

VERDAMPING EN WATEROPNAME DOOR DE PLANT.

door dr. J. F. BIERHUIZEN ¹⁾

(Instituut voor Cultuurtechniek en Waterhuishouding, Wageningen)

Behalve de bovengrondse milieuomstandigheden, welke de potentiële verdamping bepalen, is voor een continu verloop van de transpiratiestroom door de levende plant wateropname uit de grond noodzakelijk. Deze wateropname is afhankelijk van verschillende bodemfactoren en kan daardoor indirect de verdamping van de plant beïnvloeden. De belangrijkste factoren welke hierbij een rol kunnen spelen zijn onder andere de *beschikbaarheid van het water*, de *aëratie*, de *temperatuur* en de *zoutconcentratie van de bodemoplossing*.

1. Beschikbaarheid van het water.

De hoeveelheid water beschikbaar voor de plant is niet zonder meer af te lezen uit het vochtpercentage in de grond. Een vochtpercentage van 10 % betekent namelijk, dat planten in een kleigrond reeds verwelkt zijn door een te sterke vermindering van de wateropname, daarentegen in een zandgrond nog steeds vrij veel water kunnen opnemen. Dit verschil in de mogelijkheid tot wateropname wordt veroorzaakt door het feit, dat een zandgrond opgebouwd is uit grove korrels en wijde poriën, een kleigrond daarentegen fijnkorrelig is met veel capillairen van geringe diameter. Ten gevolge van de capillaire werking staat het water in deze capillairen of poriën onder een zekere zuigspanning, welke hoger is naarmate de diameter kleiner wordt.

Voor water is dit verband tussen zuigspanning en diameter $2\sigma/r = gh$ (σ = oppervlakte-spanning in dyne/cm, r = straal van het capillair in cm, g = versnelling van de zwaartekracht, h = zuigspanning in cm).

Doordat de zuigspanning h in de grond sterk kan variëren werd door SCHOFIELD, in analogie met de pH, het symbool pF ingevoerd; dit is de $10 \log$ van de in cm uitgedrukte zuigspanning. In tabel I is aangegeven, uit welke poriën water kan worden onttrokken bij verschillende zuigspanningen van de wortel.

¹⁾ Voordracht gehouden ter gelegenheid van het 25-jarig bestaan van de Stichting voor Biofysica op 13 februari 1957.

Tabel I.

Verband tussen de zuigspanning en de diameter van de poriën, welke worden leeggezogen.

pF	zuigspanning		diameter
	cm H ₂ O	atm.	"
0.1	1	0.001	3000
1.0	10	0.01	300
2.0	100	0.1	30
3.0	1000	1	3

Een indruk van de beschikbare hoeveelheid water kan dus verkregen worden uit het vochtgehalte, de diameter van de poriën en de poriënverdeling. Het is echter eenvoudiger om in laboratoriumproeven rechtstreeks de zuigspanning van het water in de grond te bepalen, en wel door een monster aan een bepaalde onderdruk of overdruk [RICHARDS en WEAVER (6)] bloot te stellen en het daarbij behorende vochtgehalte door middel van wegen te berekenen.

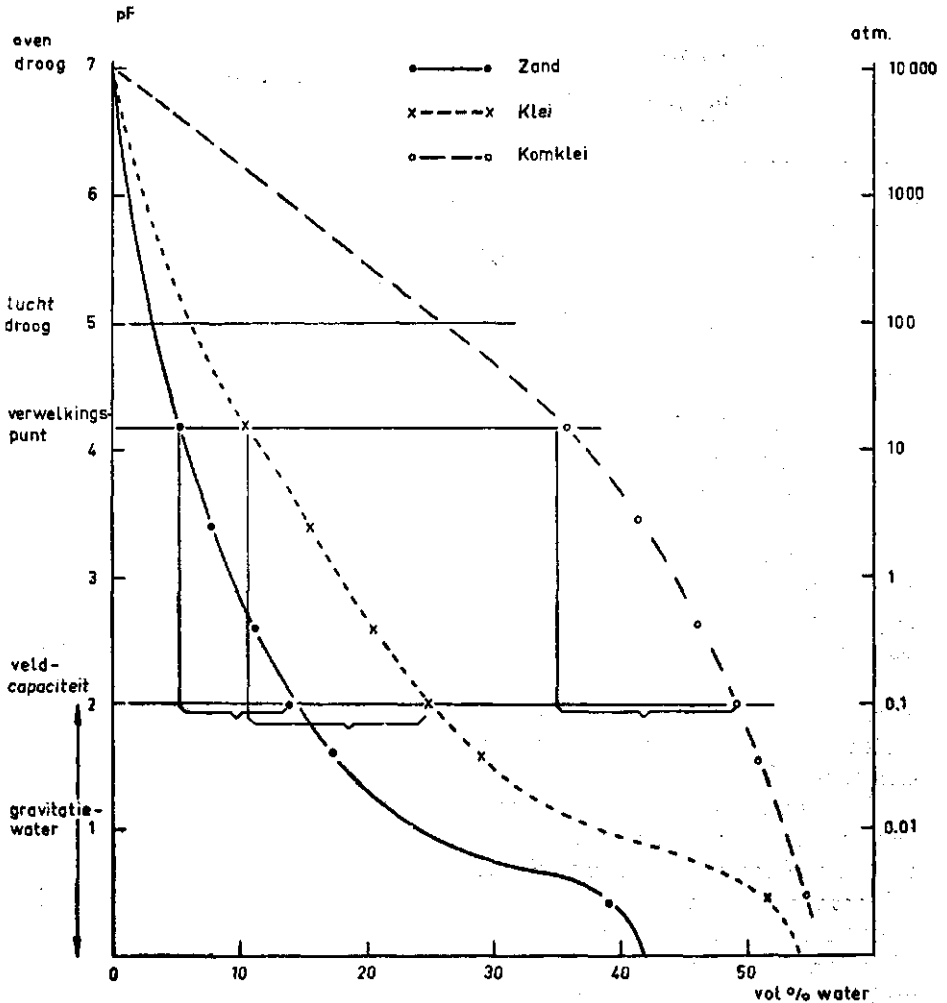


Fig. 1. Het verband tussen vochtgehalte (in vol.%) en vochtspanning in een zandgrond, een kleigrond en een komklei. De beschikbare hoeveelheid water voor de plant tussen veldcapaciteit en verwelkingspunt is door een accolade weergegeven. (Gegevens van ir. W. P. STAKMAN.)

In fig. 1 is het vochtgehalte (vol. %) van de grond tegen de zuigspanning (pF) uitgezet voor een zandgrond, een kleigrond en een komklei. Uit deze figuur is af te leiden, dat het totale poriënvolume voor deze grondsoorten respectievelijk 42, 54 en 57 vol. % bedraagt. Bij uitdrogen van de grond stijgt de pF afhankelijk van de poriënverdeling en neemt het luchtvolume (totaal porëvol. minus vochtvol.) toe. Tussen *veldcapaciteit* en *verwelkingspunt* kan de plant water onttrekken aan de vochtvoorraad in de bodem.

Onder veldcapaciteit wordt dat vochtgehalte verstaan waarbij het gravitatie water na een regenbui is uitgezakt. Het gravitatie water komt over het algemeen niet in aanmerking voor wateropname, daar dit water te snel wegzakt in de ondergrond en buiten het bereik van de plantewortels raakt. De pF-waarde is enigszins arbitrair en moeilijk te bepalen. Algemeen wordt echter voor de meeste grondsoorten een pF van 2.0 als veldcapaciteit aangenomen, waarbij dus alleen de poriën van 30μ en kleiner met water gevuld blijven.

Onder het verwelkingspunt wordt dat vochtgehalte verstaan waarbij de plant de eerste tekenen van verwelking vertoont en zich daarvan gedurende 12 uur in het donker in een verzadigde atmosfeer niet meer herstelt. Over het algemeen verwelken planten bij een vochtspanning van 10—20 atm, welke spanning overeenkomt met de maximale zuigspanningen van de plantewortels. Meestal wordt dan ook voor het berekenen van de voor de plant beschikbare hoeveelheid water een pF van 4.2 (16 atm) als het verwelkingspunt aangenomen.

Uit figuur 1 blijkt duidelijk, dat de hoeveelheid lucht bij een komklei veel minder sterk toeneemt met een stijging van de pF dan bij een kleigrond of een zandgrond. De minder goede landbouwkundige ervaringen met deze grondsoort worden dan ook gedeeltelijk door de slechte aëratie veroorzaakt. Anderzijds treedt bij een zandgrond gemakkelijker verdroging op dan bij een kleigrond of een komklei. Het vochthoudend vermogen (veldcapaciteit minus verwelkingspunt) van een zandgrond is nl. geringer dan van een kleigrond of een komklei en bedraagt resp. 8, 13 en 12 vol. % (fig. 1).

Hierboven is alleen de totale hoeveelheid beschikbaar water voor de plant ter sprake gekomen. De vochtspanning in de grond kan echter variëren tussen 0.1 atm (pF 2.0) en 16 atm (pF 4.2). Volgens VEIHMEEJER en HENDRICKSON (8) is het water over dit gehele traject even gemakkelijk opneembaar; transpiratie en vele andere levensprocessen in de plant nemen abrupt bij het verwelkingspunt af. Andere auteurs (4, 5, 7, 9) daarentegen nemen aan dat bij een groter worden van de vochtspanning de wateropname geleidelijk moeilijker wordt onder andere doordat het verschil in zuigspanning tussen plant en grond afneemt.

Dit verschil in visie vindt onder andere zijn oorzaak in de uitvoering van de vochtbepaling zelf. Door de onregelmatige vochtverdeling in de grond en door een sterkere of geringere wortelgroei ter plaatse moet rekening worden gehouden met een mogelijke fout van 1—3 % in het genomen monster. Bij het verwelkingspunt kan deze variatie in het vochtpercentage aanleiding geven tot een enorme daling of stijging van de vochtspanning (fig. 1). Ook verschillen plantensoorten onderling in hun reactie op een stijging van de

pF en zullen diè soorten, welke op droge plaatsen groeien, door een meer intensieve beworteling en een hogere osmotische waarde van het celsap een grotere resistentie tegen uitdroging bezitten. Zo werd door SLATYER (7) een afname van de verdamping waargenomen bij de aardnoot (*Arachis hypogea*) en de katoen (*Gossypium hirsutum*), daarentegen niet bij *Sorghum*.

Behalve de plantensoort en de nauwkeurigheid van de vochtbepaling is ook de grootte van de verdamping van belang. Deze wordt voornamelijk door klimatologische factoren bepaald. Door VAN DEN HONERT (2) wordt de wateropname, het transport door de levende plant en de verdamping vanaf het bladoppervlak gezien als een ketenproces, waarvan de snelheid wordt bepaald door het langzaamste proces. Een beperking van de wateropname door een kleiner worden van de beschikbare hoeveelheid water zal daarom bij een lage transpiratiesnelheid niet van invloed zijn op het gehele proces. Analooq hieraan wordt bij de fotosynthese evenmin een effect van een afnemende temperatuur of koolzuurconcentratie waargenomen bij een geringe lichtintensiteit.

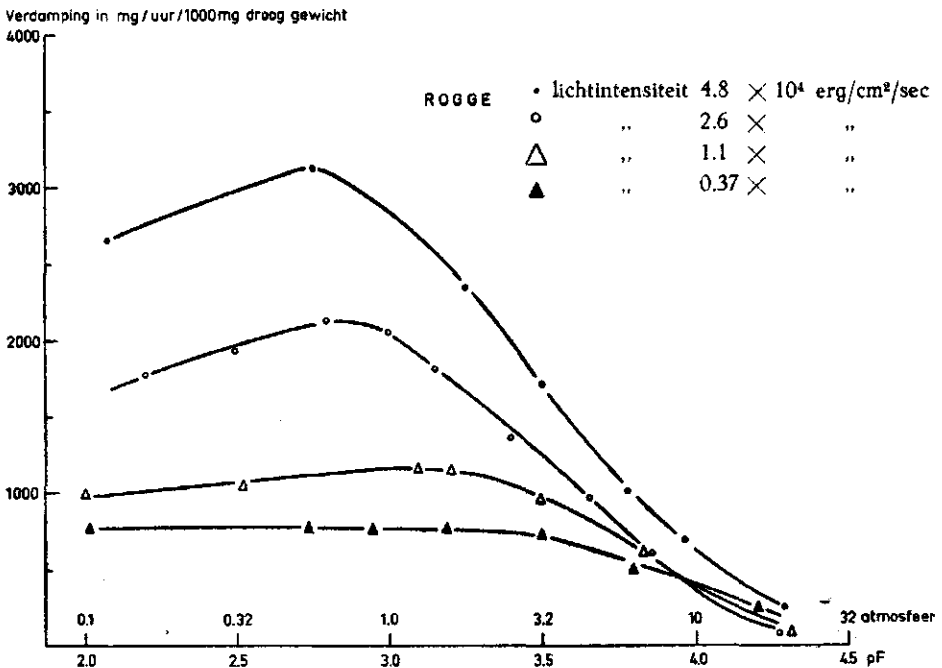


Fig. 2. Het effect van de vochtspanning op de verdamping van rogge (in mg/uur/1000 mg drooggewicht) bij verschillende lichtintensiteiten en bij een temperatuur van 30.5° C en een relatieve vochtigheid van 32 %.

2. Aëratie.

In figuur 2 is de verdamping van rogge bij verschillende vochtgehalten en lichtintensiteiten weergegeven. Bij lage lichtintensiteiten is de verdamping vrijwel onafhankelijk van het vochtgehalte in de grond. De verdamping neemt toe met een groter worden van de lichtintensiteit. Bij hoge lichtintensiteiten hangt de verdamping sterk af van de beschikbare hoeveelheid

water. Opmerkelijk is dat bij een hoog vochtgehalte van de grond en een hoge lichtintensiteit ook een geringere verdamping optreedt. Waarschijnlijk wordt deze afname door een slechte aëratie veroorzaakt. Overeenkomstige resultaten werden verkregen bij bonen (*Phaseolus vulgaris*). Volgens MAKINK en VAN HEEMST (4) wordt ook de verdamping van gras alleen door de beschikbare hoeveelheid water beïnvloed bij een hoge verdampings-snelheid.

Resumerend kan gezegd worden, dat alleen tussen veldcapaciteit en verwelkingspunt vocht in de grond voor de plant beschikbaar is; deze beschikbare hoeveelheid, al dan niet moeilijk opneembaar, is bij een hoge vochtspanning afhankelijk van de vorm van de pF-curve, de plantensoort, de beworteling en de grootte van de verdamping.

3. Temperatuur.

Reeds in 1875 is door SACHS een effect van de temperatuur op de wateropname van de plant beschreven. Hieruit blijkt dat de tabakspant zeer gevoelig is voor lage temperaturen en verwelkingsverschijnselen vertoont bij een bodemtemperatuur van 3—5° C, terwijl de bladeren eerst bij 12—18° C weer turgescen worden. Koolplanten daarentegen zijn ongevoelig en verwelken niet bij deze lage temperaturen. Door latere onderzoekingen is over het algemeen bevestigd dat planten uit warme gebieden gevoeliger zijn voor lage temperaturen dan die welke in een koudere omgeving groeien.

Door KRAMER (3) is de verdamping bij planten van verschillende herkomst onder gecontrôleerde omstandigheden gemeten. De transpiratie is bij lage bodemtemperatuur gering in vergelijking tot die bij 25° C. Dit verschil is bij katoen en watermeloen groter dan bij kool. Behalve de plantensoort is ook de grootte van de verdamping van invloed op dit temperatuureffect. De afname in verdamping tengevolge van lage temperaturen is nl. geringer bij lage lichtintensiteiten, terwijl gedurende de nacht geen effect van de temperatuur op de verdamping kan worden geconstateerd.

Deze afname van de waterabsorptie bij lage temperaturen wordt enerzijds veroorzaakt door een afname in wortelgroei en wortelontwikkeling, waardoor minder vocht beschikbaar is voor de plant, wat vooral in droge grond een belangrijke rol kan spelen. Anderzijds is de viscositeit van water bij het vriespunt ongeveer twee maal zo groot als bij 25° C, zodat de waterbeweging zowel van de grond naar de wortel als door de gehele plant vertraagd wordt. Als een van de voornaamste oorzaken van dit temperatuureffect beschouwt KRAMER (3) een toename van de weerstand, welke het watertransport in de levende cel ontmoet en welke veroorzaakt wordt door een afname in de permeabiliteit van het protoplasma. De grootte van deze afname zal individueel verschillend zijn en verder van de plantensoort afhangen.

4. Zoutconcentratie van de bodemoplossing

In vochtige gebieden is de osmotische waarde van de bodemoplossing van weinig belang en zelden hoog genoeg om de transpiratie, de groei en andere levensverrichtingen van de plant te beïnvloeden. In droge gebieden en op zoute gronden kan deze factor echter een grote invloed op bovengenoemde processen uitoefenen. De wateropname wordt dan niet alleen

bepaald door de beschikbare hoeveelheid water in de grond maar ook door de osmotische waarde van het bodemvocht. Deze veronderstelling is bevestigd door proeven met planten in waterculturen, waarin een daling van de wateropname werd geconstateerd met een stijging van de osmotische waarde van de oplossing. Na adaptatie kan de wateropname echter weer groter worden door een verhoging van de zuigspanning in de plant.

De osmotische waarde in de grond is moeilijk te bepalen. De metingen van de zuigspanning door onderdruk of overdruk geven alleen een aanwijzing voor de beschikbare hoeveelheid water. Hoewel bij een bepaling van de vriespuntsverlaging of het dampspanningsevenwicht (1) ook de osmotische waarde gemeten wordt, zijn vele bezwaren aan deze methodiek verbonden. Bovendien ligt het gunstigste traject voor de meting bij het verwelkingspunt of hoger. Bij berekeningen zal men rekening moeten houden met het feit dat de zoutconcentratie stijgt bij uitdroging van de grond. Deze stijging kan gecompenseerd worden door adsorptie van zouten aan het bodemcomplex.

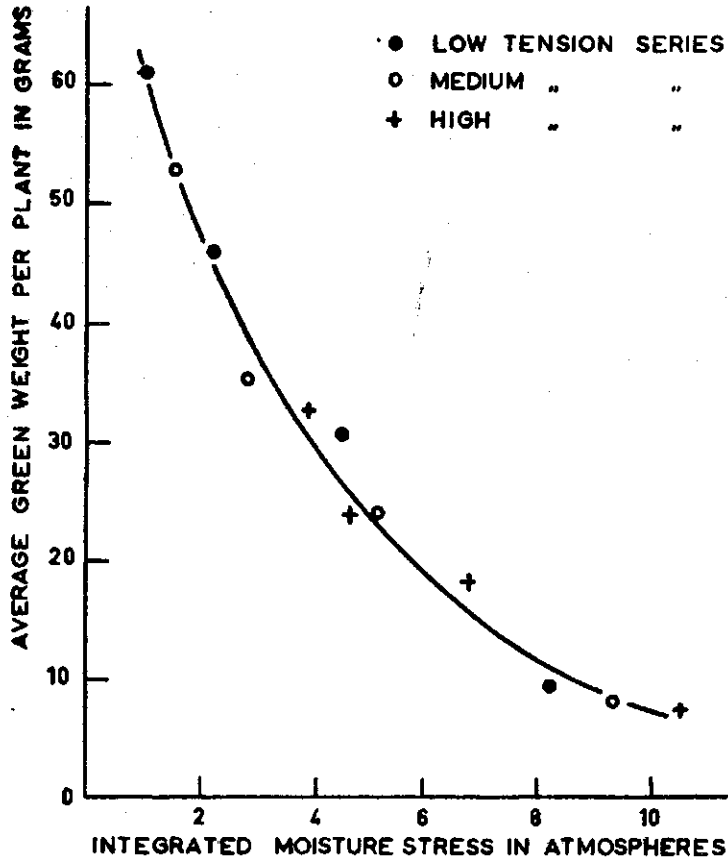


Fig. 3. Het gecombineerde effect van de vochtspanning en de osmotische waarde van de bodemoplossing (*integrated moisture stress*) op de opbrengst aan vers gewicht van bonen [ontleend aan WADLEIGH en AYERS (9)].

Door WADLEIGH en AYERS (9) zijn proeven met bonen in klei gedaan, waarbij zowel de beschikbaarheid als de osmotische waarde van het bodemvocht werden gevarieerd. De gecombineerde zuigspanning in atm werd bij benadering berekend (*integrated moisture stress*). Uit fig. 3 blijkt dat de opbrengst in vers gewicht regelmatig afneemt met een toename van de zuigspanning, ongeacht of deze zuigspanning door een sterke uitdroging van de grond, door een hoog zoutgehalte of door beide wordt veroorzaakt. Het is waarschijnlijk dat de wateropname en de transpiratie op dezelfde wijze kunnen worden beïnvloed.

Samenvatting van de discussie

VENDRIK vraagt of planten bij een scherp omschreven vochtgehalte verwelken. Volgens INLEIDER wordt de bepaling van het verwelkingspunt meestal met zonnebloemen uitgevoerd. De grens waarbij al of geen verwelking optreedt is vrij scherp en reeds een verschil in vochtgehalte van 0,2% kan het ene in het andere doen omslaan.

Literatuur

1. CRONEY, D., J. D. COLEMAN and P. M. BRIDGE, The suction of moisture held in soil and other porous materials. Road Research Techn. Paper 24, p. 1—42 (1952).
2. HONERT, T. H. VAN DEN, Water transport in plants as a catenary process. Discuss. Faraday Soc. 3, p. 146—153 (1948).
3. KRAMER, P. J., Species differences with respect to waterabsorption at low soil temperatures. Am. J. Bot. 29, p. 828—832 (1942).
4. MAKKINK, G. F., H. D. J. VAN HEEMST, The actual evapotranspiration as a function of the potential evapotranspiration. Neth. Journ. Agric. Sci. 4, p. 67—73 (1956).
5. RICHARDS, L. H., C. H. WADLEIGH, Soil water and plantgrowth. Agron. 2, p. 73—251 (1952).
6. RICHARDS, L. H., L. R. WEAVER, Moisture retention by some irrigated soils as related to soil moisture tension. Journ. Agric. Res. 69, p. 215—236 (1944).
7. SLATYER, R. O., Evapotranspiration in relation to soil moisture. Neth. Journ. Agric. Sci. 4, p. 73—77 (1956).
8. VEIHMAYER, F. J., A. H. HENDRICKSON, Does transpiration decrease as the soil moisture decreases. Transact. Am. Geoph. Un. 36, p. 425—449 (1955).
9. WADLEIGH, C. H., A. P. AYERS, Growth and biochemical composition of bean plants as conditioned by soil moisture and salt concentration. Plant Phys. 20, p. 106—132 (1945).

