

---

# Watervoorziening en Gewasproductie

H. van Keulen &  
F.W.T. Penning de Vries (red.)

---

**Fysiologische aanpassing aan droogte: perspectieven  
voor verbetering van droogtetolerantie**

A.J. Haverkort <sup>1</sup>, J. Goudriaan <sup>2</sup>

<sup>1</sup> DLO-Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO-DLO),  
Wageningen

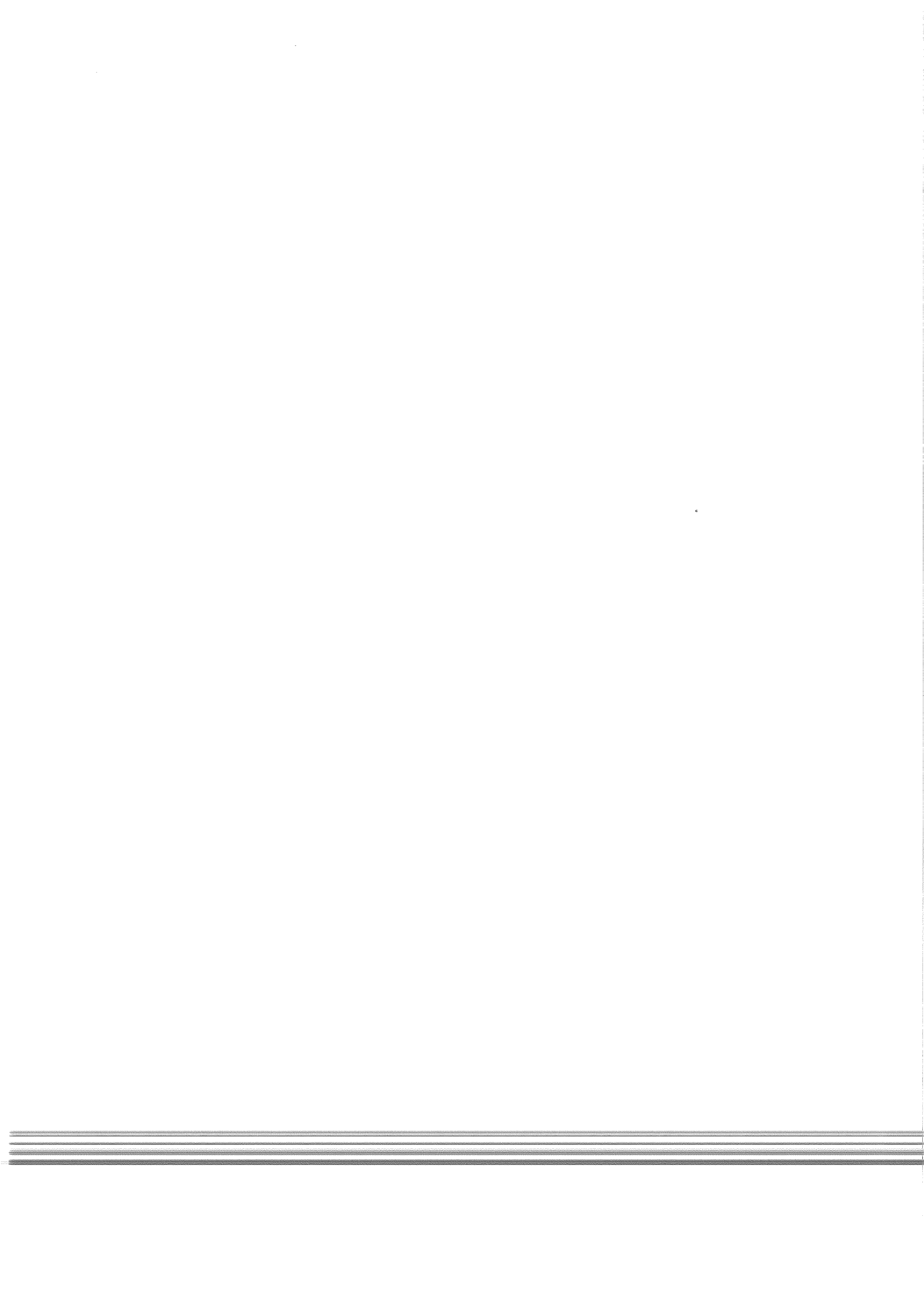
<sup>2</sup> Vakgroep Theoretische Productie-Ecologie,  
Landbouwuniversiteit Wageningen



cabo-dlo Wageningen 1993

---

---



## 4 Fysiologische aanpassing aan droogte: perspectieven voor verbetering van droogtetolerantie

A.J. Haverkort <sup>1</sup>, J. Goudriaan <sup>2</sup>

<sup>1</sup> DLO-Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek (CABO-DLO), Wageningen

<sup>2</sup> Vakgroep Theoretische Produktie-Ecologie, Landbouwniversiteit Wageningen

### Samenvatting

*Bij tekort aan vocht treedt opbrengstderving op bij landbouwgewassen. In deze bijdrage worden enkele mechanismen besproken die ten grondslag liggen aan dit produktieverlies. Vervolgens wordt nagegaan welke mogelijkheden er zijn om de verliezen te beperken door veranderde gewaseigenschappen. Het is bekend dat rassen onderling sterk verschillen in hun droogtetolerantie gedefinieerd aan de hand van percentage opbrengstderving bij droogte. Waar zit dat in, hoe kan droogtetolerantie experimenteel worden bepaald en gaat goede droogtetolerantie misschien ten koste van andere gewenste eigenschappen? Als voorbeeldgewas is de aardappel genomen aan de hand waarvan met experimentele gegevens en modelverkenningen de mogelijkheden en beperkingen voor vergroting van droogtetolerantie worden besproken.*

### 4.1 Inleiding

Zelfs in een relatief regenrijke streek als het noordwesten van Europa vormt watergebrek een van de meest beperkende factoren voor de groei en kwaliteit van gewassen. Het neerslagtekort gedurende het groeiseizoen bedraagt meestal meer dan honderd mm. De meeste gronden, met name de droogtegevoelige zandgronden, kunnen dit verschil niet uit de bodemvoorraad naleveren. Het gebruik van beregening heeft òf (nog) niet algemeen ingang gevonden door eraan verbonden hoge kosten, òf is in toenemende mate aan beperking onderhevig door ingestelde beregeningsverboden. Het vergroten van de benutting van het beschikbare water is dan ook een toenemende zorg. Bij het verhogen van productie en kwaliteit door een betere beschikbaarheid van water staan verschillende benaderingswijzen ter beschikking, waarbij met name de aard van de (te verwachten) droogte een rol speelt. Drie vormen worden onderscheiden:

- droogte die optreedt aan het begin van het groeiseizoen waardoor opkomst en begingroei van het gewas worden vertraagd;
- kortstondige droogteperiode in de loop van het groeiseizoen waardoor de groei in beperkte mate maar de ontwikkeling en de produktkwaliteit in sterke mate kunnen worden beïnvloed;
- in de loop van het groeiseizoen toenemende droogte doordat het neerslagtekort de bodemvoorraad voor langere tijd uitput, leidend tot voortijdig afsterven van het gewas.

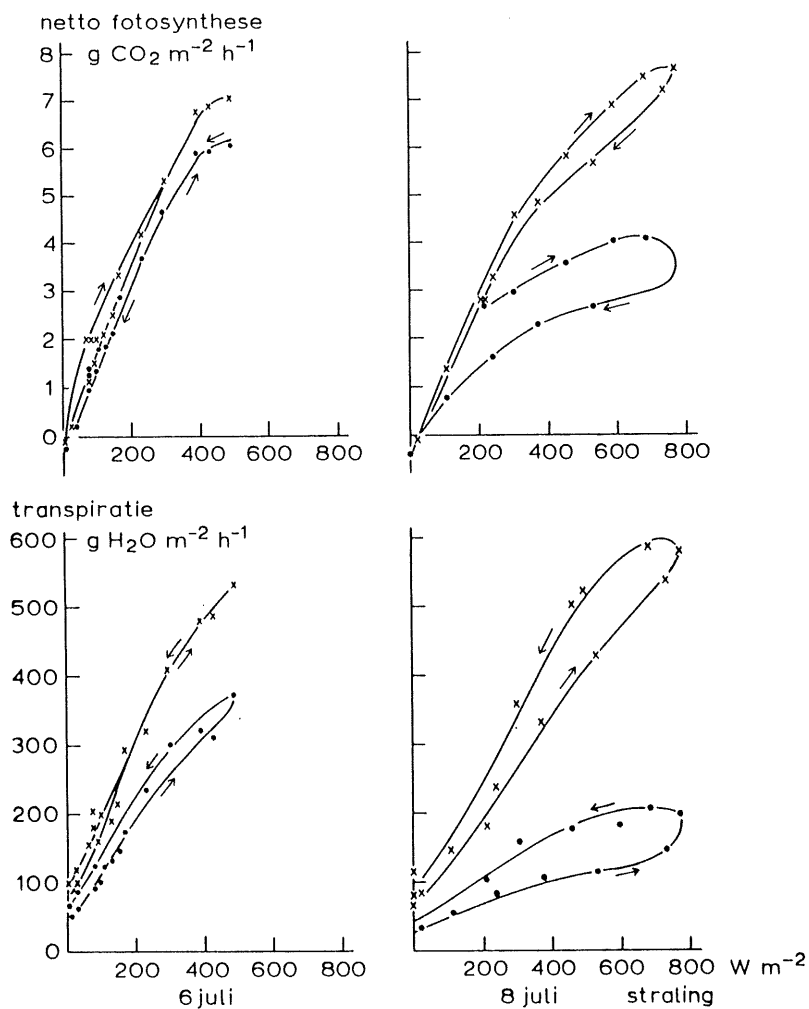
De verschillende vormen van droogte hebben verschillende effecten op de groei, ontwikkeling en produktkwaliteit van het gewas. Gewas zowel als teler kunnen op velerlei wijze reageren om de schade van droogte te beperken. In deze bijdrage wordt een overzicht gegeven van de korte- en lange-termijneffecten van droogte op processen en morfologische eigenschappen van het gewas. Door middel van simulatie van het effect van veranderde eigenschappen wordt de invloed van droogte op de wijze van tot stand komen van de produktie bestudeerd zodat de effecten van veranderde gewaseigenschappen door middel van voor de praktijk relevante teeltgrepen en veredelingsstrategieën kunnen worden nagegaan. Als voorbeeldgewas wordt de aardappel gebruikt.

## 4.2 Korte-termijneffecten

### 4.2.1 Effecten op de vochttoestand van de plant

De vochttoestand van een plantecel wordt beschreven in termen van de waterpotentiaal ( $\Psi$ ), een osmotische component (O) en een drukcomponent (P). De formule luidt  $\Psi=O+P$ , uitgedrukt in MPa. Naarmate het vochtgehalte van een cel of blad lager wordt doordat de transpiratie sneller verloopt dan het water via de wortels wordt aangevoerd, dalen  $\Psi$ , O en P. Tevens daalt het relatief watergehalte ten opzichte van volledig met water verzadigd weefsel (Dainty, 1976). De osmotische potentiaal van het vocht in de cellen daalt passief omdat de concentratie van opgeloste stoffen toeneemt maar er kan ook een osmotische bijstelling plaats vinden door een actieve ophoping van opgeloste stoffen, de zogenaamde osmoregulatie. Vos & Oyarzun (1987) vonden karakteristieke waarden van  $\Psi$  en O van respectievelijk -0,5 en -0,8 MPa midden op een onbewolkte dag zonder droogte. Voor transpiratie, het transport van water vanuit het binnenste van het blad naar de atmosfeer, vormen de huidmondjes de grootste weerstand. Afhankelijk van de in- en externe omstandigheden kan de plant deze huidmondjesweerstand ( $r_s$ ) regelen. Bij het gebruik van porometers voor de bepaling van de huidmondjesweerstand wordt de bijdrage van de cuticulaire weerstand (zeer groot) en de weerstand van de laminaire grenslaag (zeer klein ten opzichte van  $r_s$ ) buiten beschouwing gelaten. Vos en Oyarzun (1988) stelden vast dat de hierboven beschreven karakteristieken van de waterrelaties waarschijnlijk niet kunnen worden gebruikt om de droogtetolerantie van genotypen vast te stellen. De huidmondjesweerstand voor  $CO_2$  is 1,6 keer zo groot als voor waterdamp (Von

Caemmerer & Farquhar, 1981). Huidmondjessluiting leidt tot een lagere verhouding tussen de interne en externe  $\text{CO}_2$ -concentratie en vervolgens tot een verminderde fotosynthese. Vos en Groenwold (1989a) vonden bij een aan droogte onderworpen gewas dat de huidmondjesgeleidbaarheid eerder en sterker afnam dan de fotosynthese. Tevens nam de assimilatie/transpiratie-verhouding, uitgedrukt als  $\text{g CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$  als uitgewisseld gas, toe naarmate het gewas langer aan droogte was blootgesteld (van Keulen en van Laar, 1986). Het veel sterkere effect van droogte op de transpiratie dan op de fotosynthese, en het optreden van hysteresis, zijn in Figuur 4.1 weergegeven voor het ras Saturna. Bij voortdurende



Figuur 4.1 Licht-responscurve in de loop van de dag van de netto fotosynthese en de transpiratie van een nat (x) en droog (•) veldje van  $2 \text{ m}^2$  gemeten door gasuitwisseling in gewaskamers (Bodlaender et al., 1986).

droogtestress wordt de assimilatie verder beperkt door beperking van de fotosynthese-capaciteit (mesofylbeperking, Schapendonk et al., 1989). Vos en Oyarzun (1987) rapporteerden voor aardappel op grond blootgesteld aan droogte een sterke reductie van de bladwaterpotentiaal van -0,5 tot -0,9 MPa. Zij vonden een daling in interne CO<sub>2</sub>-concentratie met 29 % en 58 % reductie in fotosynthese, waarbij zowel de mesofylweerstand als de huidmondjesweerstand sterk waren toegenomen.

#### 4.2.2 Modelberekening van de dagcyclus en huidmondjesregeling

Huidmondjesregeling heeft behalve op verdamping, ook invloed op de fotosynthese. Bij stomataire sluiting wordt immers ook de toegang van CO<sub>2</sub> tot het blad bemoeilijkt. Om deze effecten te illustreren worden hier de resultaten besproken van modelberekeningen voor de dagcyclus van fotosynthese en verdamping bij een individueel blad voor drie typen stomatair gedrag:

- De stomata staan voortdurend open met  $r_s=100 \text{ s m}^{-1}$ ;
- De stomata worden zodanig geregeld dat het inwendige CO<sub>2</sub>-gehalte ( $c_i$ ) van het blad constant wordt gehouden zolang het licht is. De stomataire weerstand  $r_s$  wordt dan gegeven door:  $r_s=(c_a-c_i)/(1,6P_g)$  met  $P_g$  de fotosynthesesnelheid die hoort bij het inwendige CO<sub>2</sub>-gehalte  $c_i$ . Hier is gekozen voor  $c_i=220 \text{ ppm}$ , ofwel circa 70 % van het uitwendige CO<sub>2</sub>-gehalte. In deze formule is het effect van de grenslaagweerstand  $r_a$  verwaarloosd.
- De stomata openen zich bij een fotosynthetische vraag, ze sluiten zich echter in respons op een hoger dampdrukdeficiet (VPD) in de buitenlucht en op een hoger atmosferisch CO<sub>2</sub>-gehalte. De formule is:  $r_s=a c_a \text{ VPD}/P_{g,c}$ . In deze formule oefent de luchtvochtigheid rechtstreeks en niet via een waterpotentiaal van bodem of blad effect uit op de stomataire weerstand. Als parameterwaarde voor de evenredigheidsfactor  $a$  is hier gekozen voor  $0,5 \cdot 10^{-3} \text{ Pa}^{-1}$ . De fotosynthetische vraag  $P_{g,c}$  is hier geformuleerd als de theoretische fotosynthesesnelheid die hoort bij  $c_i=c_a$ . De werkelijk gerealiseerde fotosynthese werd berekend bij de bijbehorende  $c_i$ -waarde:  $c_i=c_a-1,6 P r_s$ . Het additioneel effect van grenslaagweerstand  $r_a$  was hiervoor verwaarloosd.

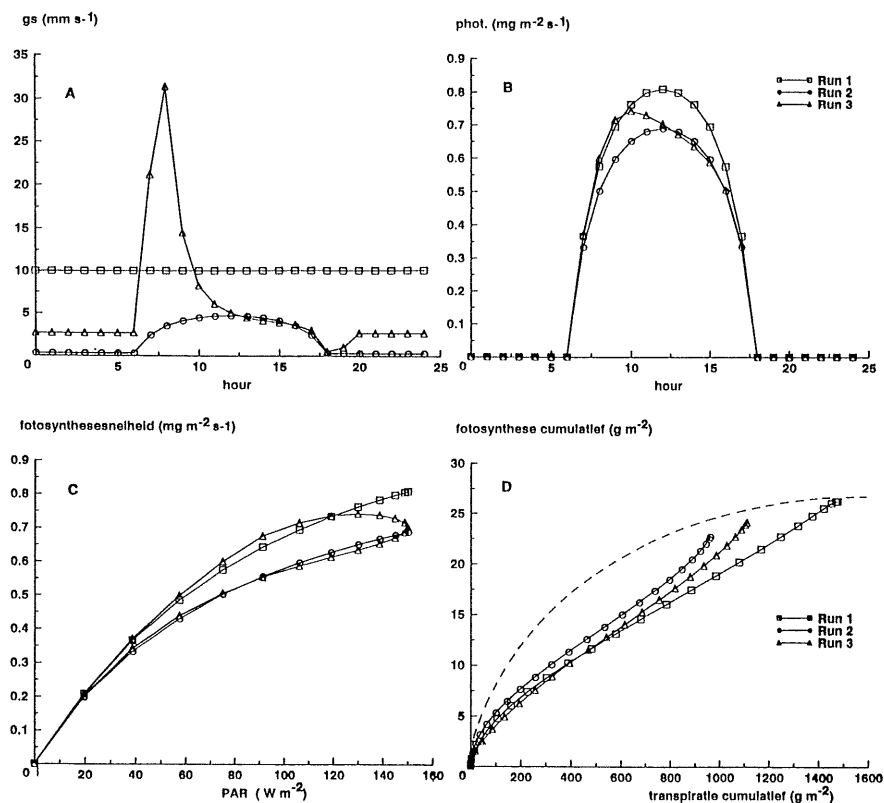
De fotosynthese volgde een hyperbolische respons op licht en CO<sub>2</sub>:

$$P = \frac{(C_i - \Gamma) r_{mes} \epsilon H}{(C_i - \Gamma) r_{mes} + \epsilon H} \quad (1)$$

waarin

- H instraling (PAR) (dagcyclus)  
 $\epsilon$  initiële lichtefficiëntie ( $0,012 \text{ mg CO}_2 \text{ J}^{-1} \text{ (PAR)}$ )  
 $c_i$  inwendig CO<sub>2</sub>-gehalte  
 $\Gamma$  CO<sub>2</sub>-compensatiepunt (50 ppm)  
 $r_{mes}$  mesofylweerstand ( $300 \text{ s m}^{-1}$ )

In combinatie met de stomataire belemmering van  $\text{CO}_2$ -diffusie ontstaat nu een kwadratische uitdrukking voor fotosynthese als functie van licht en  $\text{CO}_2$ . De berekende dynamiek van geleidbaarheid (Figuur 4.2) voor de drie situaties is constant in situatie a) en verloopt parallel aan het stralingspatroon in situatie b). Het dampdrukdeficiet is 's morgens enige tijd vrijwel gelijk aan nul, hetgeen in situatie c tot zeer hoge waarden van de geleidbaarheid leidt. Pas in de loop van de morgen ontstaat door temperatuurstijging enig dampdrukdeficiet, die om 14.00 h een maximum bereikt. Vanaf dat moment verschilt de VPD-effect-beschrijving nauwelijks van de beschrijving met constante  $c_i$ . Figuur 4.2B laat zien dat de fotosynthesesnelheid bij constant open huidmondjes bijna steeds het hoogst is en bij constant  $c_i$  het laagst. De rechtstreekse reactie op VPD leidt tot een asymmetrische dagcyclus in de fotosynthese: 's morgens vroeg een wat hogere waarde dan 's middags. De fotosynthese-lichtkromme toont nu een heel interessant patroon (Figuur 4.2C): er zijn twee takken te zien, de bovenste geldt voor open huidmondjes en de onderste voor huidmondjes met  $c_i$ -regeling.



Figuur 4.2 Stomataire geleidbaarheid (A), fotosynthesesnelheid (B), fotosynthese-lichtkromme (C) en fotosynthese versus transpiratie (D) bij drie soorten stomatair gedrag: steeds open stomata ( $\square$ ), constant  $c_i$  ( $\circ$ ), VPD-respons ( $\Delta$ ).

De VPD-respons volgt de bovenste tak 's morgens en de onderste 's middags. Er ontstaat dus een hystereselus die bij aardappel inderdaad vaak wordt waargenomen (zie Figuur 4.1). Ook bij verdamping wordt een lus waargenomen, maar die loopt net andersom (zie pijlen in Figuur 4.1) door het aandrijvende effect van VPD. Dit laatste effect geldt voor alle drie typen stomatair gedrag.

Wat betekent dit voor het dagtotaal en voor de resulterende efficiëntie van watergebruik? Dat is goed te zien aan een grafiek van de cumulatieve dagelijkse fotosynthese tegen cumulatieve transpiratie (Figuur 4.2D). Het eindpunt van deze curve geeft het dagtotaal aan en de helling de verhouding tussen assimilatie en transpiratie. Duidelijk is te zien dat de constant open huidmondjes leiden tot de hoogste dagelijkse fotosynthese, maar ten koste van meer water dan bij geregeleerde huidmondjes. Het verschil in watergebruiksefficiëntie tussen constante  $c_i$ -regeling en rechtstreekse VPD-respons is kleiner dan misschien verwacht zou worden aan de hand van Figuur 4.2A en bedraagt circa 10 % (Tabel 4.1).

Welke van deze drie manieren van regeling komt nu het meest voor? Het lijkt er op dat de afwezigheid van regeling (open huidmondjes) vooral optreedt bij de combinatie van goede watervoorziening en vrij vochtige lucht. Zodra er enige waterstress wordt ondervonden treedt de VPD-respons in werking, en in de praktijk is deze nauwelijks te onderscheiden van de constante  $c_i$ -regeling. Naast het type van de regeling is het kwantitatieve niveau van belang. Zoals in Tabel 4.1 is weergegeven kunnen ook met de  $r_s$ -constant-"regeling" assimilatiesnelheden en transpiratie-efficiënties worden bereikt die vrijwel identiek zijn aan die bij de VPD-respons, mits  $r_s$  vrij hoog wordt gekozen. Het is de lange-termijn-terugkoppeling van de watervoorziening die de strategie regelt hoe de plant zo efficiënt mogelijk met het beschikbare water omgaat.

Tabel 4.1 Dagtotaal van assimilatie (A) en transpiratie (T) van een enkel blad, gesimuleerd voor drie typen van stomataire regeling.

A, T	constante $r_s$ $r_s=100$	Constante $c_i$ $c_i=220$ ppm	VPD-respons $a=0,5 \cdot 10^{-3} \text{ Pa}^{-1}$
Transpiratie ( $\text{g m}^{-2}$ )	1475	962	1111
Assimilatie ( $\text{g m}^{-2}$ )	24,7	22,7	24,1
T/A-ratio	59,8	42,5	46,2
	$r_s=200$	$c_i=150$ ppm	$a=0,8 \cdot 10^{-3} \text{ Pa}^{-1}$
Transpiratie ( $\text{g m}^{-2}$ )	1076	590	840
Assimilatie ( $\text{g m}^{-2}$ )	23,6	17,2	21,3
T/A-ratio	45,6	34,3	39,5



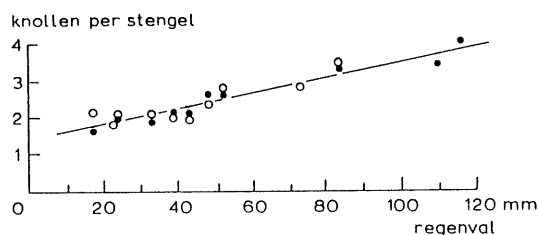
## 4.3 Lange-termijneffecten

### 4.3.1 Effecten op gewasgroei

De effecten van een vroege droogte op een beperkt aantal morfologische eigenschappen van het ras Mentor geteeld in containers onder een overkapping worden getoond in Tabel 4.2. De controleplanten werden tweemaal per week van water voorzien om de transpiratie te compenseren. De droogtebehandeling werd 43 dagen na het poten opgeheven. De vochtspanning in de bodem was inmiddels tot onder  $-0,7$  MPa gedaald. Periodieke oogsten werden uitgevoerd op dag 43, 70 en 92. Aan het eind van de vroege droogteperiode bleek dat het bladoppervlak slechts bijna de helft van dat van de controle bedroeg, vooral doordat dikkere (SLA slechts  $228 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ ) en kleinere bladeren werden gevormd, resulterend in een 20 % lagere LAR. De planten bleven gedrongen (stengellengte 34 vergeleken met 52 cm) en hadden een 36 % lagere knolopbrengst en een lagere spruit/wortelverhouding. Vier weken na het eind van de vroege droogte hadden beide behandelingen evenveel (gewicht en oppervlakte) blad. Gemiddeld hadden de aan droogte blootgestelde planten nog steeds dikker en kleiner blad, maar een hogere LAR, wat erop duidde dat de bladexpansie relatief veel groter is geweest in de herstelperiode dan de drogestofaccumulatie. Bij de eindoogst op dag 92 hadden de droogtebehandelde planten nog 14,4 groene bladeren per stengel, tegen 12,0 bij planten die niet aan vroege droogte waren onderworpen. De knolgewichten in

Tabel 4.2 De invloed van watergebrek tot 43 dagen na poten op een aantal planteigenschappen van aardappel ras Mentor. Na dag 43 is de vochtvoorziening weer op peil gebracht (Fasan en Haverkort, 1991)

Eigenschap	Oogst (dagen na poten)			
	43		70	
	Behandeling		Behandeling	
	controle	droog	controle	droog
Blad, droog (g/plant)	27,4	20,2	22,6	22,3
Bladoppervlak ( $\text{cm}^2$ /plant)	8253	4661	7663	6934
Bladgrootte ( $\text{cm}^2$ /blad)	150	108	187	140
SLA ( $\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$ droog blad)	301	228	341	297
LAR ( $\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$ plant droog)	93,1	74,2	33,8	39,0
Stengellengte (cm)	52	34	62	54
Knol, droog (g/plant)	42	27	194	140
Spruit/wortel-verhouding	17,3	15,1	21,4	20,3



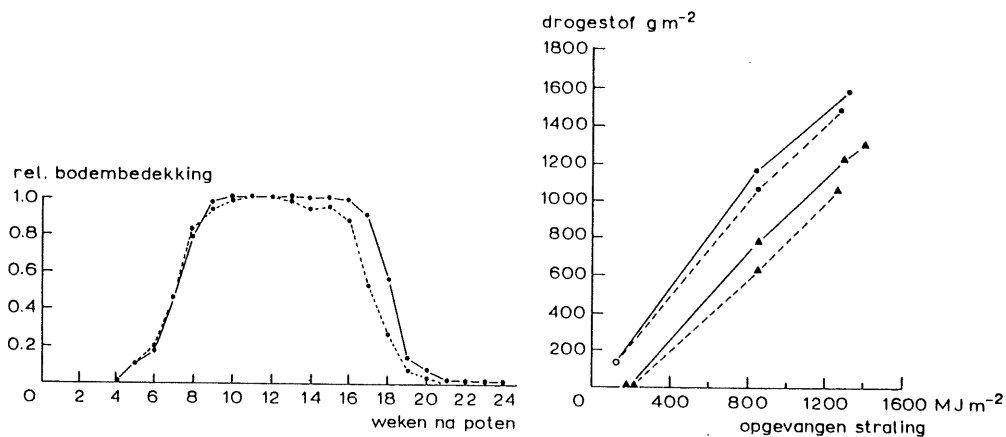
Figuur 4.3 Relatie tussen het aantal knollen per stengel en de hoeveelheid regenval gedurende de eerste 40 dagen na het poten (ras Bintje Feddemaheerd, 1975-1988 data, Haverkort et al., 1990, (O) voorgekiemd, (•) niet voorgekiemd).

de beide behandelingen verschilden intussen niet meer significant. Dus vroege droogte leidde aanvankelijk tot een groeiachterstand, welke later weer werd ingehaald. Deze waarnemingen onder semi-gecontroleerde omstandigheden komen overeen met die van Krug & Wiese (1972) onder veldomstandigheden. Vroege droogte, vanaf het poten tot enige weken na opkomst, is voor aardappel minder nadelig dan voor bijvoorbeeld graan omdat het opslagorgaan (de moederknol) veel groter is en bovendien voor initiële groei niet van imbibitie afhankelijk is.

Een korte periode van watertekort heeft in het algemeen slechts geringe invloed op de totale drogestof- en knolproductie maar kan de kwaliteit van het geoogste produkt sterk beïnvloeden, met name de knolgrootteverdeling en de knolvorm. Een kortdurend vochttekort tijdens de stoloon- en knolaanleg leidde tot een sterke vermindering van het aantal stolonen per stengel maar beïnvloedde het aantal knollen per stoloon nauwelijks, wat tot een sterke verlaging van het aantal knollen leidde (Haverkort et al., 1990). Dit verklaart de relatie tussen regenval gedurende de eerste veertig dagen na poten en het aantal knollen per stengel (Figuur 4.3). Omdat de vroege droogte nauwelijks van invloed is op de totale opbrengst, leidt deze tot minder doch grotere knollen. In de pootgoedproductie moet dus vroeg berekend worden, in de consumptieteelt wat later. Van nog grotere invloed op de kwaliteit van de aardappel is een korte heftige droogteperiode ten tijde van de knolgroei die zowel blad- als knolaanwas vrijwel tot stilstand brengt. Als na regen of beregening de groei herneemt treedt veelvuldig doorwas op, waarbij de knollen onregelmatig van vorm worden of zelfs uitlopers met nieuwe knollen worden gevormd (Bodlaender et al., 1964).

#### 4.3.2 Effecten op de opbrengstcomponenten

De grootste invloed op opbrengst en kwaliteit hebben langdurige droogteperiodes in de tweede helft van het groeiseizoen. Deze komen ook het meest voor,



Figuur 4.4 Bodembedekking en relatie tussen opgevangen straling en drogestofproductie (●), totaal; (▲), knollen; (—) beregend; (---) onberegend; naar Haverkort et al., 1992).

omdat aanvankelijk de transpiratie van het gewas nog gering is en de bodemwattvoorraad nog niet is uitgeput. In het gewas manifesteert deze droogte zich door een verminderde aanmaak van nieuw blad en door versnelde bladval, zich uitend in een versnelde veroudering. Als gevolg van de vrijwel lineaire relatie tussen onderschepte licht en de drogestofproductie leidt droogtestress tot een verminderde knolopbrengst. Bij vroege (consumptie)rassen treedt na een droogteperiode van enige weken veelal geen herstel van de groei meer op, ook al komt de vochtvoorziening weer op gang. Bij late (fabrieke)rassen is vaak nog herstel mogelijk en kunnen langere droogteperioden worden overbrugd. De invloed van beregening op bodembedekking en de relatie tussen de hoeveelheid opgevangen straling en de drogestofproductie worden getoond in Figuur 4.4. Zowel de totale hoeveelheid opgevangen straling als de efficiëntie waarmee deze wordt omgezet worden door droogte negatief beïnvloed. De belangrijkste opbrengstcomponenten zijn samengevat in de formule:

$$Y = R_i E H_i / g_{ds} \quad (2)$$

waarin:

Y verse knolopbrengst;

$R_i$  door het groene blad onderschepte zonnestraling;

E efficiëntie waarmee deze straling in drogestof wordt omgezet;

$H_i$  oogstindex

$g_{ds}$  drogestofgehalte van de knollen.

In een serie proeven in de Veenkoloniën waarin vier rassen in 1989 en in 1990 al dan niet werden beregend, werden periodieke oogsten verricht om de opbrengstcomponenten van bovenstaande formule vast te stellen. De resultaten zijn vermeld

Tabel 4.3 Relatieve waarden van de opbrengstcomponenten van onberegende velden waarbij de waarde van de beregende velden op 100 is gesteld (gemiddelden 1989 en 1990, Haverkort et al., 1992).

Oogstcomponent	Ras			
	Darwina	Desiree	Elles	Mentor
Verse knolopbrengst	55	77	80	73
Opgevangen straling	62	88	93	87
Lichtbenuttingsefficiëntie	99	99	90	97
Oogstindex	94	94	95	97
Drogestofgehalte	105	105	101	111

in Tabel 4.3. De opbrengstderving als gevolg van de droogte was het grootst bij het relatief vroege ras Darwina (-45 %) en het kleinst bij het late ras Elles (-20 %). De opbrengstderving komt voor het grootste deel op rekening van de verminderde lichtopvang doordat het gewas eerder afsterft. De lichtbenuttingsefficiëntie wordt minder beïnvloed, waarbij het opvalt dat bij rassen die sterk op droogte reageren door een verminderde lichtopvang, de efficiëntie weinig (Darwina, -1 %) en bij rassen die minder door vervroegd afsterven op droogte reageren, meer wordt beïnvloed (Elles, -10 %). Van de totale hoeveelheid geproduceerde drogestof wordt bij de eind oogst circa 75 % in de knol aangetroffen ( $H_i=0,75$ ). Door droogte zakt dit aandeel enigszins waarbij zich geen grote rasverschillen



Video-opname van wortels van aardappelplanten met cysten (*Globodera pallida*), gemaakt in het Rhizolab Wageningen.

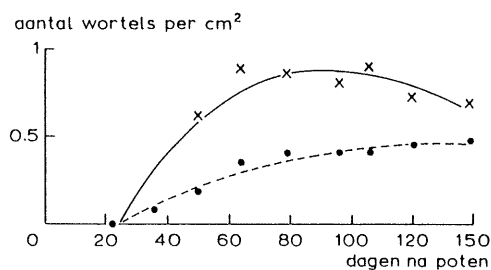
voordoen. Droogte doet het drogestofgehalte van alle plantedelen stijgen (Haverkort & Fasan, 1991), zo ook van de knollen (Tabel 4.2) en wel het sterkst bij het relatief vroege ras Mentor (+ 11 %) en het minst bij het late ras Elles (+1 %). De tolerantie van het ras Elles voor droogte berust op zijn laatheid, waardoor de efficiëntie van het bladapparaat weliswaar daalt maar waardoor langere droogteperioden worden overbrugd.

### 4.3.3 Wateropname en benutting

Voor de opname van water uit de bodem is de aanwezigheid van wortels vereist. Omdat wortels moeilijk zijn waar te nemen is er gebrek aan kennis over hun verdeling in ruimte en tijd, over hun activiteit en hoe deze door de omgeving en genotype worden beïnvloed. Resultaten van Vos en Groenwold (1986) met betrekking tot een aardappelgewas in Flevoland tonen een continue toename in bewortelingsdiepte tot 80-100 cm. Vanaf 55 dagen na opkomst begonnen van bovenaf de wortels af te sterven. Afhankelijk van het tijdstip van bemonstering varieerde de totale wortellengte van 3,4 tot 7,1 km m<sup>-3</sup>.

Het Rhizolab Wageningen staat een frekwentere studie van het wortelstelsel toe. In 1990 werden in vier compartimenten aardappels van het ras Mentor geteeld waarbij de droogtebehandeling gedurende het gehele seizoen 50% van het vocht van de optimaal van water voorziene controle kreeg toegediend. Wekelijks werden video-opnamen gemaakt op 40 posities in 12 buizen die tussen 5 en 100 cm diep in het compartiment waren geplaatst. Figuur 4.5 toont de gemiddelde aantallen waargenomen wortels tussen 30 en 100 cm diepte in het profiel in de tijd van de droge en de controlebehandeling. Omdat het vocht wekelijks van boven werd toegediend had de droge behandeling minder wortels beneden de 30 cm dan de controle.

De transpiratie-efficiëntie (aantal grammen drogestof gevormd per liter opgenomen water) laat zich berekenen uit de drogestofopbrengst bij een (periodieke) oogst en de totale hoeveelheid door het gewas opgenomen water. In de proef beschreven bij Tabel 4.2 werd de totale watergift bijgehouden door wekelijks de bakken te wegen. De aldus verkregen efficiënties zijn weergegeven



Figuur 4.5 Aantallen wortels waargenomen met een videocamera in 1990, ras Mentor ( x) controle, (●) 50% vocht van de controle).

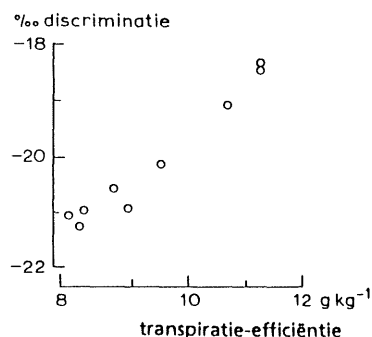
Tabel 4.4 Transpiratie-efficiënties ( $\text{g kg}^{-1}$ ) van het ras Mentor bij vroege droogte tot 43 dagen na het poten (dnp) en bij late droogte (50 % watervoorziening van de controle) vanaf 43 dnp (naar Haverkort en Fasan, 1991).

Periode (dnp)	Controle	Vroege droogte	Late droogte	LDS 0,05
0-43	7,34	9,19	7,34	0,60
0-70	8,35	8,96	9,09	0,72
0-92	7,71	8,40	9,41	0,51
43-70	9,06	8,86	10,62	0,82
70-90	5,90	7,52	11,78	0,64

in Tabel 4.4. De transpiratie-efficiëntie, die bij een ongestoord gewas circa  $8 \text{ g kg}^{-1}$  bedroeg, liep bij de vroege droogte op tot circa  $9 \text{ g kg}^{-1}$  en bij de heviger late droogte op tot bijna  $12 \text{ g kg}^{-1}$  tussen de 70 en 92 dagen na het poten.

Bij de sneller verouderende controleplanten daalde de transpiratie-efficiëntie in deze periode tot  $5,9 \text{ g kg}^{-1}$ . Uit deze gegevens blijkt dat naast de plantleeftijd (uitwendige omstandigheden kunnen hier ook een rol gespeeld hebben), de transpiratie-efficiëntie afhangt van de mate waarin de planten aan droogtestress onderhevig zijn. Farquhar & Richards (1984) relateerden de door droogte afgenomen  $^{13}\text{C}$ -discriminatie ten gevolge van de lagere interne  $\text{CO}_2$ -concentratie aan de oplopende transpiratie-efficiëntie-waarden bij tarwe. Vos & Groenwold (1989b) deden dit voor een zestal optimaal bewaterde genotypen van aardappel waarbij drie genotypen tevens aan een droogtebehandeling waren blootgesteld.

Figuur 4.6 toont de lineaire relatie die tussen deze twee parameters bestaat. Haverkort & Valkenburg (1992) toonden echter aan dat deze relatie zich kan wijzigen omdat de  $^{13}\text{C}$ -discriminatie toeneemt bij het ouder worden van de planten en afneemt in lager gelegen plantedelen (verouderend blad, stengels, stolonen, wortels of knollen), mogelijk doordat bij de respiratie extrusie van  $^{13}\text{C}$  plaats vindt.



Figuur 4.6 Relatie tussen  $^{13}\text{C}$ -discriminatie en transpiratie-efficiëntie van zes genotypen van aardappel waarvan drie mede aan droogte werden onderworpen (bovenste drie punten) (Vos en Groenwold, 1989b).

Hoewel een toename in transpiratie-efficiëntie en de afname van  $^{13}\text{C}$ -discriminatie erop duiden dat de plant efficiënter met het beschikbare bodemvocht omgaat, vormen deze waarnemingen geen indicatie voor tolerantie voor droogte. Het kan zelfs op het tegendeel wijzen omdat weinig tolerante genotypen een hogere transpiratie-efficiëntie hebben omdat ze eerder droogtesymptomen vertonen door een slechtere wateropname of een versnelde huidmondjesreactie.

#### 4.3.4 Seizoenssimulatie van droogte-effecten

Om de lange-termijneffecten van droogte op de gewasgroei te simuleren is gekozen voor aardappel met opkomstdag 130 voor het gemiddelde klimaat in De Bilt, 1960-1990, en met drie vochtbehandelingen: een overvloedige watervoorziening, een vroege droogte (geen regen tot dag 170) en een late droogte (droog vanaf dag 170). Er is gebruik gemaakt van het gewasgroeimodel SUCROS92 (van Laar et al., 1992), met drogestofverdeling, ontwikkelingssnelheid en bladveroudering voor aardappel van Spitters en Schapendonk (1990) en Bessembinder (1991). Belangrijke wijzigingen ten opzichte van deze modellen waren:

- a) bladgroei schakelt in SUCROS92 bij een LAI van 0,75 over van exponentiële sink-gelimiteerde groei naar source-gelimiteerde groei. Deze formulering is gewijzigd tot één die het minimum van beide groeilimiteringen kiest. Op een donkere dag kan de bladgroei bij een jonge plant nu wel degelijk source-gelimiteerd zijn.
- b) de vroegheidsklasse MATR (3 voor een laat en 9 voor een zeer vroeg ras) bepaalt de grenswaarde  $TS_c$  voor de temperatuursom  $TS$  (in  $^{\circ}\text{Cd}$  bij een basis-temperatuur van  $2^{\circ}\text{C}$ ) waarbij de bladsterfte begint:  
 $TS_c = 1700 - 110 \times \text{MATR}$ .  
 De bladsterfte zelf werd beschreven via een relatieve sterftesnelheid  $R_d$  in  $\text{d}^{-1}$  volgens:

$$R_d = \max(0, TS - TS_c) \cdot \min(\max(0, T_a - 2), 8/50\,000) \quad (3)$$

waarin  $T_a$  de gemiddelde dagtemperatuur is en het getal 50 000 een parameter waarvan de waarde zodanig is gekozen dat het bladsterfteproces zich over een periode van 20 dagen voltrekt.

Onder invloed van droogte daalt de grenswaarde  $TS_c$  van de temperatuursom (Bessembinder, 1991). De afnamesnelheid van deze grenswaarde van de temperatuursom is gelijk gesteld aan twee maal de accumulatiesnelheid van de gewone temperatuursom, vermenigvuldigd met  $(1 - T/T_0)$ . De invloed van deze versnelde bladsterfte was gering bij late droogte, maar zeer ingrijpend bij vroege droogte. Bij het late ras trad door droogte een vervroeging van de bladval op met circa 30 dagen, bij het vroege ras met circa 20 dagen. Daardoor kon herstel in de tweede helft van het groeiseizoen niet meer worden geëffectueerd. De simulatieresultaten voor deze omstandigheden zijn weergegeven in Tabel 4.5. De knolopbrengsten en de oogstindex vallen bij de late droogte sterk terug, omdat er in deze fase weinig assimilatie meer mogelijk is. Er is <sup>(geen)</sup>aanpassing aan droogte in het model opgenomen anders dan via gereduceerde verdamping. We zullen nu bezien wat de consequenties zijn van functionele aanpassing.

Tabel 4.5 Gesimuleerde resultaten van een SUCROS-aardappelmodel.

Parameter	Droogte					
	geen		vroeg		laat	
	Ras		Ras		Ras	
	laat	vroeg	laat	vroeg	laat	vroeg
Totale biomassa (t ha <sup>-1</sup> )	28,9	16,4	13,6	5,5	13,3	9,1
Knoldrogestof (t ha <sup>-1</sup> )	22,4	13,2	10,2	3,7	7,4	6,0
Oogstindex	0,78	0,81	0,75	0,67	0,55	0,65
Piekwaarde LAI	7,4	3,8	4,8	2,5	7,4	3,8
Transpiratie (mm)	471	283	239	105	238	166
Transpiratie-efficiëntie (g kg <sup>-1</sup> )	6,33	5,99	5,92	5,52	5,95	5,85

Een vorm van functionele aanpassing is dat door sluiting van de huidmondjes de verdamping wordt gereduceerd. In de standaardversie van SUCROS wordt aangenomen dat de transpiratie/assimilatieverhouding constant blijft, dat wil zeggen dat transpiratie en assimilatie in dezelfde mate worden gereduceerd. Het is in principe mogelijk om de gedetailleerde effecten van stomataire sluiting in het model op te nemen, maar dat wordt dan veel ingewikkelder dan SUCROS. Daarom is ervoor gekozen om de rechtlijnige relatie tussen relatieve transpiratie en relatieve fotosynthese te vervangen door een kromlijnige (onderbroken lijn in Figuur 4.2):

$$P = P_0 \left( \frac{T}{T_0} \right) \frac{m}{\left\{ (m-1) \left( \frac{T}{T_0} \right) + 1 \right\}} \quad (4)$$

De parameter  $m$  geeft aan in welke mate de assimilatie/transpiratie-verhouding maximaal kan verbeteren bij zeer sterk gereduceerde verdamping. In de standaard SUCROS-versie is  $m=1$ . Uit Tabel 4.1 valt af te leiden dat 2 een redelijke schatting is voor  $m$  gebaseerd op de situatie met VPD-respons en  $a=0,05$  bij aardappelen. De verhouding  $T/T_0$  (actuele gedeeld door potentiële transpiratie) daalde in simulaties tot een minimum van circa 0,2 gedurende enkele tientallen dagen. In de aangepaste versie betekent dat een vermenigvuldigingsfactor voor de fotosynthese van ongeveer 0,4. Deze verbetering in efficiëntie van het watergebruik onder invloed van droogte is aanzienlijk (van 5,99 naar 7,09 g kg<sup>-1</sup>, Tabel 4.6). De transpiratie zelf is niet gewijzigd en de hogere opbrengst komt geheel voor rekening van de verbeterde watergebruiksefficiëntie. De maximale verbetering van deze efficiëntie was weliswaar heel hoog, op 100 %, gesteld, maar toch blijkt



Tabel 4.6 Gesimuleerde resultaten van een SUCROS-aardappelmodel, bij verdubbeling van de assimilatie/transpiratie-verhouding bij extreme droogte.

Parameter	Droogte					
	geen		vroeg		laat	
	Ras		Ras		Ras	
	laat	vroeg	laat	vroeg	laat	vroeg
Totale biomassa (t ha <sup>-1</sup> )	28,9	16,4	16,2	7,1	15,9	10,2
Knoldrogestof (t (ha <sup>-1</sup> ))	22,4	13,2	11,8	4,9	9,8	7,0
Oogstindex	0,78	0,81	0,73	0,69	0,61	0,69
Transpiratie (mm)	471	283	240	109	238	166
Transpiratie efficiëntie (g kg <sup>-1</sup> )	6,33	5,99	6,99	6,85	7,09	6,45

de uiteindelijke verbetering niet meer dan 10 tot 20 %. Dit resultaat kan worden verklaard doordat de mate van verbetering gekoppeld is aan de mate van droogte. Het zou natuurlijk veel effectiever zijn om een verbetering te hebben onder goede omstandigheden en niet alleen onder slechte wanneer er toch weinig meer te halen is.

#### 4.4 Slotbeschouwing

De resultaten van het beschreven simulatie-experiment duiden op mogelijkheden voor verbetering van de transpiratie-efficiëntie van veldgewassen. Als voor de gehele groeiperiode een reductie van de transpiratie wordt opgelegd (er is dan sprake van een gewas met andere eigenschappen) leidt dit in combinatie met een kromlijnige verband tussen  $T/T_0$  en  $P/P_0$  automatisch tot een overall verbetering van de transpiratie-efficiëntie. Echter de fotosynthese daalt dan ook, zij het minder waardoor (hoewel de waterbenuttingsefficiëntie verbetert) de netto opbrengst toch nog verslechtert zelfs onder omstandigheden van droogte. De achterliggende reden is dat de groeiduur niet voldoende toenam om de daling te compenseren. Bij een beter gekozen combinatie van wijzigingen van gewaseigenschappen zou de verbeterde transpiratie-efficiëntie zeker wel tot zijn recht hebben kunnen komen. Dat betekent dat selectie op watergebruik alleen, bijvoorbeeld aan de hand van koolstofisotopenverhoudingen, contraproductief zou werken. Deze conclusie is een aanvulling op die van Spitters en Schapendonk (1990), die waarschuwen tegen veredeling op lage transpiratie alleen. Een verbeterde transpiratie-efficiëntie moet niet door een toename van de stomataire weerstand worden bereikt, maar door toename van de fotosynthesecapaciteit bij gelijke stomataire weerstand. Dat kan alleen door daling van het inwendig CO<sub>2</sub>-gehalte in het blad, tegelijk met een verhoogde mesofylgeleidbaarheid. Hoe dit

verder uitwerkt is niet modelmatig onderzocht omdat dit nog verdere aanpassing van SUCROS vereist.

Hoe ingewikkelder het model, hoe lastiger de terugkoppelingen. Dat is natuurlijk ook in de werkelijkheid zo. Een optimaliseringsmethodiek zou een hulpmiddel kunnen zijn bij het zoeken naar die combinatie van plantparameterwaarden die gegeven de groei-omstandigheden gemiddeld de beste opbrengsten zal geven.

#### *Dankbetuiging*

Aan dit onderzoek is door middel van gesprekken en mondelinge informatieverstrekking bijgedragen door Marcel van Oijen, Peter Kooman en Martin van Ittersum. De figuren werden getekend door Co Engelsman. Herman van Keulen wordt van harte bedankt voor zijn vele aanwijzingen in het manuscript.

## 4.5 Literatuur

Bessembinder, J.J.E., 1991.

Simulation of the influence of water stress on the dry matter production of potato. *Afstudeerverslag TPE*.

Bodlaender, K.B.A. 1986.

Effects of drought on water use, photosynthesis and transpiration of potatoes. 1. Drought resistance and water use. In: A.G.B. Beekman (Ed.) *Potato Research of tomorrow*. PUDOC, Wageningen, 44-54.

Bodlaender, K.B.A., C. Lugt & J. Marinus, 1964.

The induction of second-growth in potato tubers. *European Potato Journal* 7, 57-71.

Bodlaender, K.B.A., M. van de Waart & J. Marinus, 1986.

Effects of drought on water use, photosynthesis and transpiration of potatoes. 2. Drought, photosynthesis and transpiration. In: A.G.B. Beekman (Ed.) *Potato Research of tomorrow*. PUDOC, Wageningen, 44-54.

Caemmerer, S. Von & G.D. Farquhar, 1981.

Some relations between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153, 376-387.

Dainty, J., 1976.

Water relations in plant cells. In: U. Luetge & M.G. Pitman (Eds.): *Transport in plants II, part A Cells*; *Encyclopedia of Plant Physiology New Series Volume 2*. Springer Verlag, Berlin, 13-16.

Farquhar, G.D. & R.A. Richards, 1984.

Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency in wheat genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology* 11, 539-552.

Haverkort, A.J., M. Boerma, R. Velema & M. van de Waart, 1992.

The influence of drought and cyst nematodes on potato growth. 4. Effects on crop growth under field conditions of four cultivars differing in tolerance. *Netherlands Journal of Plant Pathology* 98, 179-191.

Haverkort, A.J. & T. Fasan, 1991.

The influence of cyst nematodes and drought on potato growth. 2. Effects on plant water relations under semi-controlled conditions. *Netherlands Journal of Plant Pathology* 97, 162-170.

Haverkort, A.J. & G.W. Valkenburg, 1992.

The influence of cyst nematodes and drought on potato growth. 3. Effects on carbon isotope fractionation. *Netherlands Journal of Plant Pathology* 98, 12-20.

- Haverkort, A.J., M. van de Waart & K.B.A. Bodlaender, 1989.  
The effect of early drought stress on numbers of tubers and stolons of potato in controlled and field conditions. *Potato Research* 33, 89-96.
- Keulen, H. van & H.H. van Laar, 1986.  
The relation between water use and crop production. In: H. van Keulen & J. Wolf (Eds). *Modelling of agricultural production: weather, soils and crops. Simulation Monographs*, Pudoc, Wageningen, 117-129.
- Krug, H. & W. Wiese, 1972.  
Einfluss der Bodenfeuchte auf Entwicklung und Wachstum der Kartoffelpflanzen. *Potato Research* 15, 354-364.
- Laar, H.H. van, J. Goudriaan & H. van Keulen (Eds.)  
Simulation of crop growth for potential and water limited production situations (as applied to spring wheat). *Simulation Reports CABO-TT no. 27, CABO-DLO/TPE-WAU, Wageningen*, 72 pp.
- Schapendonk, A.H.C.M., C.J.T. Spitters & P.J. Groot, 1989.  
Effects of water stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of five potato cultivars. *Potato Research* 32, 17-32.
- Spitters, C.J.T., A.E.F. Neele & A.H.C.M. Schapendonk, 1989.  
Crop physiological components of tuber yield and their use in potato breeding. In: K.M. Louwes, H.A.J.M. Toussaint & L.M.W. Dellaert (eds.) *Parental line breeding and selection in potato breeding. Pudoc Wageningen*, 51-60.
- Spitters, C.J.T. & A.H.C.M. Schapendonk, 1990.  
Evaluation of breeding strategies for drought tolerance in potato by means of crop growth simulation. *Plant and Soil* 123, 193-203.
- Vos, J., 1985.  
Research on water relations and stomatal conductance in potatoes. I. An introduction to concepts, techniques and procedures. II. A comparison of three varieties differing in drought tolerance. In: A.G.B. Beekman, K.M. Louwes, L.M.W. Dellaert & A.E.F. Neele (eds.) *Potato Research of Tomorrow. Pudoc, Wageningen*, 17-35.
- Vos, J. & J. Groenwold, 1986.  
Root growth of potato crops on a marine- clay soil. *Plant and Soil* 94, 17-33.
- Vos, J. & J. Groenwold, 1989a.  
Characteristics of photosynthesis and conductance of potato canopies and the effects of cultivar and transient drought. *Field Crops Research* 20, 237-250.
- Vos, J. & J. Groenwold, 1989b.  
Genetic differences in water-use efficiency, stomatal conductance and carbon isotope fractionation in potato. *Potato Research* 32, 113-121.
- Vos, J. & P.J. Oyarzun, 1987.  
Photosynthesis and stomatal conductance of potato leaves. - effects of leaf age, irradiance and leaf water potential. *Photosynthesis Research* 11, 253-264.
- Vos, J. & P.J. Oyarzun, 1988.  
Water relations of potato leaves. II. Pressure-volume analysis and inferences about the constancy of the apoplastic fraction. *Annals of Botany* 62, 449-454.