingen av blomsterbærende stengler.

I Finnland (27) ble hundegras høstet ved samme utviklingsstadium ut gjennom veksttida (A) eller med like lange intervaller (B). Rotmengden om høsten (kg pr.dekar) varierte noe med høstetida:

Tabell 16

Stubbehøyde, cm	0		5	
Antall høstinger	8	4	2	4
A	57	186	332	323
B	81	167	231	242

Ved samme antall høstinger gir behandling A mest hyppig høsting tidlig i sesongen, mens intervallene om høsten blir lengre, enn ved behandling B. Resultatene tyder på at ved intens høsting har den hemmende virkningen på rotveksten av særlig korte høsteintervaller tidlig i veksttida ikke blitt oppveid av de relativt lengre "hvileperioder" om høsten. Ved mindre intens høsting hadde de lengre "hvileperiodene" om høsten ved behandling A den største virkningen på den totale rotveksten i sesongen.

4) Genetiske faktorer: Klapp (59) rangerte endel grasarter etter evne til å tåle intens høsting: Flerårig raigras > engrapp > rødsvingel > Agrostis spp. > markrapp > engsvingel > hundegras > bladfaks > strandrør > (blåtopp). Ulikheter i "resistens" mot høsting kan bl.a. bero på forskjeller i 1) og 3) (se ovenfor). Når sammenligninger blir gjort ved stubbing til en viss høyde, vil mer av det assimilerende vevet fjernes hos en art med opprett voksemåte (strågras) enn hos en art med utbredt vekst (bladgras). Bermudagrass er et typisk bladgras, og tåler intens høsting. I et forsøk med vanlig stubbing, virket ikke høstingen inn på veksten av røtter og jordstengler (59). Ble bladene fjernet med saks, førte høstingen til redusert vekst av underjordiske organer.

Et annet forhold som gjør at strågras ikke tåler intens høsting, er at de har relativt flere av vekstpunktene over nivået for stubbing enn bladgrasene. Når vekstpunktet fjernes ved høsting, går skuddet til grunne.

Tidligheten har også betydning for artens evne til å tåle intens høsting, når sammenligninger blir gjort ved samme høstetid. Hos en tidlig art som har begynt å strekke aksbærende strå, fjernes en større del av det assimilerende vevet og flere vekstpunkter enn hos en seinere art, som ennå er i den vegetative fasen. Eventuelle mer spesifikke virkninger av utviklingsstadiet ved

høsting vil også ha betydning.

5) Forholdene etter høsting Dess gunstigere vekstbetingelsene etter høsting er, jo mindre og mer kortvarig blir reduksjonen i rotveksten. Sullivan og Sprague (54) fant en viss reduksjon i rotveksten hos raigras som etter høsting ble holdt ved 15°C dag- og 10°C nattemperatur etter høsting. Reduksjonen var større og mer langvarig ved 32-27°C. Lovorn (59) undersøkte forskjellige gras, og fant at reduksjonen i rotmassen etter intens høsting var større ved 32-27°C enn ved 21-16°C. Raigras-planter (59) fikk fullt dagslys eller ca. 38% av fullt dagslys etter høsting. Fordelingen av den totale tilveksten på blader, stengler og røtter ble målt for 9-dagers perioder, og var i prosent:

Tabell 17

Dager etter høsting	Fullt lys		38% av fullt lys	
	Blad + stengler	Rot	Blad + stengler	Rot
0-9	92	8	94	6
9-18	73	27	90	10
18-27	65	35	89	11

Etter ca. 20 dager hadde planter i normal belysning samme fordeling av tilveksten på topp og rot som før høsting.

Forskjellige forsøk har gitt motstridende resultater for virkningen av nitrogengjødsling ved ulike høsteintensiteter (59). I noen tilfeller har nitrogentilførsel redusert nedgangen i veksten av røttene etter høsting, i andre tilfeller er virkningen motsatt. Sannsynligvis er samspillet mellom høsting og nitrogentilførsel i virkningen på rotveksten avhengig både av høsteintensiteten og mengden av tilført nitrogen.

Høsting fører til at maksimal dybde av rotutviklingen blir redusert, og at rotmassen blir mer konsentrert i de øvre sjikt. Denne virkningen forsterkes ved økende høsteintensitet, og er en naturlig følge av at høsting reduserer lengdeveksten.

Flere undersøkelser viser at røttenes levetid forkortes ved høsting. Mange røtter, særlig noe eldre, starter ikke veksten igjen etter at den er stanset ved høstingen (40, 59). Oswalt og medarb. (40) plasserte P³² i 15 cm eller 25 cm dybde på forsøksruter med

bladfaks og hundegras 48 timer etter høsting. Hos planter som fikk røttene klippet av 3-4 cm under jordoverflaten samtidig med høsting, kunne radioaktivitet påvises i skuddene like tidlig som hos planter der røttene var urørt. Hos hundegras virket ikke slik klipping av røttene på gjenveksten etter høsting, når fuktigheten i jorda var optimal. Resultatene tyder på at plantene etter høsting var helt avhengige av nydannede røtter. I engelske forsøk (69) fant en at uttørkingen av jorda i noe større dybde i raigras-eng fortsatte utover sommeren uten avbrudd av betydning selv om avlinga ble høstet. Det ble tatt opp 75-80% av nitrogen som var plassert i 76 cm dybde, enda graset ble høstet tre ganger i løpet av veksttida (tab. 10). Dette viser at også gamle røtter kan fortsette å absorbere både vann og næring etter høsting.

Rotmassen som produseres av et grasbestand i løpet av en periode regnet i prosent av den totale plantemassen som er produsert i perioden, går ned med økende høsteintensitet. Dette er en naturlig følge av at fordelingen av tilveksten endres i røttenes disfavør ved hver høsting. Også produksjonen av overjordiske plantedeler avtar med høsteintensiteten, men rotveksten påvirkes sterkere.

Høsting påvirker veksten av jordstengler omlag på samme måte som veksten av røttene. Enkelte forsøk kan tyde på at jordstengelens vekst reduseres mer enn røttenes etter høsting (59).

IX. Kjemisk innhold i røttene

a). Karbohydrater En skiller ofte mellom 1) Tilgjengelige (vannløselige ikke strukturelle) karbohydrater og 2) Strukturelle karbohydrater. Til den første gruppen hører mono- og oligosakkarider og polysakkarider som stivelse og fruktosan. I den andre gruppen har en cellulose, hemicellulose og pektin.

1) Tilgjengelige karbohydrater. Som "reservekarbohydrater" hos grasartene regnes særlig stivelse og fruktosan. Det er vanligvis antatt at grasarter tilpasset kjølige og tempererte strøk lagrer fruktosan, mens mer varmekrevende arter lagrer stivelse (33). Også andre løselige karbohydrater må regnes som reservestoffer.

Dette gjelder først og fremst sukrose, som kan finnes i relativt høy konsentrasjon, særlig i røttene.

Reservekarbohydrater kan lagres i bladskjeder, stengelbaser, kormer, jordstengler og røtter. Den relative betydningen av de forskjellige plantedeler som lagringsorganer varierer med art, utviklingsstadium og vekstforhold. Hos arter som kløver og lusern lagres reservene først og fremst i rota, hos grasartene generelt har røttene mindre betydning som lagringsorgan.

I tab. 18 er satt opp en del resultater fra forsøk der mengden av løselige karbohydrater i røtter og stubb er undersøkt. En ser at både konsentrasjonen i røtter og stubb, total mengde karbohydrater og fordelingen mellom røtter og stubb varierer sterkt med art, vekstforhold, etc. Konsentrasjonen av løselige karbohydrater er oftest høyere, og gjerne mange ganger høyere i stubb enn i røtter. I stubben er fruktosan den viktigste av de løselige karbohydratene, i røttene er det ofte mer av sukrose (27) (se fig. 20).

Ved siden av konsentrasjonen av løselige karbohydrater må en også se på den totale mengden (regnet pr. plante eller pr. flateenhet) når en skal vurdere betydningen av de forskjellige plantedeler som lagringsorganer. Er den totale mengden av røtter stor, kan de ha stor betydning som lagringsorganer, selv om konsentrasjonen av reservestoffer er relativt lav.

Hos hundegras og raigras kan røttene inneholde opp til like store mengder løselige karbohydrater som stubben (tab. 18).

Hos arter som bladfaks, engrapp, kveke og bermudagrass kan jordstenglene inneholde betydelige mengder reserver.

Hos timotei har sannsynligvis røttene liten betydning som lagringsorgan, i hvert fall etter at haplokormene er kommet til utvikling (51).

Hos Elymus junceus ("Russian wild rye (grass)") fant Thaine (57) både høyere konsentrasjon og større total mengde av løselige karbohydrater i røtter enn i stubb (tab. 18).

	Løselige karbohydrater				% av total mengde i rot
	% av tørrstoff		Total mengde		
	Stubb	R ot	Stubb	Rot	
Ved høsting	3	14	390 ¹⁾	300 ¹⁾	43
35 d. e. høsting. Uten N	29	19	820	720	47
" Med N	20	13	770	440	36
20 cm stubbehøyde	26	6	21 ²⁾	20 ²⁾	48
5 " "	29	6	17	15	48
0 " "	32	6	13	12	47
3 høstinger pr. år	18	3	81	13	15
7 " " "	10	2	27	6	17
	25	6	1020 ¹⁾	400 ¹⁾	28
	37	12	1510	820	35
Om høsten 1. år	16	6	31 ²⁾	24 ²⁾	43
Om våren neste år	8	6	21	19	48
Næringsløsning	26	4	2740 ³⁾	160 ³⁾	6
18°C dag, 10°C natt	46	9	2700 ³⁾	400 ³⁾	13
29°C dag, 21°C natt	39	2	700	10	2
Naturlig lys	34	29	111 ²⁾	95 ²⁾	48 ⁴⁾
Skygget	29	29	59	46	45 ⁴⁾
Høstet 1 gang	14	31	62	116	65
Høstet 5 ganger	12	21	24	43	64

1) Mg pr. kar & 3 planter

3) Mg pr. kar? (ikke oppgitt)

2) Kg pr. dekar

4) I rot + jordstengler

Hos unge planter er konsentrasjonen av løselige karbohydrater lav, men øker etterhvert, idet lager av reserver bygges opp. Etter ei tid vil konsentrasjonen stille seg inn på et relativt konstant nivå, når planten får vokse uforstyrret. Klapp (30) fant en konsentrasjon av reserver (fett + nitrogenfrie ekstraktstoffer) på 38% av tørrstoffet i røtter og stengelbaser hos 98 dager gamle planter av hundegras. Etter 127 dager var konsentrasjonen økt til 52%, men siden var økningen liten. Hos engrapp var det en tilsvarende utvikling.

Hos eldre etablerte planter finner en årlige svingninger i konsentrasjonen av karbohydrater i røttene og i andre lagringsorganer. Likesom veksten av røttene, er også deres innhold av løselige karbohydrater negativt korrelert med toppveksten. I perioder med intens vekst på forsommeren går innholdet ned. Det samme kan skje på ettersommeren, da toppveksten ofte når et nytt maksimum. Hos de fleste artene skjer den største økningen i konsentrasjonen av reservekarbohydrater i tiden omkring frømodning, når plantene får vokse uforstyrret (33). Ut over høsten er det også oftest en økning i innholdet av løselige karbohydrater. I forbindelse med herding av plantene seinhøstes omdannes en del av fruktosanene til enkle sukkerarter, særlig sukrose. Ut over vinteren og om våren går innholdet av løselige karbohydrater ned, dels p.g.a. respirasjonen, dels fordi reservene mobiliseres for produksjon av nytt assimilerende vev.

Også i jordstengler og stengelbaser øker konsentrasjonen av løselige karbohydrater ut over høsten, og går ned om vinteren og om våren når veksten av toppen begynner. Hos bermudagrass, og noen andre arter som kan lagre reserver i jordstenglene, skjer en økning i innholdet av løselige karbohydrater i disse organene under den mest aktive toppveksten (33). Også ellers i året er det funnet at variasjonene i innholdet av karbohydrater i jordstenglene hos arter som bermudagrass, engrapp og kveke ikke løper parallelt med variasjonene i røttene, men kurvene er noe forskjøvet i forhold til hverandre (59).

I haplokormene hos timotei lagres fruktosen særlig i tiden omkring skyting, altså samtidig med den mest intense veksten av toppen (59).

En rekke forhold påvirker innholdet av løselige karbohydrater i de underjordiske organene.

a) Høsting. Etter høsting går innholdet av løselige karbohydrater i lagringsorganene ned, idet reservene mobiliseres for oppbygging av nytt assimilerende vev. Når tilstrekkelig ny bladmasse er dannet, begynner konsentrasjonen igjen å stige. Forholdet kommer særlig tydelig fram i undersøkelser av lusern og kløver, der rota kan lagre store mengder stivelse (fig.19). I grasrøtter kan en finne tilsvarende variasjoner, mest utpreget hos arter der rota har størst betydning som lagringsorgan, f.eks. hos hundegras og raigras (fig.20). Tida som går med til status fra før høstingen er gjenopprettet, avhenger av hvor stor del av de overjordiske organer som er fjernet, plantens konstitusjon ved høsting, og av vekstforholdene.

Stubbehøyden synes ikke å virke særlig sterkt på konsentrasjonen av løselige karbohydrater i røttene. Huokuna (27) fant således liten virkning av stubbehøyden i hundegras-eng (tab.18), men hyppig stubbing (7 ganger pr. sesong) jevnt med jordoverflaten reduserte innholdet av løselige karbohydrater om høsten sterkt. Sjøseth (upubl.) fant heller ingen særlig forskjell om timotei ble stubbet 1, 3, 6 eller 9 cm høyt. Total mengde løselige karbohydrater i røttene går ned med stubbehøyden, fordi mengden av røtter går ned.

Foretas høsting før plantene har kommet over virkningen av tidligere inngrep, eller i perioder da plantenes reserver av andre grunner er små, blir virkningen særlig sterk og langvarig. Sjøseth (upubl.) fant sterk reduksjon i konsentrasjonen av fruktosan i timotei-røtter om høsten når antallet høstinger i løpet av sesongen ble økt fra fire til seks. Flere forsøk har gitt tilsvarende resultat. Konsentrasjonen av løselige karbohydrater ved slutten av veksttida er negativt korrelert med antall høstinger i sesongen (59). Virkningen på den totale mengden er større enn tallene for konsentrasjonen alene uttrykker, fordi mengden av røtter også går ned med stigende antall høstinger. I Canada (57) undersøkte en røttene av Elymus junceus om høsten etter forskjellig antall høstinger i løpet av veksttida første engåret. Både total tørrvekt av røtter ned til 45 cm dybde og konsentra-

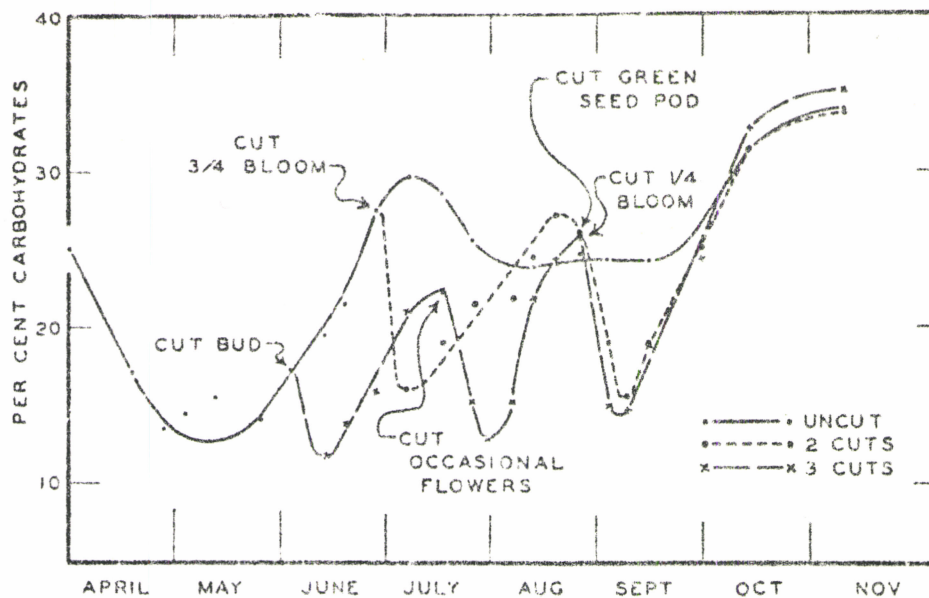


Fig. 19. Sesongvariasjon i "total tilgjengelige karbohydrater" i røtter hos rødkløver, ikke høstet (—•—), høstet 2 ganger (- - - - -), eller 3 ganger (x — — x) (e. Smith, 50).

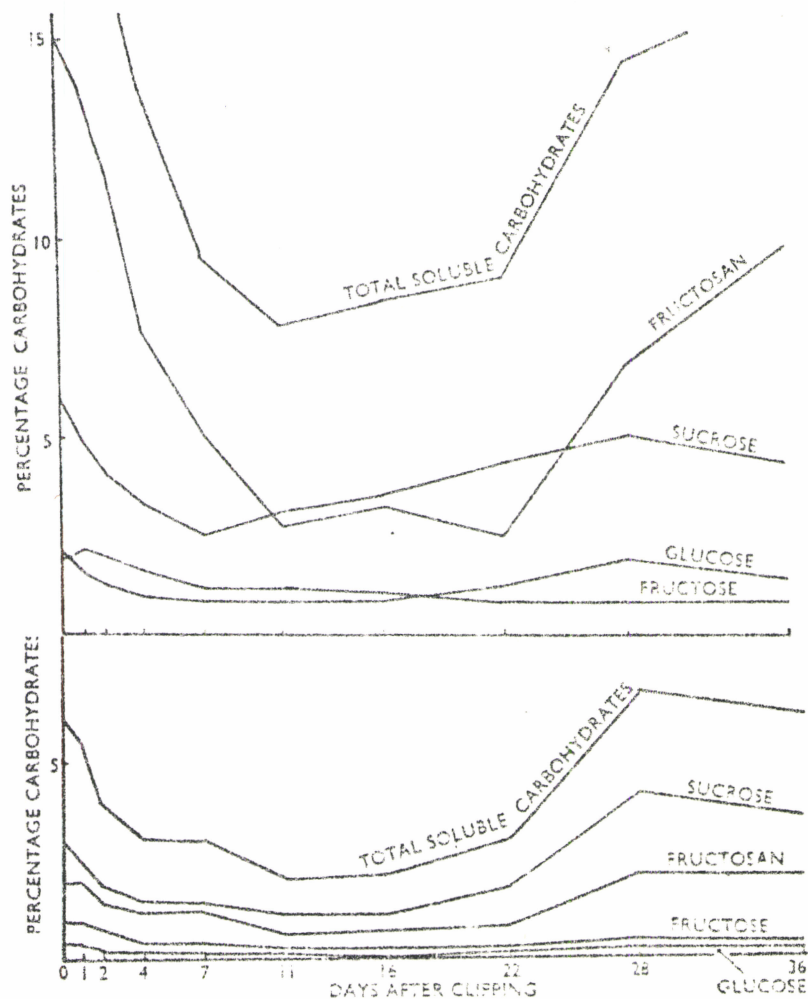


Fig. 20. Raigras-planter dyrket i veksthus og høstet ca 3 mnd. gamle. Innholdet av løselige karbohydrater i stubb (øverst) og i røtter (nederst) i tiden etter høsting. (e. Sullivan og Sprague, 53).

sjonen av tilgjengelige karbohydrater i tørrstoffet gikk ned med økende høsteintensitet:

Tabell 19

Antall høstinger	Tørrstoff i røtter, kg/da	% tilgjengelige karbohydrater
1	374	31,1
2	327	30,1
3	306	25,5
5	198	21,4

b) Temperaturen. Maksimal konsentrasjon av løselige karbohydrater i underjordiske organer hos gras ligger lavere enn optimaltemperaturen for veksten av disse organene. Brown (59) dyrket forskjellige gras ved 7 ulike temperaturer fra 4 til 38°C (40-100°F). Temperaturene (°C) som gav maksimal rotvekst (a) og maksimal konsentrasjon av "nitrogenfrie ekstraktstoffer" i røtter og andre lagringsorganer etter 8 ukers vekst (b) var:

Tabell 20

Grasart	a	b
Hundegras	21	4
Engrapp	16	4
Flatrapp	10	4
Bermudagrass	38	38

Resultatet for bermudagrass er ikke i samsvar med det McKell og medarb. (34) fant. Konsentrasjonen av løselige karbohydrater i stubb og jordstengler var i deres forsøk høyere ved 13°-7°C (dag-nattetemperatur) enn ved 18-13°C eller høyere temperatur både for bermudagrass og engrapp. Også for det varmekrevende bermudagraset ligger altså temperaturen for maksimal konsentrasjon av karbohydrater i underjordiske organer ganske lavt.

Davidson (14) dyrket raigras i kar der jordtemperaturen var ulik, mens lufttemperaturen var den samme for alle ledd. Etter 6 uker ble røttene veid og analysert:

Tabell 21

Jordtemperatur °C	Røtter, g tørr- stoff pr. kar	Løselige karbohydrater	
		Prosent av tørrstoff	Total mengde mg pr. kar
7,5	0,7	11,8	83
12,5	0,9	10,2	92
17,5	0,9	5,5	50
22,5	0,7	5,3	37
27,5	0,5	5,6	28

Den største mengden løselige karbohydrater i røttene totalt finner en ved en temperatur som ligger mellom den optimale for rotvekst og temperaturen som gir maksimal konsentrasjon.

De forskjellige fraksjoner av løselige karbohydrater påvirkes ikke i samme grad av endringer i temperaturen. Smith (51) tok timotei-planter fra to år gammel eng inn i veksthus om våren. Her ble de holdt ved midlere temperatur (18°C dag- 10°C natt) eller høy temperatur (29 - 21°C) fram til blomstring. Det var særlig innholdet av fruktosan i røtter og stengelbaser som ble påvirket av temperaturen:

Tabell 21

Plantedel	Temperatur	g tørrstoff pr. plante	Innhold, % av tørrstoff		
			Sukker	Fruktosan	Stivelse
Stengel- basis	Midlere	6,0	4 2	38,6	2,7
	Høy	1,8	4,1	28,1	3,3
Røtter	Midlere	3,9	2,3	6,4	0,4
	Lav	0,6	1,4	0,6	-

Polymeriseringsgraden av fruktosan var dessuten høyest ved den lave temperaturen, og høyere i stengelbasis enn i andre plantedeler.

Sullivan og Sprague (54) undersøkte innholdet av løselige karbohydrater i røtter og stubb hos raigras-planter som etter høsting

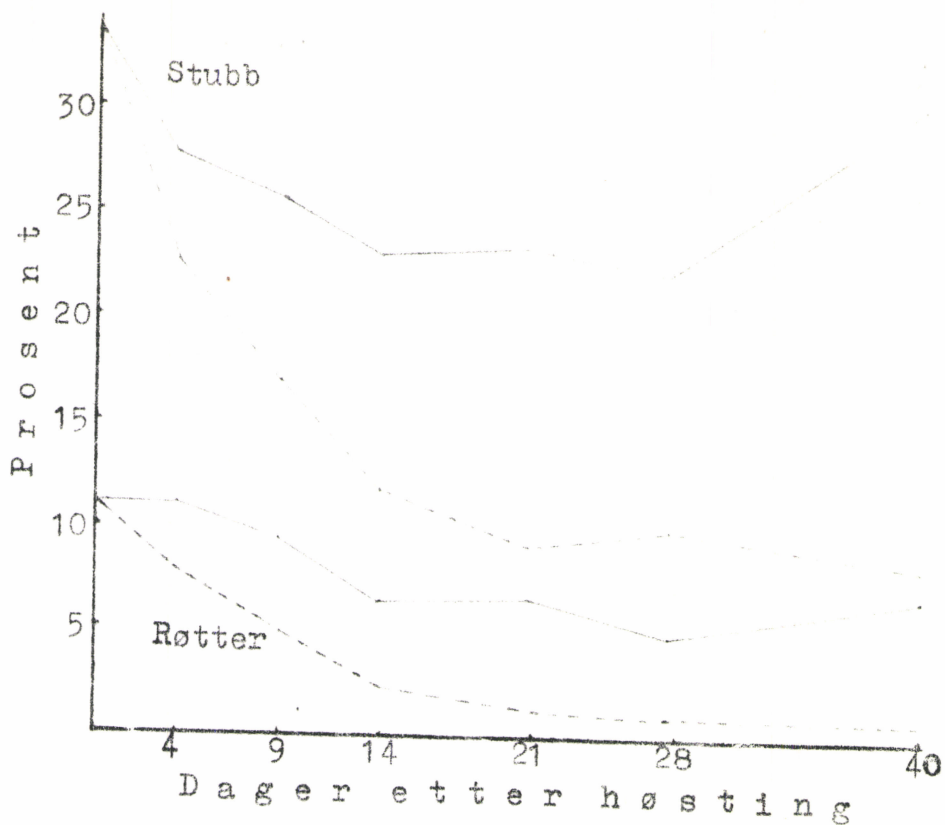


Fig. 21. Raigras dyrket i veksthus, høstet etter ca. 3 mnd. Innholdet av løselige karbohydrater i stubb og røtter ved 16°C dag- og 10°C nattetemperatur etter høsting (—), eller 32-27°C (-----) (e. Sullivan og Sorague, 54).

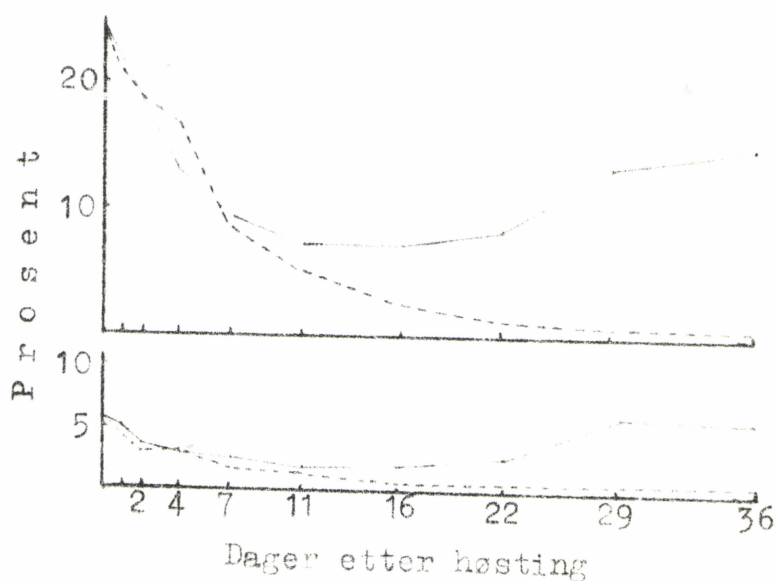


Fig. 22. Innholdet av løselige karbohydrater i stubb (øverst) og røtter (nederst) hos raigras, holdt i veksthus med dagslys (50 - 70000 lux) etter høsting (—), eller holdt i mørke (-----). (e. Sullivan og Sorague, 53).

ble holdt ved forskjellige temperaturer. Fig. 21 viser at nedgangen var sterkest og mest langvarig hos planter som etter høsting ble holdt ved høy temperatur.

c) Lysforhold. Mangelfull tilgang på lys fører til reduksjon i mengden av løselige karbohydrater i røtter og andre lagringsorganer. I tab. 22 er gjengitt noen tall fra to amerikanske forsøk med bladfaks i felt. Skygging (b) eller innkorting av daglengden (c) reduserte mengden av løselige karbohydrater i lagringsorganene i forhold til planter som fikk normal belysning (a):

Tabell 22

Ref.	Høstetid	Løselige karbohydrater			
		% av tørrstoff		Total mengde	
		a	b	a	b
Paulsen og Smith (41)	15.mai	19	14	3,5 ¹⁾	2,7 ¹⁾
	15.juni	20	21	5,3	2,8
Watkins (67)	5.juli	31	29	215 ²⁾	107 ²⁾
		a	c	a	c
Watkins (67)	28.juli	32	29	90	47

1) g pr. plante i stubb + jordstengler

2) kg pr. da i stubb + jordstengler + røtter

I begge forsøkene ble forsøksbehandlingen startet først i veksttida. I Paulsen og Smith's forsøk (Wisconsin) fikk de skyggede plantene ca. 40% av fullt dagslys. Konsentrasjonen av totale tilgjengelige karbohydrater i lagringsorganene (stubb + jordstengler) ble sterkt redusert av skygging tidlig i veksttida, men forskjellen ble etterhvert jevnet ut. Skyggingen førte til en gradvis større og større reduksjon i vekten av lagringsorganene, slik at total mengde karbohydrater ble redusert på alle stadier. I Watkins forsøk (Ohio) førte skygging til ca. 10% av normal belysning eller innkorting av daglengden fra ca. 15 til 8,5 timer til en relativt liten nedgang i konsentrasjonen av løselige karbohydrater i lagringsorganene. Stubb, jordstengler og røtter ble undersøkt hver for seg. Vekten av stubb og røtter, og særlig av jordstengler ble sterkt redusert av nedsatt tilgang på lys.

Total mengde løselige karbohydrater ble redusert i omlag samme forhold i stubb og rot, mens mengden i jordstengler ble redusert relativt betydelig mer.

Sullivan og Sprague (53) holdt raigras-planter i mørke etter høsting. Innholdet av løselige karbohydrater gikk da raskt nedover både i stubb og rot, som etter ca. 20 dager var nærmest uttømt (fig.22).

d) Vanntilgang. Planter av bermudagras og Buchloë dactyloides som var tatt inn fra felt, ble holdt i veksthus med ulik tilgang på vann i to måneder (Julander, 29). Hos planter som hadde hatt knapp vannforsyning var konsentrasjonen av reservekarbohydrater (på råvektbasis) i røtter og jordstengler omlag dobbelt så høy som hos planter som hadde blitt vannet regelmessig. Julander gjorde også undersøkelser i felt i "range"-distrikter i Oregon og Utah som viste at konsentrasjonen av reservekarbohydrater i røttene hos Agropyron-arter økte under tørre perioder når de fikk vokse uforstyrret. Derimot fant Burkey og Weaver (59) at konsentrasjonen av hydrolyserbare karbohydrater i røttene av Andropogon-arter gikk ned under sommertørke. Likedan fant Brown (59) i Missouri at konsentrasjonen av stivelse og sukker i jordstenglene hos engrapp gikk ned under en tørr periode om sommeren. Reduksjonen var langt større hos planter som ble vannet enn hos planter som ikke fikk vann.

Julander (29) fant en nøye sammenheng mellom konsentrasjonen av reservekarbohydrater i underjordiske organer og tørke/varmeresistensen hos plantene. Klipping, og især vanning, foruten å redusere karbohydratinholdet, førte også til en sterk nedgang i varmeresistensen hos bermudagras og B. dactyloides som ble holdt i veksthus. Beiting av Agropyron-arter reduserte eller hindret fullstendig den nevnte økningen i karbohydratkonsentrasjonen under tørke hos planter i felt.

De tilsynelatende motstridende resultatene fra undersøkelsene som er nevnt ovenfor, kan forklares om en antar at tørke om sommeren induserer en hviletilstand på samme måte som lys- og temperaturforhold om høsten induserer vintehvilen. Tidlig i tørkeperioden foregår en herdning med økning av resistensen mot

tørke og høye temperaturer. Etter Julanders forsøk skulle en slik herding bl.a. innebære en økning i konsentrasjonen av reserve-karbohydrater i lagringsorganene. Under selve hvilen skjer en relativt langsom reduksjon av reservene på samme måte som under vinterhvilen. Resultatet av planteanalyser under tørkeperioder vil avhenge av hvor fullstendig hvilen er, dvs. hvor stor tørkepåkjenningen er og hvordan plantene er tilpasset slike påkjenninger rent genetisk, tørkeperiodens varighet, etc. Det har også betydning for resultatet av undersøkelsene i hvilke faser av herdings- og hvileprosessen analysene blir foretatt.

Tilføring av vann vil bryte hvilen, stimulere toppveksten, og føre til at reservene mobiliseres og transporteres bort fra lagringsorganene. Høsting vil ha en tilsvarende virkning, i hvert fall om den foretas under herdingen eller når hvilen ikke er fullstendig.

e) Nitrogentilgangen. I de fleste tilfeller går konsentrasjonen av løselige karbohydrater i lagringsorganene ned med økende tilførsel av nitrogen. I tab. 23 er gjengitt noen tall fra forsøk utført under forskjellige forsøksbetingelser:

Tabell 23

Ref.	Grasart		Løselige karbohydrater, prosent av tørrstoff			
			Stubb		Rot	
			Uten N	Med N	Uten N	Med N
Baker (5)	Hunde- gras	Ikke beitet	12,3	10,4	5,1	4,0
		Beitet	11,8	8,6	5,1	2,9
	Andre gras (mest engsv.)	Ikke beitet	13,8	11,1	7,3	5,3
		Beitet	12,2	9,6	5,8	4,4
Sullivan og Sprague (55)	Hundegras	N tilf. 7 d. e. høsting	16,0	9,3	15,2	10,1
			Stubb + jord- stengel		Vekt av stubb ¹⁾ + jordstengel	
Paulsen og Smith (41)	Blad- faks	15.mai	19,3	13,8	18,1	19,8
		15.juni	20,0	19,7	26,6	22,9

¹⁾ g pr. plante

I Bakers forsøk (England) var det bestand av hundegras, eng-svingel og hvitkløver, og N-leddet ble tilført 50 kg Ca-nitrat pr. da i september. Halvparten av feltet ble beitet i sept.-okt., mens resten fikk vokse uforstyrret denne tida. I Sullivan og Sprague's forsøk (Pennsylvania) ble skudd av bladfaks plantet i kar i veksthus seinhøstes, og dyrket med kunstig tilleggslys, fram til ca. en uke før blomstring. Plantene ble da høstet. N-leddet ble tilført urea tilsvarende 11 kg N pr. da 7 dager etter høsting, og tallene i tabellen er fra analyse 21 dager etter høsting. Paulsen og Smith (Wisconsin) brukte ett og to år gammel eng, og N-leddet ble tilført 11 kg N i ammoniumnitrat pr. da i slutten av april. N-tilførselen senket innholdet av løselige karbohydrater tidlig i veksttida, men virkningen gikk ned fram mot blomstring. Virkningen av gjødsling på vekten av lagringsorganene var sterkest fram mot blomstring, slik at total mengde løselige karbohydrater ble redusert hele perioden.

Sullivan og Sprague (55) fant at nitrogentilførselen økte tørrvekten av stubb mer enn tørrvekten av røttene ble redusert, slik at total mengde av lagringsorganer økte. Reduksjonen i total mengde løselige karbohydrater ved nitrogentilførsel var derfor mindre enn nedgangen i konsentrasjonen.

Sullivan og Sprague fant dessuten at reduksjonen i konsentrasjonen av løselige karbohydrater i røttene var omlag den samme om nitrogenet ble tilført 14 dager før eller 7 eller 14 dager etter høsting (fig.23).

2) Strukturelle karbohydrater inngår i faste cellestrukturer, særlig i celleveggen. Konsentrasjonen av cellulose, hemicellulose og pektin varierer lite med vekstforholdene eller med årstida. De endringene som er funnet, er som regel ikke større enn at de kan forklares ved at innholdet av andre stoffer varierer, og at konsentrasjonen uttrykkes i prosent. Innholdet av strukturelle karbohydrater stiger når innholdet av løselige karbohydrater går ned og omvendt. Ellers er hemicellulose en lite eksakt betegnelse rent kjemisk. Enkelte observasjoner kan tyde på at stoffer innen denne gruppen kan fungere som reserver, men dette kan ikke anses å være bevist (33, 59).

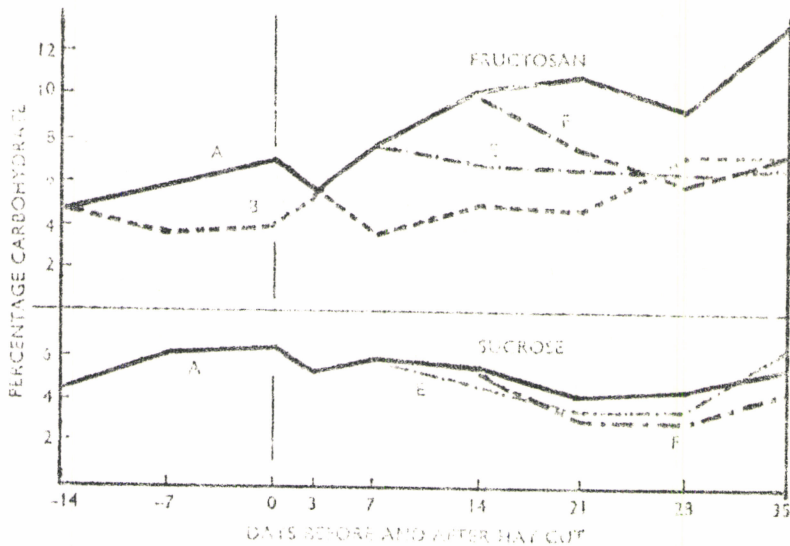


Fig. 23. Hundegrass dyrket i veksthus, høstet etter ca 3 mnd. Innholdet av fruktosan og sukrose i røttene. A: Uten N. B, E og F: Tilført urea svarende til 11 kg N pr dekar 14 dager før, 7 dager eller 14 dager etter høsting. (e. Sullivan og Sprague, 55).

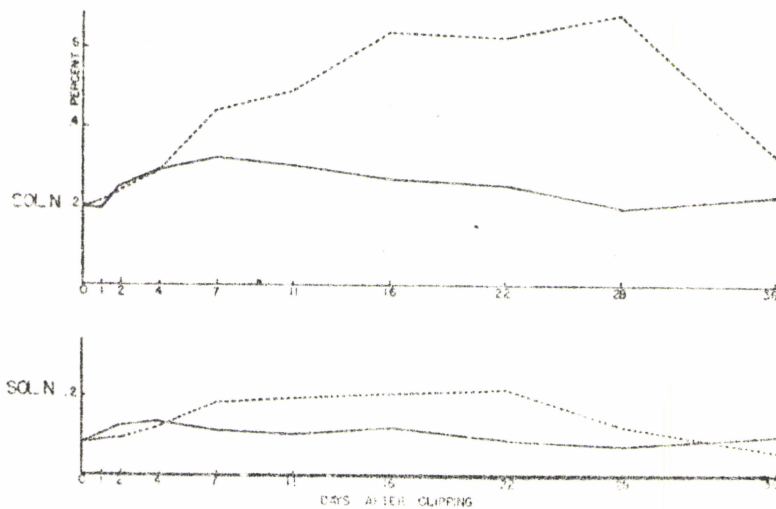


Fig. 24. Raigrass dyrket i veksthus, høstet e. ca 3 mnd. Innholdet av alkohol-løselig N i stubb (øverst) og rot (nederst) hos planter holdt i veksthus med naturlig lys etter høsting (—) eller holdt i mørke (-----). (e. Sullivan og Sprague, 53).

b) Nitrogenholdige stoffer. Det er i mange undersøkelser funnet en økning i det totale innholdet av nitrogen i underjordiske organer hos gras ut over høsten (59). Det er antakelig særlig den fraksjonen som er lett løselig (i vann eller alkohol) som øker. Denne fraksjonen omfatter enkle nitrogenforbindelser, som nitrat, aminosyrer, etc., og økningen skyldes dels overføring fra overjordiske organer, dels at absorpsjonen fra jorda fortsetter etter at veksten er avsluttet. På våren og forsommeren går nitrogeninnholdet i røttene ned. Den intense veksten av overjordiske organer i denne perioden krever mer nitrogen enn røttene kan ta opp.

Nitrogengjødsling fører til at innholdet av nitrogen i rota, særlig av den fraksjonen som er lett løselig, øker.

Høsting fører ofte til at innholdet av lettløselig nitrogen i røttene øker, mens innholdet av total-nitrogen forandres lite (52).

Generelt synes innholdet av løselig nitrogen i røttene å øke i perioder da plantene er utsatt for ulike former for "stress". Hos raigras-planter som etter høsting ble plassert i mørke var økningen i innholdet av løselig nitrogen i stubb og røtter større og mer langvarig enn hos planter som fikk naturlig lys (fig.24). Hos raigras-planter som etter høsting ble holdt ved 32°C dag- og 27°C nattetemperatur var økningen i innholdet av løselig nitrogen i stubben større og mer langvarig enn hos planter som stod ved 27-21°C, mens forskjellen var liten i røttene (54).

Endringene i innholdet av løselig nitrogen med vekstforholdene tyder på at nitrogenholdige stoffer kan virke som reserver. Et reservestoff dannes og lagres i planten, og utnyttes av denne som næringssubstrat for vedlikehold og framtidig vekst av topp og rot (33). Kriteriet på et slikt stoff er at det i en viss periode av utviklingen akkumuleres i bestemte deler av planten. Senere, oftest etter en periode da stoffet finnes i stor relativt konstant mengde, går konsentrasjonen ned i forbindelse med fysiologiske prosesser i en eller annen del av planten (59).

Etter definisjonen ovenfor skulle de lettløselige karbohydratene i røttene både hos hundegras og raigras ha klar status som reservestoffer (fig. 20, 21 og 22). Røttenes betydning kvantitativt som lagringsorgan varierer som nevnt med art, utviklingsstadium og vekstforhold. Hva nitrogenholdige stoffer betyr i denne sammenheng er uklart (33). I mange forsøk er det funnet god sammenheng mellom tilveksten fra våren og innholdet av løselige karbohydrater i lagringsorganene, i andre forsøk har det vært liten eller ingen sammenheng (33).

Davidson og Milthorpe (13) målte fotosyntese, respirasjon, tilvekst og endringer i karbohydrat-reserven hos hundegras etter høsting av 6 uker gamle planter. Fotosyntese og nedgangen i reservekarbohydratene var ikke nok for å dekke behovet til respirasjon og gjenvekst. De første 2 dagene etter høsting måtte f.eks. andre stoffer, sannsynligvis proteiner bidra med 4 ganger mer enn reservekarbohydratene for at "regnskapet" skulle balansere.

Når protein mobiliseres for transport, blir det brutt ned til enklere, mer lettløselige forbindelser. Som nevnt vil forhold som forskyver fordelingen av tilveksten i røttene disfavør (høsting, mangel på lys, høy temperatur) føre til økning i deres innhold av løselig nitrogen. Dette tyder på at nitrogenholdige stoffer, først og fremst proteiner, i røttene kan fungere som reservestoffer hos grasartene.

c) Mineraler. I Tyskland (31) ble det tatt ut prøver fra grasmark til forskjellige tider i sesongen for bestemmelse av mineral-innholdet i rotmassen ned til 20 cm dybde. Innholdet av fosfor og kalium varierte omlag som innholdet av totalnitrogen. Svingningene var større når det ikke var gjødslet (a) enn når det var tilført NPK-gjødsel (b):

Tabell 24

Tid for prøveuttak	Innhold i tørrstoff, prosent/100					
	Total-N		Kalium		Fosfor	
	a	b	a	b	a	b
19. - 27. april	43	69	69	66	24	20
14. - 22. mai	46	69	60	66	26	24
18. - 23. juli	26	47	22	37	16	20
14. - 19. nov.	47	79	40	56	21	21

Konsentrasjonen av alle stoffene var lavest etter første høsting (18.-23.juli), men steg igjen mot slutten av veksttida. Innholdet av kalsium varierte lite gjennom sesongen.

Disse resultatene stemmer noenlunde med det som er funnet i andre undersøkelser (59). Innholdet av fosfor og kalium i røttene svinger gjennom året omlag som innholdet av total-nitrogen. Innholdet stiger ut over høsten. Dette skyldes overføring fra overjordiske plantedeler. Fosfor og især kalium kan lekke ut av røttene, slik at det totale innholdet i planten går ned, selv om konsentrasjonen i røttene øker. Under den intense veksten på forsommeren går innholdet av fosfor og kalium i røttene ned, fordi overføringen til overjordiske plantedeler går raskere enn røttene kan absorbere.

Kalsium er lite bevegelig i plantene, og konsentrasjonen i røttene varierer lite med årstida.

X. Betydningen av røttene i konkurransen mellom planter.

Antall, vekt og volum av røttene til den enkelte plante og horisontal og vertikal utbredelse av rotsystemet går ned med økende tetthet i bestandet. Plantene konkurrerer om lys, vann og næringsstoffer, muligens også om oksygen til røttene og CO₂. Hvordan virkningen av konkurransen blir på topp/rot-forholdet, avhenger av hvilken vekstfaktor som er mest i underskudd i forhold til behovet. Gjensidig skygging plantene imellom vil gå mest ut over veksten av røttene, mens knapphet på vann og/eller nitrogen vil virke mest på toppveksten.

Nowotnówna (38) gjorde forsøk med bygg og raigras i kar. Økning av plantetallet fra 5 til 10 pr. kar førte til en liten nedgang i topp/rot-forholdet. Troughton (58) fant likedan nedgang i topp/rot-forholdet hos timotei og raigras når antall planter pr. kar ble økt fra 2 til 6. I andre forsøk (59) har ikke plantetettheten hatt noen sikker virkning på topp/rot-forholdet.

Forskjellige grasarter har ulik evne til å hevde seg når de vokser sammen med andre arter i et bestand. Rhodes (44) undersøkte veksten hos forskjellige grasarter dyrket i kar, enten alene eller i konkurransen med H1 raigras (L.multiflorum x L.perenne) eller Phalaris coerulescens. Antall planter pr. kar var det samme for alle ledd. 63 dager etter såing ble plantene høstet. For to av artene ble resultatet:

Tabell 25

Dyrkingsmåte	Avling, mg tørrstoff pr.plante	
	Strandsvingel	Hundegras
Monokultur	667	604
Blanding med raigras	258	71
Blanding med P.coerulescens	378	104

Konkurranssevnen syntes altså å avta i rekkefølgen: raigras > P.coerulescens > strandsvingel > hundegras. Forskjeller i konkurransevne kan skyldes ulikheter i mange forskjellige egenskaper. I dette tilfellet ble rotutviklingen fra frøspiring og utover undersøkt nærmere (46). Hundegras og strandsvingel utviklet frørøtter litt seinere enn de to andre artene, men etter 2 uker var forskjellen jevnet ut. Dannelsen og veksten av kronrøttene syntes imidlertid å være positivt korrelert med konkurransevnen. Målinger 31 dager etter spiring gav følgende resultat:

Tabell 26

	H1 raigras	P.coerulescens	Strandsvingel	Hundegras
Antall røtter	9,9	7,3	2,9	3,2
Lengste rot, mm	166	135	82	71
Tørrvekt av røtter, mg pr. plante	40	29	10	9

I et annet forsøk fant Rhodes at strandsvingel ble undertrykt av H1 raigras bare når artene konkurrerte i rotsjiktet, eller både i rotsonen og over jorda. Når det bare var konkurranse mellom overjordiske plantedeler, vokste strandsvingel like godt i blanding som i monokultur.

I California ble såkorn av 4 byggsorter blandet sammen i like store mengder før såing (15). Hvert av de følgende år ble såkorn tatt fra sams avling. Etter 16 år utgjorde sorten Atlas 88% i blandingen, mens Waughn var redusert til 0,4% til tross for at denne sorten gav større avling i reinbestand, og ble mindre angrepet av mjøldogg og bladflekk-sykdommer enn Atlas. Undersøkelser av rotutviklingen viste at Atlas danner særlig mange og kraftige kronrøtter i tiden før nodiestrekking, nettopp på den tiden da sortens konkurransemessige overlegnehet begynner å vise seg (15). Sorten danner også et stort antall laterale kronrøtter, slik at rotsystemet blir mye tettere, men noe grunnere enn det en finner hos Waughn.

Disse to eksemplene tyder på at rotutviklingen kan være avgjørende for en plantes evne til å konkurrere i et bestand. Ofte er det påvist korrelasjon mellom buskingsevne og evne til å konkurrere på frøplantestadiet. Også her kan det være rotutviklingen som er det avgjørende, idet det gjerne er positiv korrelasjon mellom antall røtter og antall skudd (46).

I kløver/gras-bestand kan det se ut til at det først og fremst er konkurransen om lys som bestemmer balansen mellom artene. Kløveren kan med sine breie horisontalt stilte blad absorbere en stor del av det innfallende lyset med et relativt lite bladareal. Graset, med smale og mer vertikalt stilte blad, må utvikle et større bladareal for å absorbere en viss del av lyset. Særlig ved intens høsting vil kløverens fordel komme til uttrykk, idet den vokser raskere til etter slått enn gras. Kløveren kan i denne fasen skygge for grasplantene, slik at de ytterligere settes tilbake. Mange forsøk viser at andelen av kløver i et kløver/gras-bestand øker med høsteintensiteten (15). Virkningen av nitrogen-gjødsling til å favorisere graset henger også sammen med konkurransen om lys. Nitrogenet stimulerer veksten av graset, særlig av de overjordiske plantedeler, slik at evnen til å konkurrere med kløveren om lyset blir bedre.

Enkelte forsøk tyder imidlertid på at også i kløver/gras- blanding kan konkurransen i rotsonen være avgjørende. Grasrøtter har lavere joneombyttingskapasitet enn røttene hos kløver, og har større tilbøyelighet til å ta opp kalium. I forsøk med kvein, engrapp og bladfaks (15) fant en at kaliumopptaket var negativt korrelert med joneombyttingskapasiteten til røttene. Dyrket i blanding med hver av disse tre artene var opptaket av kalium og avlingen av ladinokløver negativt korrelert med kaliumopptaket til graset i blandingen:

Tabell 27

Grasart	Joneombyttingskapasitet, m.e. pr. 100 g	Rel. K-opptak i reinbestand	Rel. K-opptak i blanding		Kløveravling i blanding, g
			Gras	Kløver	
Kvein	16	100	100	14	2,7
Engrapp	21	72	40	27	4,7
Bladfaks	24	27	26	38	4,9

Også andre forsøk (15) tyder på at konkurransen om kalium og andre næringsstoffer kan være med å avgjøre balansen mellom gras og kløver når de dyrkes i blanding.

I konkurransen om næringsstoffer skyldes ulikheter mellom arter først og fremst forskjeller i røttenes absorpsjonsevne. Lite kravfulle arter har stor evne til å nytte ut sparsomme forråd i jorda. Raigras og gulaks ble dyrket sammen i kar med næringsfattig sandjord (8). I kar som ble tilført fosfor og kalium tok raigraset etterhvert overhånd. Gulaks, som er en indikatorplante for næringsfattig jord, konkurrerte ut raigraset i kar som ikke ble tilført fosfor eller kalium.

I konkurransen om vann er rask vekst av rotsystemet den viktigste egenskapen. Planter som har rasktvoksende røtter, kan nå og nytte ut forekomster av vann i jorda før andre planter og vil ha konkurransemessige fordeler. Plantens evne til å fjerne vann fra jorda ved høy pF, eller ved høyere pF enn naboplanten, har liten betydning, fordi innholdet av vann endres lite med pF i nærheten av visnepunktet.

Balansen mellom artene i et bestand vil sjelden eller aldri skyldes en enkelt faktor. To eller flere faktorer vil oftest virke samtidig, slik at både rot og topp er involvert, og det kan være kompliserte samspill. Flerårig raigras og Phalaris tuberosa ble dyrket slik at de ikke påvirket hverandre (a), konkurrerte om lys (b), om nitrogen (c), eller om begge faktorer samtidig (d) (15). Avlingen av tørrstoff i g pr. plante ble:

	a	b	c	d
L.perenne	4,7	4,2	4,3	4,7
P.tuberosa	4,7	3,2	1,2	0,3

Konkurransen bare om lys førte til at avlingen av P.tuberosa ble redusert med 32% (a - b). Konkurransen om lys samtidig med konkurransen om nitrogen (c - d) gav en reduksjon på 73%. Mellom topp og rot innen den enkelte planten vil det også være samspill. Om en art får overtaket over en annen i kampen om lyset, vil dette gå særlig sterkt ut over rotutviklingen hos den undertrykte arten, slik at den også blir underlegen i konkurransen om vann og næring.

Forskjeller mellom artene i vekst og utvikling, både når det gjelder den årlige syklus og utviklingen på lengre sikt gjør at konkurranseforholdet mellom artene endrer seg med tiden. P.coerulescens viste f.eks. stor evne til å konkurrere med H1 raigras på frøplantestadiet (45). Senere tok raigraset overhånd. P. coerulescens blomstret intenst, og ved overgangen til den generative fase reduseres rotveksten. Evnen til å konkurrere om vann og næring med raigraset, som fortsatte å vokse vegetativt, var derfor sterkt redusert. Bladfaks er kjent for å bruke relativt lang tid til å etablere seg i grasmark, men vil under gunstige forhold innta en større og større plass. Dette har sammenheng med artens dyptgående rotsystem, som gir konkurransemessige fordeler i tørre perioder.

Litteraturliste

1. Alberda, Th. 1960. The effect of nitrate nutrition on carbohydrate content in *Lolium perenne*. Proc. 8th. int. Grassl. Congr. Reading, 1960, 612-617.
2. -- 1965. The influence of temperature, light intensity and nitrate concentration on dry matter production and chemical composition of *Lolium perenne* L. Neth. J. agric. Sci. 13, 335-365.
3. Baker, H. K., 1957. Studies on the root development of herbage plants. II. The effect of cutting on the root development and stubble, and herbage production of spaced perennial ryegrass plants. J. Brit. Grassl. Soc. 12, 116-126.
4. -- 1957. Studies on the root development of herbage plants. III. The influence of cutting treatments on the root, stubble, and herbage production of a perennial ryegrass sward. J. Brit. Grassl. Soc. 12, 197-208.
5. -- 1960. The production of early spring grass. I. The effect of autumn management and different levels of nitrogenous manuring on the production of early spring grass from a general purpose ley. J. Brit. Grassl. Soc. 15, 275-280.
6. Baker, H. K. and Garwood, E. A. 1959. Studies on the root development of herbage plants. IV. Seasonal changes in the root and stubble weights of various leys. J. Brit. Grassl. Soc. 14, 94-104.
7. -- 1961. Studies on the root development of herbage plants. V. Seasonal changes in fructosan and soluble-sugar contents of cocksfoot herbage, stubble, and roots under two cutting treatments. J. Brit. Grassl. Soc. 16, 263-267.
8. Bergh, J. P. van den and Elberse, W. T., 1962. Competition between *Lolium perenne* L. and *Anthoxanthum odoratum* L. at two levels of phosphate and potash. J. Ecol. 50, 87-95.

9. Booth, W. E. 1964. *Agrostology*. Bozeman, Mont. 1964.
10. Borg, Å. 1969. Tjällskutning och uppfrysning - resultat från några undersökningar. *Sveriges Utsädesförenings tidskr.* 79, 57-74.
11. Bryant, A. E. 1934. Comparison of anatomical and histological differences between roots of barley grown in aerated and nonaerated culture solutions. *Pl. Physiol.* 9, 389-391.
12. Celius, R. 1969. Forsøk med ulike stubbehøyder i fler-årig eng. *Meddelelser fra det norske myrselskap*, 67, 1-20.
13. Davidson, J. L. and Milthorpe, F. L. 1965. Carbo hydrate reserves in the regrowth of cocks foot (*Dactylis glomerata* L.). *J. Brit. Grassl. Soc.*, 20, 15-18.
14. Davidson, R. L. 1969. Effect of root/Leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some pasture grasses and clover. *Ann. Bot.* 33, 561-570.
15. Donald, C. M. 1963. Competition among crop and pasture plants. *Adv. Agron.* 15, 1-118.
16. Eames, A. J. and MacDaniels, H. L. 1947. *An introduction to plant anatomy*. pp. 427. 2.ed. London; M.Graw-Hill Book Co., Inc.
17. Eden, A., Alderman, G., and Baker, C. J. L. 1951. The effect of ground water-level upon productivity and composition of Fenland grass. *J. agric. Sci.* 41, 191-202.
18. Esau, K., 1965. *Plant anatomy*. 2.ed. N.Y. 767 pp.
19. Garwood, E. A. 1967. Seasonal variation in appearance and growth of grass roots. *J. Brit. Grassl. Soc.* 22, 121-130.
20. -- 1967. Some effects of soil water conditions and soil temperature on the roots of grasses. *Ibid.* 22, 176-181.
21. -- 1968. Some effects of soil water conditions and soil temperature on the roots og grasses and clover. *Ibid.* 23, 117-128.

22. Garwood, E. A. and Williams, T. E. 1967. Growth, water use and nutrient uptake from the subsoil by grass swards. *J. agric. Sci. Camb.* 69, 125-130.
23. Gerdemann, J. W. 1968. Vesicular-arbuscular mycorrhiza and plant growth. *A. Rev. Phytopath.* 6, 397-418.
24. Grable, A. R. 1966. Soil aeration and plant growth. *Adv. Agron.* 18, 58-106.
25. Guttenberg, H. von, 1940. Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. I: Linsbauer. *K. Handbuch der Pflanzen-anatomie.* Band 8.
26. Harley, J. L. 1969. The biology of mycorrhiza. 2.ed. I: *Plant Sci. Monographs.* Leonard Hill London.
27. Huokuna, E. 1964. The effect of frequency and height of cutting on cocksfoot swards. *Ann. Agr. Fenn.* 3, 7-83.
28. Jacques, W. A., and Edmond D. B. 1952. Root development in some common New Zealand pasture plants. V. The effect of defoliation and root pruning on cocksfoot (*Dactylis glomerata*) and perennial ryegrass (*Lolium perenne*). *N.Z.J. Sci. Technol. Sect. A.* 34, 231-248.
29. Julander, O. 1945. Drought resistance in range and pasture grasses. *Plant Physiol.* 20, 573-599.
30. Klapp, E. 1937. Über einige Wachstumsregeln mehrjähriger Pflanzen unter die Nachwirkung verschiedener Nutzungsweise. *Pflanzenbau* 14, 209-224.
31. Kübler, M. 1954. Ein Beitrag zur Allelopathie der Wiese. *Z. Acker- u. Pflbau* 97, 399-422.
32. Lamba, P. S., Ahlgren, H. L., and Muckenhirn, R. J. 1949. Root growth of alfalfa, medium red clover, bromegrass, and timoty under various soil conditions. *Agron. J.* 41, 451-458.
33. May, L. H. 1960. The utilization of carbohydrate reserves in pasture plants after defoliation. *Herb. Abstr.* 30, 237-245.

34. McKell, C. M., Youngner, V. B., Nudge, F.J., and Chatterton, N. J. 1969. Carbohydrate accumulation of coastal bermudagrass and Kentucky bluegrass in relation to temperature regimes. *Crop. Sci.* 9, 534-537.
35. Milthorpe, F. L. and Ivins, J. D. 1966. The growth of cereals and grasses. *Proceedings of the Twelfth Easter School in Agricultural Science, University of Nottingham, 1965.* London, 1966. 359 pp.
36. Nature, 1969. How roots work. *Nat.* 224, 7-8.
37. Nicolson, T. H. 1959. Mycorrhiza in the Gramineae I. Vesicular-arbuscular endophytes, with special reference to the external phase. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 42, 421-438.
38. Nowotná, A. 1937. An investigation of nitrogen uptake in mixed crops not receiving nitrogenous manure. *J. agric. Sci.* 27, 503-510.
39. O'Donnell J. L. and Love, J. R. 1970. Effects of time and height of cut on rooting activity of Merion Kentucky bluegrass as measured by radioactive phosphorus uptake. *Agron. J.* 62, 313-316.
40. Oswalt, D. L., Bertrand, A. R., and Teel, M. R. 1959. Influence of nitrogen fertilization and clipping on grass roots. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 23, 228-230.
41. Paulsen, G. M. and Smith, D. 1969. Organic reserves, axillary bud activity and herbage yields of smooth bromegrass as influenced by time of cutting, nitrogen fertilization, and shading. *Crop Sci.* 9, 529-534.
42. Philips, R. E. and Kirkham, D. 1962. Mechanical impedance and corn seedling root growth. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 26, 319-322.
43. -- 1962. Soil compaction in the field and corn growth. *Agron J.* 54, 29-34.
44. Rhodes, I. 1968. The growth and development of some grass species under competitive stress. 1. Competition between seedlings and established plants. *J. Brit. Grassl. Soc.* 23, 129-136.

45. Rhodes, I. 1968. The growth and development of some grass species under competitive stress. 2. Regrowth, floral development, and seasonal production. *J. Brit. Grassld. Soc.* 23, 247-258.
46. -- 1968. The growth and development of some grass species under competitive stress. 3. The nature of competitive stress, and characters associated with competitive ability during seedling growth. *Ibid.* 23, 330-335.
47. Row, H. C., and Reeder, J. R. 1957. Root hair development as evidence of relationships among genera of Gramineae. *Amer. Jour. Bot.* 44, 596-601.
48. Sallans, B. J. 1942. The importance of various roots to the wheat plant. *Sci. Agric.* 23, 17-26.
49. Schuurman, J. J. 1965. Influence of soil density on root development and growth of oats. *Plant and Soil*, 22, 352-374.
50. Smith, D. 1962. Forage management in the nortcentral area. *WM. C. Brown Book Company, Iowa*, 219 pp.
51. -- 1968. Carbohydrates in grasses. IV. Influence of temperature on the sugar and fructosan composition of timothy plant parts at anthesis. *Crop Sci.* 8, 331-334.
52. Sprague, V. G. and Sullivan, J. T. 1950. Reserve carbohydrates in orchard grass clipped periodically. *Plant Physiol.* 25, 92-102.
53. Sullivan, J. T. and Sprague, V. G. 1943. Composition of the roots and stubble of perennial ryegrass following partial defoliation. *Plant Physiol.* 18, 656-670.
54. -- The effect of temperature on the growth and composition of the stubble and roots of perennial ryegrass. *Plant Physiol.* 24, 706-719.
55. -- 1953. Reserve carbohydrates in orchard grass cut for hay. *Plant Physiol.* 28, 304-313.

56. Tackett, J. L. and Pearson, R. W. 1964. Oxygen requirements of cotton seedling roots for penetration of compacted soil cores. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 28, 600-605.
57. Thaine, R. 1954. The effect of clipping frequency on the productivity and root development of Russian wild ryegrass in the field. Sci. Agric. 34, 299-304.
58. Troughton, A. 1956. Studies on the growth of young grass plants with special reference to the relationship between the shoot and root systems. J. Brit. Grassl. Soc. 11, 49-55. *Overf. Bibsys (Ag 852)*
59. -- 1957. The underground organs of herbage grasses. Bull. 44 Commonw. Bur. Past. Fld. Crops pp. 163.
60. -- 1960. Growth correlations between the roots and shoots of grass plants. Proc. 8th int. Grassl. Congr. Reading, 1960. 280-283.
61. -- 1960. Further studies on the relationship between shoot and root systems of grasses. J. Brit. Grassl. Soc. 15, 41-47.
62. -- 1962. The roots of temperate cereals. Mimeo Publ. Commonw. Bur. Past. Fld. Crops. No. 2/1962.
63. -- 1963. A comparison of five varieties of Lolium perenne with special reference to the relationship between root and shoot systems. Euphytica 12, 49-56.
64. Uhlen, G. og Steenberg, K. 1965. Virkningen av fosfor gitt på overflaten og til ulike dybder i eng. Forskn. fors. Landbr. 16, 115-128.
65. Varade, S. B., Stolzy, L. H., and Letey, J. 1970. Influence of temperature, light intensity, and aeration on growth and root porosity of wheat. Agron. J. 62, No. 4, 505-507.
66. Vose, P. B. 1962. Nutritional response and shoot/root ratio as factors in the composition and yield of genotypes of perennial ryegrass, Lolium perenne L. Ann. Bot. 26, 425-437.

67. Watkins, J. M. 1940. The growth habits and chemical composition of brome grass, *Bromus inermis* Leyss, as affected by different environmental conditions. *J. Amer. Sci. Agron.* 32, 527-538.
68. Weaver, J. E. and Zink, E. 1945. Extent and longevity of the seminal roots of certain grasses. *Plant Physiol.* 20, 359-379.
69. Whittington, W. J. 1969. Root growth. Proceedings of the Fifteenth Easter School in Agricultural Science, University of Nottingham, 1968. London 1969. 450 pp.
70. Williams, R. D. 1960. Nutrient uptake by plant roots. *Proc. 8th int. Grassl. Congr. Reading, 1960*, 283-286.
71. Yates, M. E. and Jacques, W. A. 1955. Root development of some common New Zealand pasture plants. VI. Importance of various roots, particularly the seminal roots of perennial ryegrass (*Lolium perenne*). *N.Z.J. Sci. Technol. Sect. A.* 34, 249-257.

