

Waterrelaties van bomen, en de rol van water bij de groei

Water is onmisbaar bij de groei van bomen omdat alle biochemische processen in de boom zich afspelen in een waterig milieu. Opname van koolzuur en waterafgifte door de huidmondjes zijn gekoppeld, waardoor de groei op een bepaalde standplaats evenredig is met de transpiratie. Het transport van water vindt plaats door het houtweefsel (xyleem) in de stam, waarbij de drijvende kracht gevormd wordt door de zuigspanning in de bladeren, die ontstaat door waterverlies bij verdamping. Droogte kan worden veroorzaakt door vochttekort in de bodem, maar ook door droge lucht in combinatie met hoge temperatuur en veel zonnestraling. De waterhuishouding van een bos kan vervat worden in een simulatiemodel waarin de belangrijkste hydrologische processen zijn opgenomen. Met een dergelijk model is een droogte-index te berekenen, rekening houdend met boomsoort, bodem, en weersverloop. De resultaten laten zien dat in de periode 1954-1992 vooral in de jaren 1976, 1979 en 1982 een grote groeiredukatie als gevolg van droogte is opgetreden. Een dergelijke benadering van de waterhuishouding geeft inzicht in de relatie tussen waterbeschikbaarheid en groei. Bomen

kunnen zich enigszins aan droogte aanpassen door blad of naalden te laten vallen, waardoor het verdampend oppervlak vermindert, en de boom minder gevaar loopt om af te sterven. Dit verschijnsel is in droge jaren goed waarneembaar bijvoorbeeld bij grove den en berk.

Waterrelaties van bomen

Water is essentieel voor planten omdat alle biochemische processen die samenhangen met groei en ontwikkeling zich in een waterig milieu in de plant afspelen (zie bijv. Kuiper, 1983). Landplanten groeien in een relatief droge omgeving, en hebben gedurende de evolutie allerlei aanpassingen ontwikkeld om het waterverlies naar de omgeving zoveel mogelijk te beperken. Deze aanpassingen bestaan o.a. uit een weinig doorlatend bladoppervlak (de cuticula) met daarin huidmondjes die afhankelijk van de vochtbeschikbaarheid geopend en gesloten kunnen worden om het vochtverlies te reguleren. In het algemeen zijn de huidmondjes gesloten in het donker, en gaan ze open wanneer het licht wordt. In het veld betekent dit dat de uitwisseling van water en koolzuur voornamelijk overdag plaatsvindt, met de temperatuur van de lucht en de hoeveelheid zonnestraling als belangrijke bepalende factoren. De voor de verdamping benodigde energie wordt voor het grootste deel ontleend aan de binnenkomende straling, terwijl de drogende kracht van de lucht voor een groot deel bepaald wordt door het vochtgehalte en de temperatuur. Bij een ho-

gere temperatuur daalt de relatieve luchtvochtigheid, en is de verdampingsvraag groter. Alles bij elkaar resulteert dit in een grotere transpiratie tijdens dagen met veel zon en hoge temperaturen.

Deze transpiratieverliezen worden gecompenseerd door wortelopname van water uit de bodem. Indien het waterverlies te groot en de nalevering vanuit de bodem tekort schiet, droogt de plant uit en sterft. In tabel 1 is weergegeven de hoeveelheid water die de levende biomassa in een volwassen bos bevat. Van het stamhout is daarbij alleen het spinthout mee in beschouwing genomen omdat het kernhout niet fysiologisch actief is, en niet deelneemt aan de waterhuishouding van de boom. Bij bomen bestaat ongeveer 50% van het versgewicht van de levende biomassa uit water; kernhout bevat in de regel 25-30% water. Bij een totale levende biomassa van zo'n 200 ton per hectare, betekent dit zo'n 100 ton water (100 m³ ha⁻¹). Niet al dit water is vrij uitwisselbaar, omdat het deels gebonden is in celwanden e.d. De hoeveelheid water die direct uitwisselbaar is, zonder dat er grote fysiologische veranderingen optreden, ligt in de orde van grootte van 10%, d.w.z. ongeveer 10 ton per hectare, ofwel 1 kg per m². Dit komt overeen met een waterkolom van 1 mm. Indien we bedenken dat de transpiratie in de zomer ligt in de orde van grootte van 2-4 mm water per dag, wordt duidelijk dat de biomassa lang niet voldoende water bevat om aan de dagelijkse vraag naar verdamping te voldoen. Zonder op-

name van bodemvocht door de wortels zou een boom erg snel uitdrogen. Bij voldoende vochtvoorziening van de wortels stelt zich onder constante uitwendige omstandigheden een evenwicht in, waarbij de transpiratie gelijk is aan de wortelopname. Op een zomerse dag wordt dit evenwicht al enkele uren na zonsopgang bereikt.

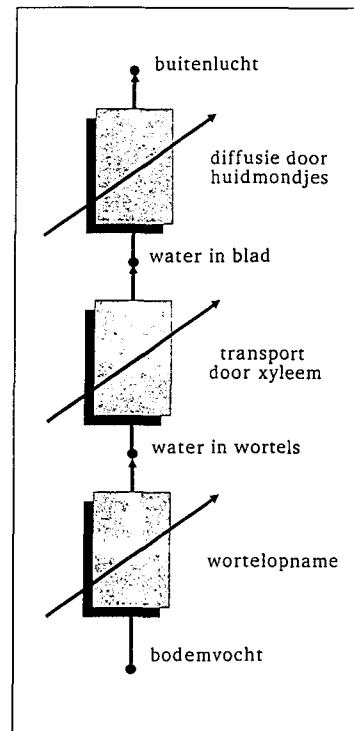
Bij onvoldoende vochtvoorziening van de wortels worden de huidmondjes gesloten om te voorkomen dat de boom teveel uitdroogt. Deze sluiting van de huidmondjes is een zeer belangrijk terugkoppelingsmechanisme waarmee de boom reageert op de uitwendige omstandigheden. Sluiting van de huidmondjes kan worden bewerkstelligd door een afnemend vochtgehalte van het blad, en de huidmondjes kunnen erg snel, binnen enkele minuten, reageren op veranderingen in groeiomstandigheden. Hierdoor is te begrijpen dat de waterhuishouding van een boom zeer dynamisch is, en binnen relatief korte tijd kan veranderen. Deze conclusie wordt bevestigd door metingen aan de waterhuishouding van afzonderlijke bomen (Cermak & Kucera, 1993). Een goed begrip van de waterhuishouding van boom en bos is van groot belang om groei en ontwikkeling van bos en bomen te relateren aan groeiplaatskenmerken zoals bodem en klimaat, en om fysiologische verschillen tussen boomsoorten te kunnen vertalen in groeiplaatsgeschiktheid en productievermogen (Whitehead, 1985). In meer algemene zin is de waterhuishouding van belang bij de bestudering van de concurrentieverhoudingen tussen soorten in gemengde bossen en natuurlijke ecosystemen. In de geografische verspreiding van naaldbomen bijvoorbeeld, wordt de noordelijke begrenzing vooral

bepaald door de temperatuur en de zuidelijke areaalgrens vooral door de concurrentiekracht zoals bepaald door de watervoorziening.

De waterhuishouding van bomen en bossen was reeds vroeg een geliefd onderwerp van studie voor plantenfysiologen en ecologen, en dit heeft ertoe geleid dat er vergeleken met andere gebieden van ecologische onderzoek aan bossen, relatief veel bekend is over de waterhuishouding (zie bijvoorbeeld Hinckley et al., 1978, en Zimmermann, 1983). In het navolgende zullen enkele aspecten die samenhangen met transpiratie en groei van bos en bomen nader belicht worden.

Watertransport in de boom

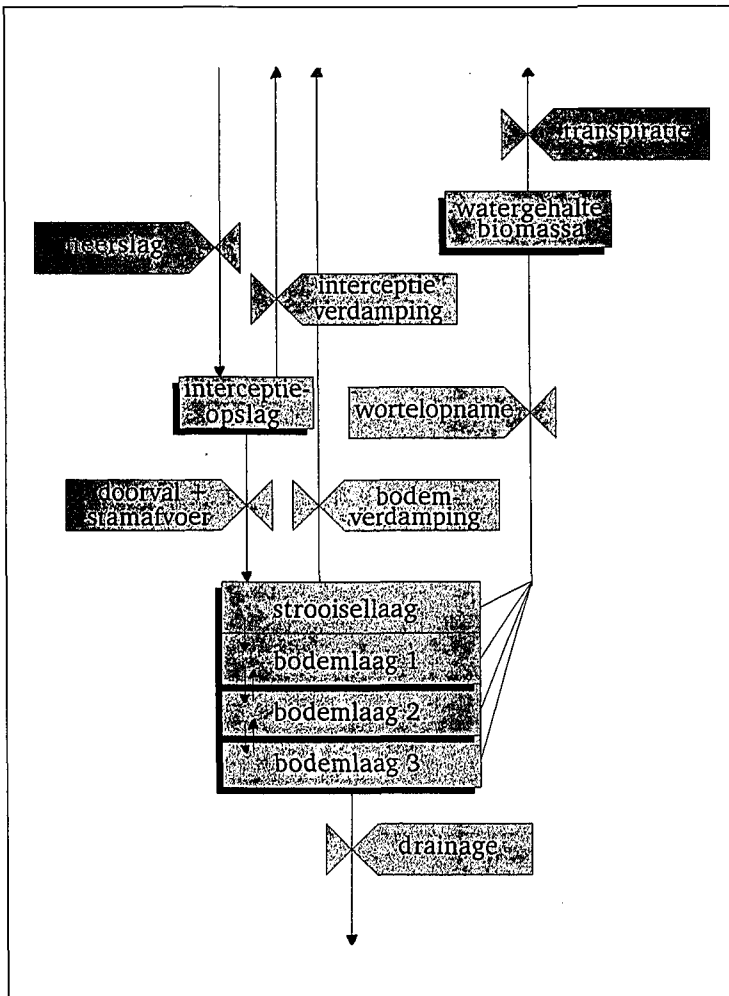
Het transport van water in de boom vindt plaats door het houtweefsel (xyleem) in de stam. Dit transport is te zien als een ketenproces (zie figuur 1) waarbij de belangrijkste drijvende kracht gevormd wordt door de drogende kracht van de lucht. Water verdampt via de huidmondjes, waardoor het relatieve watergehalte van het blad enigszins afneemt. Dit leidt tot een zuigspanning in het blad, die zich vertaalt in een zuigspanning in de wortels, waardoor bodemvocht kan worden opgenomen en getransporteerd tegen de zwaartekracht in (Kuiper, 1983). In de voorstelling van het watertransport als ketenproces kunnen we een aantal verschillende weerstanden onderscheiden die samen met de uitwendige omstandigheden de transportsnelheid bepalen. De huidmondjesweerstand regelt zoals in de inleiding beschreven de gasuitwisseling van het blad, waarbij koolzuur voor de fotosynthese wordt opgenomen, en waterverlies in de vorm van transpiratie naar de omringende lucht optreedt. Zoals eerder beschre-



■ *Figuur 1: Watertransport door de boom als ketenproces, waarbij de drijvende kracht gevormd wordt door de drogende werking van de buitenlucht. Hierdoor ontstaat vochttekort in het blad, waardoor vervolgens de wortelopname op gang komt.*

ven kunnen de huidmondjes zeer snel reageren op veranderingen in het microklimaat in het kronendak. Het water wordt van de wortels naar de bladeren getransporteerd via het xyleem, en de hoeveelheid en eigenschappen van het spinhout bepalen de transportweerstand in dit deel van de keten. Bij een groot spinhoutoppervlak zal de transportweerstand lager zijn dan bij een klein oppervlak (vergelijk: het effect van de doorsnee van een waterleidingspijp op de stroomsnelheid, bij overigens gelijk drukverval). Tevens neemt de totale transportweerstand toe bij toenemende afstand tussen wortels en blad.

Niet alleen het totale spinhout-



■ *Figuur 2: Diagram van een eenvoudig model voor de waterhuishouding van een bos (naar Mohren, 1987); voor verklaring, zie tekst.*

verschillen tussen soorten, in de mate waarin wortels reageren op bodemomstandigheden, en in het regeneratievermogen van het wortelstelsel.

Het transport over deze keten van weerstanden kan worden beschreven als een waterstroom van de plaats van zwakste zuigspanning (in de bodem) naar de plaats van sterkste zuigspanning (in de bladeren). Hierbij vormt de zuigspanning die door het vochtverlies van de bladeren veroorzaakt wordt, de drijvende kracht. Het ketenproces is in Figuur 1 in eenvoudige vorm weergegeven; in werkelijkheid spelen meerdere factoren een rol (zie bijvoorbeeld Zimmermann, 1983). De weergave hier is echter bruikbaar om een aantal van de belangrijkste aanpassingsmechanismen te illustreren. Eén daarvan is al behandeld bij de beschrijving van de huidmondjes.

Een andere rigoreuze aanpassing aan droogte is een versnelde bladval, vergelijkbaar met de verhoogde wortelsterfte, die beide samenhangen met een verlies aan transportcapaciteit. Bij aanhoudende droogte kan het zuigspanningsverschil tussen bladeren en wortels namelijk zodanig oplopen dat de waterdraden in het xyleem beginnen te knappen, en er een vacuüm ontstaat in het transportweefsel. Dit verschijnsel wordt cavitatie genoemd (Milburn, 1993). Hierdoor neemt de transportcapaciteit van het xyleem af. De onderbroken waterverbindingen worden meestal 's nachts weer hersteld, wanneer de wortelopname het vochtverlies van de plant kan aanvullen.

toppervlak is van belang, maar ook de transportcapaciteit per eenheid van oppervlak kan zeer verschillend zijn, afhankelijk van morfologie en anatomie van het transportweefsel. Grotere houtvaten met een open verbinding tussen de vat-elementen zoals bij sommige loofboomsoorten (tracheën) zorgen voor een lagere transportweerstand in vergelijking met naaldboomsoorten waarbij het transporterende weefsel voornamelijk bestaat uit kleinere, dikwandige tracheïden met stippels tussen de afzonderlijke elementen (Zimmermann, 1983; Tyree & Evers, 1991). Dit verschil tussen naald- en loof-

boomsoorten wordt overigens weer ten dele gecompenseerd door een groter spinhoutoppervlak bij de meeste naaldbomen.

Een derde weerstand in de keten wordt gevormd door de wortels, waarbij opname karakteristieken per eenheid wortellengte in combinatie met worteldichtheid van de fijne wortels de opnamecapaciteit bepalen. De worteldichtheid van de fijne wortels is geen onveranderlijk gegeven, maar fluctueert gedurende het groeiseizoen. Verhoogde sterfte van fijne wortels treedt bijvoorbeeld op bij aanhoudende droogte. Ook hierbij bestaan belangrijke

Tabel 1: Watergehalte van boom en bos, neerslag en transpiratie, en beschikbare hoeveelheid bodemvocht in het voorjaar (orde van grootte, gerelateerd aan een 40-jarige Douglas opstand in Nederland, boniteit II-III).

Levende biomassa:	200 ton per hectare
Hoeveelheid water:	50%: 100 ton per ha
10% uitwisselbaar:	10.000 kg per ha, (1 kg per m ² is 1 mm)
Transpiratie in groeiseizoen:	2-4 mm per dag
Totale transpiratie:	200-400 mm per jaar
Vochtleverend vermogen bodem:	50-200 mm
Netto neerslag in groeiseizoen:	250-350 mm (apr.-sept.)

Bij aanhoudende droogte, bijvoorbeeld wanneer een bodem tot verwelkingspunt is uitgeput, kan de schade niet hersteld worden, en dringt geleidelijk lucht in de xylemvaten door waardoor feitelijk een embolie ontstaat. Dergelijke vaten zijn veel moeizamer te herstellen, en er kan sprake zijn van permanente schade. Een dergelijke droogte kan worden veroorzaakt door vochttekort in de bodem, maar ook door droge lucht in combinatie met hoge temperatuur en veel zonnestraling, waardoor de drogende kracht van de lucht hoog is.

Een ketenproces zoals in figuur 1, met de bijbehorende terugkoppelings- en aanpassingsmechanismen leent zich goed voor modelbouw en simulatie, waarbij het werkelijke proces nagebootst wordt met een dynamisch model. Daarbij kan rekening gehouden worden met de veranderingen in weersgesteldheid gedurende het seizoen of gedurende de dag, met het verloop van het bodemvochtgehalte gedurende het seizoen, met de opstandstruktuur, en met de morfologie en de fysio-

■ **Figuur 3: Gesimuleerde (getrokken lijn) en gemeten (sterren) vochtgehalte van het doorwortelde profiel van een jonge douglasopstand in de boswachterij Oostereng in 1984.**

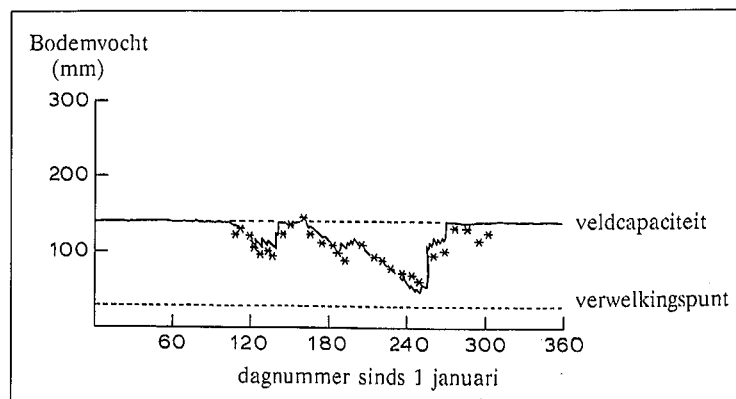
logie van de boomsoort. Dergelijke modellen, gebaseerd op de fysiologische en micrometeorologische basisprocessen zijn nodig om verbanden te leggen tussen afzonderlijke processen en factoren, en processen en verschijnselen op opstandsniveau (Mohren, 1987, Cermak & Kuceera, 1990). Figuur 2 geeft een voorbeeld van een relatiediagram van een model dat de waterhuishouding van een bos beschrijft op basis van de belangrijkste hydrologische processen. Voorbeelden van dergelijke modellen zijn in dit verband de waterbalansmodellen van Florax et al. (1990) en Kowalik & Eckert (1989).

Verdamping en groei

Om te kunnen groeien neemt een boom CO₂ op uit de buitenlucht,

dat vervolgens tijdens de fotosynthese onder invloed van zonlicht wordt omgezet in suikers die als bouwstenen dienen voor de vorming van biomassa. Tijdens deze opname van CO₂ door de huidmondjes verdampt water, waardoor het vochtgehalte van het blad daalt, en het bovenbeschreven ketenproces van transpiratie en wortelopname op gang komt. Als gevolg van dit verband tussen verdamping en koolzuurassimilatie, zijn verdamping en groei sterk gecorreleerd, waarbij de verhouding bepaald wordt door de openingstoestand van de huidmondjes. De verhouding tussen transpiratie en groei wordt ook wel aangeduid als transpiratie-coëfficiënt, als een indicatie voor de mate van efficiëntie van waterverbruik. Transpiratie-coëfficiënten voor bomen liggen in de orde van grootte van 200 kg water per kg droge stof geproduceerd. Dit betekent dat bij een totale drogestof productie van 15 tot 20 ton per hectare per jaar, er een verdamping zal optreden in de orde van grootte van 300 tot 400 mm per jaar (zie ook Tabel 1).

Als maat voor de invloed van de waterhuishouding op de groei wordt wel de verhouding tussen de actuele transpiratie en de potentiële transpiratie gebruikt, waarbij potentiële transpiratie betrekking heeft op een situatie



Tabel 2: Neerslag in het groeiseizoen, berekende verdamping, en groeiredukatie voor 2 groeiplaatsen (50 en 110 mm beschikbaar vocht) met actuele weersgegevens van Wageningen. De gemiddelde waarden over de periode 1954-1992 bedragen 383 mm voor de neerslag in het groeiseizoen, en 238 (60% van T_{pot}) resp. 275 mm transpiratie (69% van T_{pot}) voor 50 mm resp. 110 mm beschikbaar vocht.

jaar	neerslag apr.-sep. (mm)	50 mm vocht Tact (mm)	Tact/ T_{pot} (%)	110 mm vocht Tact (mm)	Tact/ T_{pot} (%)
1992	426	240	50	283	59
1991	317	232	53	267	61
1990	372	278	59	320	68
1989	333	230	46	265	53
1988	343	226	61	248	67
1987	478	303	87	317	91
1986	294	171	41	234	56
1985	450	280	84	303	91
1984	347	209	61	243	71
1983	390	200	47	255	60
1982	236	142	35	179	44
1981	284	202	55	242	66
1980	351	219	58	279	74
1979	404	284	58	328	67
1978	271	189	52	229	63
1977	400	261	71	312	85
1976	169	137	25	170	31
1975	389	299	50	335	56
1974	391	260	46	300	53
1973	320	174	41	225	53
1972	467	336	94	340	95
1971	297	221	50	256	58
1970	380	227	56	263	65
1969	404	278	66	316	75
1968	533	296	86	313	91
1967	343	216	54	256	64
1966	412	308	87	322	91
1965	530	315	94	315	94
1964	326	223	53	261	62
1963	412	231	65	270	76
1962	417	238	73	287	88
1961	457	259	69	315	84
1960	473	250	67	280	75
1959	230	161	31	229	44
1958	430	251	70	294	82
1957	472	208	50	245	59
1956	517	278	90	290	94
1955	320	212	51	258	62
1954	541	252	71	291	82

waarbij de vochtvoorziening optimaal is.

Als gevolg van verschillen in huidmondjesgedrag bij droogte, kunnen boomsoorten verschillen in hun watergebruik en in hun tolerantie voor droogte. Indien het huidmondjesgedrag bekend is, kan de actuele transpiratie berekend worden op basis van geabsorbeerde zonnestraling, lucht-

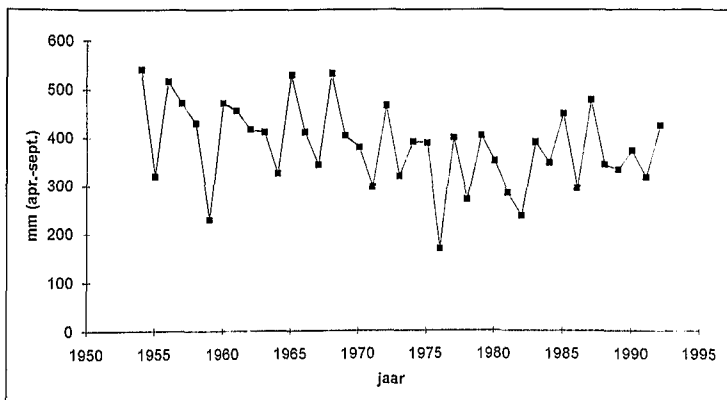
vochtigheid, temperatuur, windsnelheid en de openingstoestand van de huidmondjes (in formulevorm meestal aangeduid als de Penman-Monteith verdamping). Wanneer we nu een model voor de waterhuishouding van een boom combineren met een dergelijke transpiratieberekening, en de waterhuishouding van de bodem berekenen met een algemeen bodemvochtmodel (bij-

voorbeeld Feddes et al., 1978), dan kan de invloed van de waterhuishouding op de groei bepaald worden, voor een heel jaar of voor een reeks van jaren, rekening houdend met weersomstandigheden en bodemgesteldheid. Op die manier kan gekeken worden welke jaren als droge jaren dienen te worden aangemerkt, onderscheiden naar bodemtype en boomsoort. Ter illustratie van

het bodemmodel zijn in figuur 3 de resultaten van de simulatie van het bodemvocht weergegeven voor een jong douglasbos in de boswachterij Oostereng in 1984, samen met meetgegevens van de totale hoeveelheid vocht. Door rekening te houden met het neerslagpatroon gedurende het jaar, en met de wateropname door de wortels, kan op deze manier bepaald worden wat het verloop van de beschikbare hoeveelheid vocht is gedurende een bepaald jaar.

In tabel 2 staan de resultaten van berekeningen met een dergelijke combinatie van modellen, waarbij voor de groei is uitgegaan van een algemeen fysiologisch-gebaseerd model van de groei van een gesloten bos (Mohren, 1987, Mohren et al., 1993). De berekeningen hebben betrekking op een 40-jarig douglas bos, met dezelfde structuurkenmerken als het perceel in de boswachterij Kootwijk waar De Visser zijn onderzoek uitvoerde (zie De Visser, 1991, voor een gedetailleerdere beschrijving). Als weersgegevens zijn de meetgegevens over de periode 1954 tot 1992 van het meteostation Haarweg in Wageningen gebruikt.

Uit de resultaten in Tabel 2 zijn de verschillen tussen de jaren, en tussen de beide bodemtypen



■ Figuur 4: Hoeveelheid neerslag in de periode april t/m september te Wageningen (meteostation Haarweg), voor de jaren 1954 t/m 1992.

Tabel 3: Rangschikking van droge jaren, op basis van neerslag in het groeiseizoen, en op basis van berekende groeiredukatie als gevolg van transpiratiereductie, voor 2 groeiplaatsen (50 en 110 mm beschikbaar vocht), uitgaande van gegevens in Tabel 2. Alleen de jaren met een groeiredukatie van meer dan 50% zijn weergegeven.

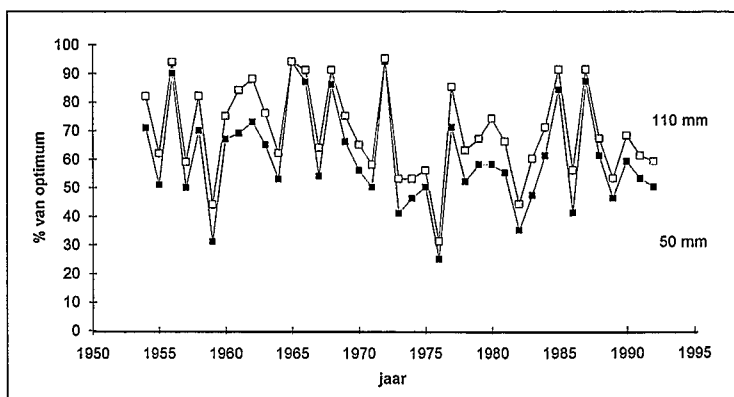
neerslag apr-sep.	50 mm (alleen indien red. > 50%)	110 mm
1. 1976	1976	1976
2. 1959	1959	
3. 1982	1982	> 1959/1982
4. 1978	>	1973/1986
5. 1981	>	1974/1989
6. 1986	>	1974/1989
7. 1971	>	1974/1989
8. 1991	1983	
9. 1973	>	1957/1971/1975/1992
10. 1964	>	1957/1971/1975/1992

af te leiden. Het blijkt dat de reductie als gevolg van watertekort onder dergelijke omstandigheden in de orde van grootte van 30-40% liggen, met uitschieters in extreem droge jaren zoals 1976 (70-75% reductie) en 1959 (55-70% reductie), en in jaren met vrijwel geen vochttekort zoals 1972 (5-6% reductie). In tabel 3 zijn de jaren uit de periode 1954-1992 gerangschikt naar groeiredukatie als gevolg van droogte. In dit geval blijkt er vrij-

wel geen verschil te zijn met een rangschikking die uitgaat van de neerslag in de periode april tot september. Dezelfde resultaten zijn weergegeven in figuur 4 en 5. Uit een vergelijking van figuur 4 en 5 blijkt dat de verschillen tussen jaren geaccentueerd worden indien naar de verhouding Tact/Tpot gekeken wordt. Bij deze resultaten dient te worden opgemerkt dat beide klassen van vochtleverend vermogen (50 en 110 mm) als droog moeten worden aangemerkt; een vochtleverend vermogen van 110 mm komt overeen met het ACIFORN proefperk in de boswachterij Kootwijk (De Visser, 1991, en dit nummer).

Toepassing en conclusies

De waterhuishouding van een bos of boom is samen met de



■ **Figuur 5:** Berekende verhouding tussen actuele en potentiële verdamping van een 40-jarig douglas bos, uitgaande van Wageningse weersgegevens. Opstandskarakteristieken: Stamstal 987 stuks per hectare, $h = 18,5$ m., $d_g = 20$ cm (zie tevens: De Visser, 1991 en dit nummer, voor een gedetailleerde opstandsbeschrijving).

koolstofhuishouding de sleutel voor een beter begrip van de groei. Door de waterhuishouding te kwantificeren, en te relateren aan fysiologische eigenschappen van de soort, aan de structuur van de opstand, aan de bodemkarakteristieken ter plekke, en aan het lokale microklimaat, wordt het duidelijk hoe de waterhuishouding de groei bepaald. Een beter inzicht hierin maakt het mogelijk groei en dynamiek van bos beter te begrijpen, en met het bosbeheer gericht hierop in te spelen.

Tevens wordt het hierdoor mogelijk te bestuderen wat de gevolgen zijn van veranderingen in systeemkarakteristieken zoals opstandstructuur, bewortelingspatroon, en bodemeigenschappen, of veranderingen in omgevingsfactoren zoals neerslag en temperatuur. Daarbij dient te worden aangetekend dat de toepassing van een benadering zoals bovenbeschreven tot op heden voornamelijk beperkt is tot statische, niet-veranderende situaties. Alhoewel verschillende aanpassingsmechanismen aan langdurige of zelfs permanente veranderingen bekend zijn in kwalitatieve zin, is het buitengewoon moeilijk om de mate van aanpassing te beschrijven. Zo is het duidelijk dat bomen bij aanhoudende droogte hun bladeren

of naalden laten vallen, maar bij welke mate van droogte dit het geval is, en welk aandeel bladeren versneld wordt afgestoten, is niet bekend.

Naast een analyse van veranderingen in uitwendige omstandigheden is een goed begrip van de waterhuishouding vereist bij het bestuderen van de nutriënthuishouding van bos. Nutriëntopname door de wortels is deels gekoppeld aan wateropname, en het transport van nutriënten in de plant verloopt via waterige oplossing in het xyleem. Een andere toepassing is de beschrijving van de opname van stoffen via de huidmondjes (bijvoorbeeld voor het voorspellen van effecten van luchtverontreiniging, zie Mohren et al., 1992). Opname van gasvormige stoffen via de huidmondjes vereist kennis van de sluitingstoestand van de huidmondjes, zoals die o.a. bepaald wordt door de waterbeschikbaarheid.

Op dit moment is een reeks van modellen en experimentele technieken beschikbaar om de waterhuishouding van bos en bomen, en de relatie daarvan met de groei te bestuderen en te voorspellen. De modellen zijn daarbij vooral van dienst bij de extrapolatie en vertaling van kennis over basale processen naar meer

praktijkgerichte grootheden als aanwas en drainage. Met de beschikbare kennis kunnen algemene uitspraken gedaan worden, maar voor een toepassing in concrete situaties in de praktijk ontbreken vaak de benodigde invoergegevens betreffende opstands- en bodemkenmerken. Een belangrijk onderwerp voor verdere studie van de waterhuishouding van bomen zijn de diverse aanpassingsmechanismen aan veranderende omstandigheden, bijvoorbeeld als gevolg van lokale veranderingen in beheer, of als gevolg van grootschalige veranderingen in groeiomstandigheden bijvoorbeeld als gevolg van stikstofdepositie, verzuring, of klimaatverandering.

Literatuur:

- Cermak, J. & J. Kucera 1990. Scaling up transpiration data between trees, stands and watersheds. *Silva Carelia* 15: 101-120.
- Cermak, J. & J. Kucera 1993. Extremely fast changes of xylem water flow rate in tall trees caused by atmospheric, soil and mechanic factors. In: M. Borghetti, J. Grace & A. Raschi (eds.): *Water transport in plants under climatic stress*. Cambridge, Cambridge University Press, p. 181-190.
- De Visser, P.H.B., 1991. Manipulation of the water and nutrient supply in two forest ecosystems in the Netherlands that are exposed to acid atmospheric deposition. Dutch Priority Programme on Acidification, Report no. 100.1.
- Feddes, R.A., Kowalik, P.J. & H. Zaradny 1978. Simulation of field water use and crop yield. *Simulation Monograph* 17, Pudoc, Wageningen, 188 pp.

- Florax, J.P.G.G.M., P.J. Kowalik & G.M.J. Mohren, 1990. Water relations in Douglas-fir stands: a modelling approach to tree water status and transpiration. Research Institute for Forestry and Urban Ecology "De Dorschkamp", Wageningen, the Netherlands, Report nr. 592.
- Hinckley, T.M., Lassoie, J.P. and S.W. Running 1978. Temporal and spatial variations in selected biological parameters indicative of water status in forest trees. Forest Science Monograph 20, 72 pp.
- Kowalik, P.J. & H. Eckersten 1989. Simulation of diurnal transpiration from willow stands. In: K.L. Perttu & P.J. Kowalik (eds.). Modelling of energy forestry - Growth, water relations and economics. Simulation Monograph 30. Pudoc, Wageningen, p. 97-119.
- Kuiper, P.J. 1983. Waterhuishouding. In: A. Quispel & D. Stegwee (red.): Plantenfysiologie. Utrecht/Antwerpen, Bohn, Scheltema & Holkema, 2e herziene druk. p. 267-283.
- Milburn, J.A. 1993. Cavitation. A review: past present and future. In: M. Borghetti, J. Grace & A. Raschi (eds.): Water transport in plants under climatic stress. Cambridge, Cambridge University Press, p. 14-26.
- Mohren, G.M.J. 1987. Simulation of forest growth, applied to Douglas fir stands in the Netherlands. Proefschrift, Landbouwniversiteit Wageningen, 184 pp.
- Mohren, G.M.J., I.T.M. Jorritsma, J.P.G.G.M. Florax, H.H. Bartelink & J.J. van de Veen 1993. FORGRO 3.0: A general forest growth model. Model documentati and listing. Institute for Forestry and Nature Research, report in prep.
- Mohren, G.M.J., I.T.M. Jorritsma, A.W.M. Vermetten, M.J. Kropff, W. Smeets & A. Tiktak, 1992. Quantifying direct effects of SO₂ and O₃ on forest growth. Forest Ecology and Management 51: 137-150.
- Tyree, M.T. & F.W. Evers 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. New Phytologist 119: 345-360.
- Whitehead, D. 1985. A review of processes in the water relations of forests. In: J.J. Landsberg & W. Parsons (eds.). Research for forest management. CSIRO, Canberra, Australia.
- Zimmermann, M.H. 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Springer Verlag, Berlin.