

BIBLIOTHEEK
STARINGGEBOUW

Enkele aspecten van de invloed van het uitdrogen van de
grond op komkommer- en tomatenplanten

F. W. T. Penning de Vries

Nota's van het Instituut zijn in principe interne communicatiemid-
delen, dus geen officiële publikaties.

Hun inhoud varieert sterk en kan zowel betrekking hebben op een
eenvoudige weergave van cijferreeksen, als op een concluderende
discussie van onderzoeksresultaten. In de meeste gevallen zullen
de conclusies echter van voorlopige aard zijn omdat het onder-
zoek nog niet is afgesloten.

Bepaalde nota's komen niet voor verspreiding buiten het Instituut
in aanmerking.



17-07265
11 FEB. 1998

Inleiding

De reactie van planten op een verandering van de waterpotentiaal in de grond werd bestudeerd door onder anderen LOUSTALOT (1945), BROUWER and CLAEYS (1961), SLATYER (1961), BROUWER (1963) en WEATHERLEY (1965). Er zijn echter nog weinig gegevens bekend over de invloed van de waterpotentiaal op de waterhuishouding van komkommer- en tomatenplanten (SLATYER, 1957; BIERHUIZEN en PLOEGMAN, 1967; PLOEGMAN en BIERHUIZEN, 1968). Een uitdrogingsproef* met komkommers en tomaten werd daarom uitgevoerd in combinatie met twee luchttemperaturen en twee lichtkwaliteiten.

Bij een onderzoek naar de invloed van de waterpotentiaal in de bodem moet een onderscheid gemaakt worden tussen momentane effecten (zoals verlaging van de transpiratie en de groeisnelheid) en integrale effecten (zoals de totale opbrengst en het totale waterverbruik) die het gevolg zijn van momentane effecten. Voor de plantenfysiologie zijn vooral de eerste interessant, terwijl voor de economie voornamelijk de integrale effecten belangrijk zijn.

Door het uitdrogen van de grond vermindert de beschikbare hoeveelheid water voor de plant. Een van de momentane reacties van de plant op het uitdrogen is de sluiting van de stomata, waardoor de transpiratie daalt. Een overmatige onttrekking van water aan het weefsel wordt hierdoor tegengegaan, waarbij tevens de grond langzamer uitdroogt. Door het sluiten van de stomata verminderen de transpiratie- en de fotosynthesesnelheid, omdat zowel water als koolzuurmoleculen via deze openingen diffunderen. Het geheel of ten dele sluiten veroorzaakt een verhoging van de diffusieweerstand (hetgeen gelijk is aan een verlenging van de 'diffusion path length' in de terminologie van DE WIT, 1958, e. a.) en daar zowel de transpiratie als de fotosynthese als een passief en volgens fysische wetten verlopend transport beschreven kan worden (PENMAN en SCHOFIELD, 1951) nemen beide af bij verhoging van de stomataire weerstand.

De transpiratie van een plant kan met de volgende formules worden aangegeven:

$$T = \iint_{00}^{xy} TS. dx. dy \quad (1)$$

* Deze proef vormt een deel van het doctoraalonderzoek botanie, dat werd verricht op het Instituut voor Cultuurtechniek en Waterhuishouding te Wageningen o.l.v. dr.ir. J. F. Bierhuizen in de periode van januari tot juli 1968.

... (1) ... (2) ... (3) ... (4) ... (5) ... (6) ... (7) ... (8) ... (9) ... (10) ... (11) ... (12) ... (13) ... (14) ... (15) ... (16) ... (17) ... (18) ... (19) ... (20) ... (21) ... (22) ... (23) ... (24) ... (25) ... (26) ... (27) ... (28) ... (29) ... (30) ... (31) ... (32) ... (33) ... (34) ... (35) ... (36) ... (37) ... (38) ... (39) ... (40) ... (41) ... (42) ... (43) ... (44) ... (45) ... (46) ... (47) ... (48) ... (49) ... (50) ... (51) ... (52) ... (53) ... (54) ... (55) ... (56) ... (57) ... (58) ... (59) ... (60) ... (61) ... (62) ... (63) ... (64) ... (65) ... (66) ... (67) ... (68) ... (69) ... (70) ... (71) ... (72) ... (73) ... (74) ... (75) ... (76) ... (77) ... (78) ... (79) ... (80) ... (81) ... (82) ... (83) ... (84) ... (85) ... (86) ... (87) ... (88) ... (89) ... (90) ... (91) ... (92) ... (93) ... (94) ... (95) ... (96) ... (97) ... (98) ... (99) ... (100) ...

... (101) ... (102) ... (103) ... (104) ... (105) ... (106) ... (107) ... (108) ... (109) ... (110) ... (111) ... (112) ... (113) ... (114) ... (115) ... (116) ... (117) ... (118) ... (119) ... (120) ... (121) ... (122) ... (123) ... (124) ... (125) ... (126) ... (127) ... (128) ... (129) ... (130) ... (131) ... (132) ... (133) ... (134) ... (135) ... (136) ... (137) ... (138) ... (139) ... (140) ... (141) ... (142) ... (143) ... (144) ... (145) ... (146) ... (147) ... (148) ... (149) ... (150) ... (151) ... (152) ... (153) ... (154) ... (155) ... (156) ... (157) ... (158) ... (159) ... (160) ... (161) ... (162) ... (163) ... (164) ... (165) ... (166) ... (167) ... (168) ... (169) ... (170) ... (171) ... (172) ... (173) ... (174) ... (175) ... (176) ... (177) ... (178) ... (179) ... (180) ... (181) ... (182) ... (183) ... (184) ... (185) ... (186) ... (187) ... (188) ... (189) ... (190) ... (191) ... (192) ... (193) ... (194) ... (195) ... (196) ... (197) ... (198) ... (199) ... (200) ...

... (201) ... (202) ... (203) ... (204) ... (205) ... (206) ... (207) ... (208) ... (209) ... (210) ... (211) ... (212) ... (213) ... (214) ... (215) ... (216) ... (217) ... (218) ... (219) ... (220) ... (221) ... (222) ... (223) ... (224) ... (225) ... (226) ... (227) ... (228) ... (229) ... (230) ... (231) ... (232) ... (233) ... (234) ... (235) ... (236) ... (237) ... (238) ... (239) ... (240) ... (241) ... (242) ... (243) ... (244) ... (245) ... (246) ... (247) ... (248) ... (249) ... (250) ...

... (251) ... (252) ... (253) ... (254) ... (255) ... (256) ... (257) ... (258) ... (259) ... (260) ... (261) ... (262) ... (263) ... (264) ... (265) ... (266) ... (267) ... (268) ... (269) ... (270) ... (271) ... (272) ... (273) ... (274) ... (275) ... (276) ... (277) ... (278) ... (279) ... (280) ... (281) ... (282) ... (283) ... (284) ... (285) ... (286) ... (287) ... (288) ... (289) ... (290) ... (291) ... (292) ... (293) ... (294) ... (295) ... (296) ... (297) ... (298) ... (299) ... (300) ...

$$TS = \frac{e_{\max} - e_{\text{act}}}{R_l + R_b} \quad (2)$$

$$R_b = \frac{1}{\frac{1}{R_s} + \frac{1}{R_c}} \quad (3)$$

waarin:

- T = de totale transpiratie van het oppervlak y in de tijd x (g)
 TS = de transpiratiesnelheid ($\text{g cm}^{-2} \text{sec}^{-1}$)
 x = de totale tijd gedurende welke transpiratie plaatsvindt (sec)
 y = het totale oppervlak waarvan transpiratie plaatsvindt (cm^2)
 e_{\max} = de verzadigingsdampspanning bij de heersende bladtemperatuur
 (mm Hg omgerekend in g cm^{-3})
 e_{act} = de waterdampspanning in de onbeïnvloede luchtmassa (mm Hg omgerekend in g cm^{-3})
 R_l = de diffusieweerstand van de laminaire luchtlaag tussen het blad en de onbeïnvloede luchtmassa (sec cm^{-1})
 R_b = de diffusieweerstand om van de plaats waar het water verdampt, het mesophyl, tot juist buiten het blad te geraken;
 deze is samengesteld uit:
 R_s de diffusieweerstand van de stomata; deze is variabel (sec cm^{-1})
 R_c de diffusieweerstand van de cuticula (sec cm^{-1}).

(De formules (2) en (3) zijn volgens SLATYER en BIERHUIZEN, 1964).

Ter vereenvoudiging wordt aangenomen dat TS in formule (1) over het gehele bladoppervlak gelijk is en zich niet wijzigt binnen het verloop van een lichtperiode. (1) kan dan geschreven worden als:

$$T = TS \cdot x \cdot y \quad (4)$$

De fotosynthese is een biochemisch proces, waarvan de snelheid in hoge mate bepaald wordt door de diffusiesnelheid van het in de lucht aanwezige koolzuur. Door de respiratie van de plant wordt een deel van de gefixeerde hoeveelheid CO_2 weer vrijgemaakt. Op dezelfde wijze als de transpiratie kan de netto-fotosynthese van een plant met enkele formules worden beschreven:

$$P = \iint_{00}^{xy} PS \cdot dx \cdot dy \quad (5)$$

(S)

1967-68

1968-69

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

(1)

(2)

(3)

(4)

(5)

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

(S)

1967-68

$$PS = \frac{c_1 - c_m}{R'_1 + R'_b} \quad (6)$$

$$R'_b = \frac{1}{\frac{1}{R'_s} + \frac{1}{R'_c}} + R'_m \quad (7)$$

waarin:

- P** = de totale hoeveelheid gefixeerde CO₂ van oppervlak *y* in de tijd *x* (g)
PS = de fotosynthesesnelheid op een bepaalde plaats en op een bepaald tijdstip (g cm⁻² sec⁻¹)
x = als in formule (1)
y = als in formule (1)
c₁ = de CO₂-concentratie buiten het blad in de onbeïnvloede luchtmasa (g cm⁻³)
c_m = de CO₂-concentratie aan het einde van de diffusieweg in het mesophyl (g cm⁻³)
R'₁ = de diffusieweerstand van de laminaire luchtlaag tussen het blad en de onbeïnvloede luchtmasa (sec cm⁻¹)
R'_b = de totale diffusieweerstand om van net buiten het blad tot bij de plaatsen te komen, waar het CO₂ gefixeerd wordt; samengesteld uit:
R'_s de diffusieweerstand van de stomata; deze is variabel (sec cm⁻¹)
R'_c de diffusieweerstand van de cuticula (sec cm⁻¹)
R'_m de diffusieweerstand van de lucht in de intercellulaire holtes in het mesophyl (sec cm⁻¹).

(Het accentteken bij de diffusieweerstanden geeft aan dat de weerstand op CO₂ moleculen betrekking heeft).

Naar analogie met (1) kan ook (5) vereenvoudigd worden tot:

$$P = PS \cdot x \cdot y \quad (8)$$

en omdat R'_c als zeer groot wordt beschouwd kan deze in (7) weggelaten worden:

$$R'_b = R'_s + R'_m \quad (9)$$

(De formules (6) en (9) zijn volgens SLATYER en BIERHUIZEN, 1964).

(b)

$$\frac{1}{1 + \frac{1}{x}}$$

(c)

$$\frac{1}{1 + \frac{1}{x^2}}$$

1000

De afgeleide van $f(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x}}$ is $f'(x) = \frac{1}{(1 + \frac{1}{x})^2}$. De afgeleide van $g(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^2}}$ is $g'(x) = \frac{2}{(1 + \frac{1}{x^2})^2}$.

De afgeleide van $h(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^3}}$ is $h'(x) = \frac{3}{(1 + \frac{1}{x^3})^2}$. De afgeleide van $i(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^4}}$ is $i'(x) = \frac{4}{(1 + \frac{1}{x^4})^2}$.

De afgeleide van $j(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^5}}$ is $j'(x) = \frac{5}{(1 + \frac{1}{x^5})^2}$. De afgeleide van $k(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^6}}$ is $k'(x) = \frac{6}{(1 + \frac{1}{x^6})^2}$.

De afgeleide van $l(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^7}}$ is $l'(x) = \frac{7}{(1 + \frac{1}{x^7})^2}$. De afgeleide van $m(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^8}}$ is $m'(x) = \frac{8}{(1 + \frac{1}{x^8})^2}$.

De afgeleide van $n(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^9}}$ is $n'(x) = \frac{9}{(1 + \frac{1}{x^9})^2}$. De afgeleide van $o(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^{10}}}$ is $o'(x) = \frac{10}{(1 + \frac{1}{x^{10}})^2}$.

De afgeleide van $p(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^{11}}}$ is $p'(x) = \frac{11}{(1 + \frac{1}{x^{11}})^2}$. De afgeleide van $q(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^{12}}}$ is $q'(x) = \frac{12}{(1 + \frac{1}{x^{12}})^2}$.

De afgeleide van $r(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^{13}}}$ is $r'(x) = \frac{13}{(1 + \frac{1}{x^{13}})^2}$. De afgeleide van $s(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^{14}}}$ is $s'(x) = \frac{14}{(1 + \frac{1}{x^{14}})^2}$.

De afgeleide van $t(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^{15}}}$ is $t'(x) = \frac{15}{(1 + \frac{1}{x^{15}})^2}$. De afgeleide van $u(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^{16}}}$ is $u'(x) = \frac{16}{(1 + \frac{1}{x^{16}})^2}$.

De afgeleide van $v(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^{17}}}$ is $v'(x) = \frac{17}{(1 + \frac{1}{x^{17}})^2}$. De afgeleide van $w(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^{18}}}$ is $w'(x) = \frac{18}{(1 + \frac{1}{x^{18}})^2}$.

De afgeleide van $x(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^{19}}}$ is $x'(x) = \frac{19}{(1 + \frac{1}{x^{19}})^2}$. De afgeleide van $y(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^{20}}}$ is $y'(x) = \frac{20}{(1 + \frac{1}{x^{20}})^2}$.

De afgeleide van $z(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^{21}}}$ is $z'(x) = \frac{21}{(1 + \frac{1}{x^{21}})^2}$. De afgeleide van $aa(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^{22}}}$ is $aa'(x) = \frac{22}{(1 + \frac{1}{x^{22}})^2}$.

De afgeleide van $ab(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^{23}}}$ is $ab'(x) = \frac{23}{(1 + \frac{1}{x^{23}})^2}$. De afgeleide van $ac(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^{24}}}$ is $ac'(x) = \frac{24}{(1 + \frac{1}{x^{24}})^2}$.

De afgeleide van $ad(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^{25}}}$ is $ad'(x) = \frac{25}{(1 + \frac{1}{x^{25}})^2}$. De afgeleide van $ae(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^{26}}}$ is $ae'(x) = \frac{26}{(1 + \frac{1}{x^{26}})^2}$.

De afgeleide van $af(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^{27}}}$ is $af'(x) = \frac{27}{(1 + \frac{1}{x^{27}})^2}$. De afgeleide van $ag(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^{28}}}$ is $ag'(x) = \frac{28}{(1 + \frac{1}{x^{28}})^2}$.

De afgeleide van $ah(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^{29}}}$ is $ah'(x) = \frac{29}{(1 + \frac{1}{x^{29}})^2}$. De afgeleide van $ai(x) = \frac{1}{1 + \frac{1}{x^{30}}}$ is $ai'(x) = \frac{30}{(1 + \frac{1}{x^{30}})^2}$.

Een waarde voor de diffusieweerstand van de luchtlaag (R_1 en R'_1) kan gevonden worden uit gegevens van RASCHKE (1956), GAASTRA (1959) en KUIPER (1961). Over de cuticula en mesophylweerstand zijn gegevens bekend van GAASTRA (1959, 1963), PENMAN en SCHOFIELD (1954), KUIPER (1961), SLATYER en BIERHUIZEN (1964) en BIERHUIZEN en SLATYER (1964).

Door het totale waterverbruik te delen door de totale produktie per plant wordt de transpiratieverhouding gevonden, die DE WIT (1958) van grote waarde acht.

Tegelijk met het materietransport heeft er ook energietransport van en naar de plant plaats. De plant absorbeert stralingsenergie (ASE) en zendt zelf weer langgolvlige straling (LSE) uit. Indien de plant verschilt in temperatuur met de omgeving, hetgeen bij bladeren dikwijls optreedt, heeft dit een warmtestroming (WE) tot gevolg. De transpiratie onttrekt warmte aan het bladoppervlak (VE) en een klein deel van de geabsorbeerde hoeveelheid energie wordt in fotosyntheseprodukten vastgelegd (FE). Verwaarloosbaar klein zijn de hoeveelheden energie die betrokken zijn bij de respiratie in de plant en die opgeslagen kunnen worden in het blad bij een temperatuurverandering. De energiebalans van een plant kan derhalve in de volgende formule worden weergegeven (RASCHKE, 1956, 1960):

$$ASE = LSE + WE + VE + FE \quad (10)$$

De term ASE omvat alle opvallende straling, de langgolvlige (LS), maar vooral de kortgolvlige straling (KS) minus de hoeveelheid die hiervan wordt gereflecteerd door het bladoppervlak. De reflectiecoëfficiënt (a) van langgolvlige straling bedraagt ongeveer 0,01 tot 0,05 en voor kortgolvlige straling ongeveer 0,10 tot 0,40. In een formule samengevat:

$$ASE = (1 - a_{LS}) \cdot LS + (1 - a_{KS}) \cdot KS \quad (11)$$

Een schatting kon worden gemaakt over de energiebalans voor gehele planten, waarbij ieder van de constituerende factoren afzonderlijk gemeten en/of berekend werden. Ook de efficiëntie van het lichtgebruik $FE (KS)^{-1}$ en de 'Bowen ratio', β , $WE \cdot (VE)^{-1}$ konden hieruit worden bepaald. De 'Bowen ratio' geeft informatie over de watervoorziening van de planten: bij het sluiten van de stomata daalt de transpiratie en dus VE, waardoor de bladtemperatuur en daarmee WE zal stijgen en de 'Bowen ratio' groter wordt.

Materiaal en methode van onderzoek

Komkommerplanten (*Cucumis sativus* var. *Sporu*) en tomatenplanten (*Lycopersicum esculentum* var. *Moneymaker*) werden ongeveer 5 weken na het uitzaaïen gedurende 4 tot 6 weken geobserveerd tijdens een uitdrogingsproef. Iedere plant stond in een asbest pot welke gevuld was met circa 10 kg grond. Deze grond bestond uit een mengsel van zand, klei en bladaarde in de verhouding 1 : 2 : 1. In fig. 1 is de relatie gegeven tussen het watergehalte van deze grond in volume- en gewichtsprocenten en de waterpotentiaal in een pF-schaal*. In deze grond is tussen pF 1 (de waterpotentiaal, ψ_{bodem} is 0.01 bar**) en pF 2.5 (0.3 bar) ongeveer 14 volumeprocent water beschikbaar; tussen pF 1 en het verwelkingspunt pF 4.2 (16 bar) is ongeveer 30 volumeprocent beschikbaar.

Verdamping van de pot werd tegengegaan door een laag fijn grind van ongeveer 2 cm dikte, hetgeen bij controle voldoende bleek.

Het onderzoek werd uitgevoerd bij twee temperaturen en twee lichtkwaliteiten in twee klimaatcellen (tabel 1).

Tabel 1.

	Temperatuur		Rel. luchtvochtigheid		Lichtkwaliteit
	dag	nacht	dag	nacht	
komkommer	24°C	21°C	60-65%	60-65%	Philips HPLR 400 W Philips TL 33 120 W
	20°C	18°C	70-75%	70-75%	Philips HPLR 400 W Philips TL 33 120 W
Tomaat	24°C	21°C	60-65%	60-65%	Philips HPLR 400 W Philips TL 33 120 W
	20°C	18°C	70-75%	70-75%	Philips HPLR 400 W Philips TL 33 120 W

Elke behandeling bestond uit een groep van vier controleplanten en vier proefplanten met een toelaatbare uitdrogingsgrens van pF 2.5 respectievelijk pF 4.2. Bij het bereiken van de uitdrogingsgrens werden de potten met kraanwater geïrrigeerd tot pF 1.

De windsnelheid in de klimaatcellen fluctueerde van 5 tot 40 cm sec⁻¹ met een gemiddelde van 20 cm sec⁻¹. De geconditioneerde lucht werd vanuit

* pF is $10 \log (-\text{waterpotentiaal in cm water})$

** 1 bar = 0.987 atm = 987 cm waterdruk. Correct zou zijn de waterpotentiaal met negatieve getallen aan te geven, daar er geen overdruk maar een onderdruk heerst. De gewoonte is echter juist tegengesteld.

waterpotentiaal
in bar en in pF-eenheden

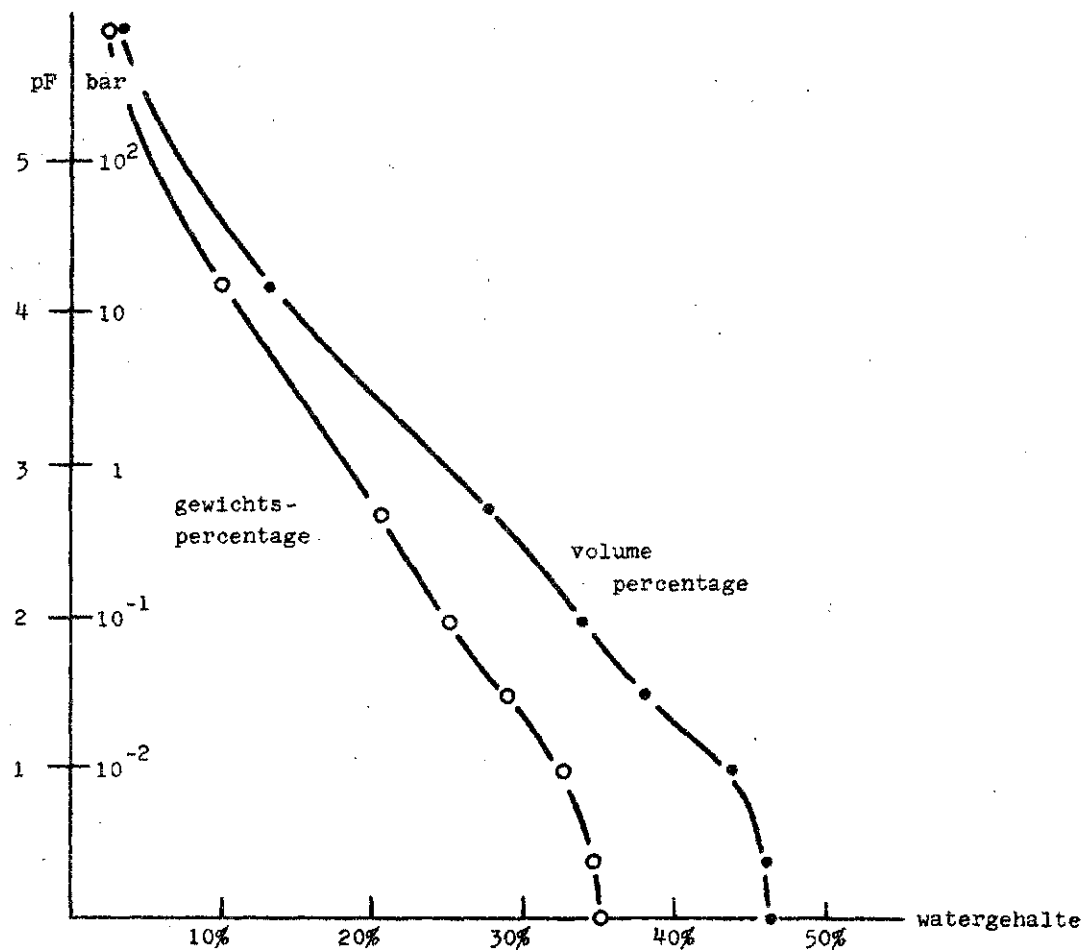


Fig.1. De relatie tussen het watergehalte van de grond en de waterpotentiaal, uitgedrukt in bar en in pF

relatieve
bladlengtegroei

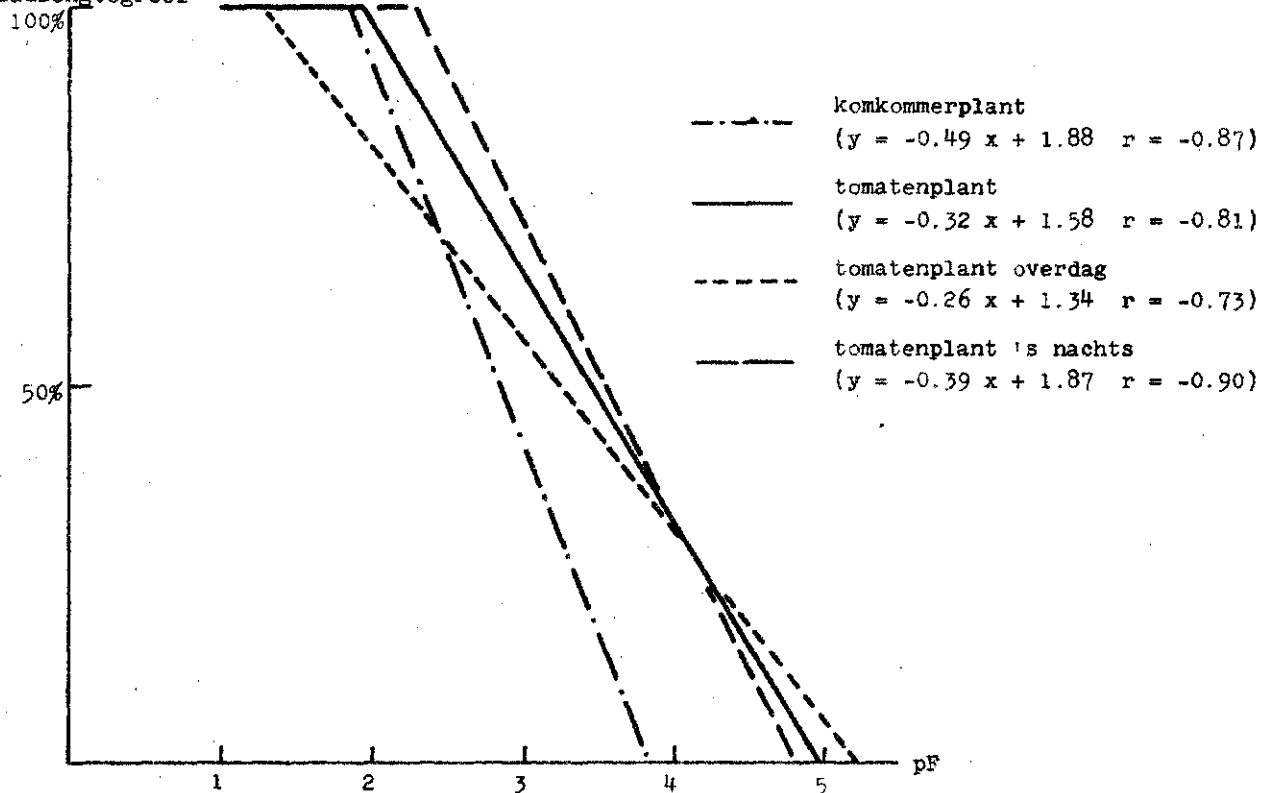


Fig.2. De bladlengtegroei van de proefplant, gegeven in procenten van de controleplant, in relatie tot de waterpotentiaal, uitgedrukt in pF.

de omgeving aangezogen, waardoor aangenomen werd dat het koolzuurgehalte een waarde van 300 p. p. m. bedroeg.

Twee weken voor het experiment werden alle planten regelmatig met water begoten en geplaatst in een cel bij 20°C en circa 70% relatieve luchtvochtigheid, teneinde een goede doorworteling en een zoveel mogelijk gelijkwaardig uitgangsmateriaal te verkrijgen. Tijdens het experiment werden de planten omhoog geleid langs een stok, terwijl jonge zijscheuten werden verwijderd.

De verrichte metingen zijn:

1. De temperatuur en de relatieve luchtvochtigheid in de klimaatcellen werden continu geregistreerd op een thermohygrograaf. De windsnelheid en de stralingsintensiteit werden aan het begin van de proef vastgesteld met een hittedraad-anemometer respectievelijk met een netto-stralingsmeter.
2. Het wegen van de pot. Het drooggewicht van de grond is bekend, zodat uit het gemeten natgewicht het watergehalte van de grond berekend kan worden. Met behulp van fig. 1 kan het watergehalte van de grond in een waterpotentiaal worden uitgedrukt.

Het verschil tussen twee gewichtswaarnemingen is gelijk aan het gewicht van het verdampte water in de betreffende periode en hieruit kan de transpiratie per dag berekend worden.

Het wegen werd een tot twee maal per week uitgevoerd en het bepalen van de waterpotentiaal op de tussenliggende data geschiedde door lineaire interpolatie. De controleplanten werden drie maal per week begoten.

3. Het meten van de bladtemperatuur met behulp van een infrarood radiometer (STOUTJESDIJK, 1966; PENNING DE VRIES, 1968a) vond een tot twee maal per week plaats. Deze meting geeft de gemiddelde temperatuur van het blad. Hoewel de relatieve temperatuur van het blad (d. i. het verschil tussen de blad- en de luchttemperatuur) afhankelijk is van vele factoren (waarvan de voornaamste zijn: de straling, de windsnelheid en de transpiratiesnelheid) kan deze een goede indicatie geven van de actuele waterbehoefte van een enkele plant of van een gewasoppervlak.

De metingen van de bladtemperatuur en van de stomata opening (punt 4) werden uitgevoerd aan het zesde blad, vanaf de top gerekend. Dit blad is vol-groeiend en nog onbeschadwd door andere bladeren. De metingen werden aan een blad uitgevoerd om eventuele activiteitsverschillen in het blad als gevolg van leeftijdsverschillen zoveel mogelijk te vermijden. Bij de meting werd de radiometer bij de tomaat ongeveer 1 cm onder het blad geplaatst; bij de komkommer

1. De afzender aanvaardt de aansprakelijkheid voor de juistheid van de inhoud van de afzender afgegeven gegevens en de afzender aanvaardt de aansprakelijkheid voor de juistheid van de inhoud van de afzender afgegeven gegevens en de afzender aanvaardt de aansprakelijkheid voor de juistheid van de inhoud van de afzender afgegeven gegevens.

2. De afzender aanvaardt de aansprakelijkheid voor de juistheid van de inhoud van de afzender afgegeven gegevens en de afzender aanvaardt de aansprakelijkheid voor de juistheid van de inhoud van de afzender afgegeven gegevens.

3. De afzender aanvaardt de aansprakelijkheid voor de juistheid van de inhoud van de afzender afgegeven gegevens en de afzender aanvaardt de aansprakelijkheid voor de juistheid van de inhoud van de afzender afgegeven gegevens.

4. De afzender aanvaardt de aansprakelijkheid voor de juistheid van de inhoud van de afzender afgegeven gegevens en de afzender aanvaardt de aansprakelijkheid voor de juistheid van de inhoud van de afzender afgegeven gegevens.

5. De afzender aanvaardt de aansprakelijkheid voor de juistheid van de inhoud van de afzender afgegeven gegevens en de afzender aanvaardt de aansprakelijkheid voor de juistheid van de inhoud van de afzender afgegeven gegevens.

6. De afzender aanvaardt de aansprakelijkheid voor de juistheid van de inhoud van de afzender afgegeven gegevens en de afzender aanvaardt de aansprakelijkheid voor de juistheid van de inhoud van de afzender afgegeven gegevens.

werd de afstand tot ongeveer 8 cm vergroot. Dit afstandsverschil beïnvloedt de meting niet en was noodzakelijk door de verschillende bladvormen.

4. Het meten van de stomata-opening vond plaats met een porometer (BIERHUIZEN, SLATYER and ROSE, 1965), ongeveer 5 minuten na de overeenkomstige bladtemperatuurmeting.
5. Het meten van de lengte van de bladschijf van de bovenste zes bladeren. In een inleidend experiment was gebleken dat alleen de topbladeren (groter dan 20 mm) een duidelijke lengtegroei bezaten. De meting vond of plaats aan het begin en einde van de lichtperiode en gaf dan de gemiddelde dag- en nachtgroei van een topblad, of om de dag aan het begin van de lichtperiode en gaf dan de gemiddelde dagelijkse bladlengtegroei.

Een reeks van metingen werd eenmaal per week uitgevoerd.

6. Het wegen van het vers- en drooggewicht van de bladeren en van de stengel (en eventueel van de vruchten) na de oogst van de planten. Het wortelgewicht werd niet bepaald. Het oogsten vond midden op de dag plaats en het wegen gebeurde zo spoedig mogelijk hierna, maar in ieder geval binnen 30 minuten. De bepaling van het drooggewicht geschiedde na minimaal 12 uur drogen bij 105°C.
7. Het meten van het bladoppervlak van de planten werd verricht door alle bladeren van de betrokken planten op papier over te tekenen en deze bladvormen te planimetreren. Deze analyse werd uitgevoerd bij een of twee planten per groep.
8. Het meten van de waterdampafgifte en de koolzuuropname met behulp van twee URAS-gasanalyzers. Tengevolge van het niet geheel bedrijfsklaar zijn van deze apparatuur konden deze gegevens niet worden gebruikt.
9. Het meten van de waterpotentiaal in de bladeren (is: zuigspanning) met behulp van een waterdampspanningsmeting (PENNING DE VRIES, 1968b). Tengevolge van het nog slecht functioneren van de apparatuur werden geen bruikbare resultaten verkregen.

Resultaten en Discussie

De verkregen gegevens van het boven beschreven experiment zijn in de volgende tien punten uitgewerkt en bediscussieerd. In punt 1 wordt het verloop van de waterpotentiaal in de grond bij het uitdrogen aangegeven en in punt 2 en 3 de invloed van de waterpotentiaal op de lengtegroei, de transpiratie en op de bladtemperatuur. De punten 4, 5 en 6 geven de geïntegreerde invloed van het verloop van de grondwaterpotentiaal op de droge stof toename, de groei van het bladoppervlak, het droge stof percentage en op de transpiratieverhouding.

1. The first part of the document is a letter from the Secretary of the State to the Governor, dated the 10th day of January, 1889. The letter is addressed to the Governor and is signed by the Secretary of the State.

2. The second part of the document is a report from the Secretary of the State to the Governor, dated the 10th day of January, 1889. The report is addressed to the Governor and is signed by the Secretary of the State.

3. The third part of the document is a report from the Secretary of the State to the Governor, dated the 10th day of January, 1889. The report is addressed to the Governor and is signed by the Secretary of the State.

4. The fourth part of the document is a report from the Secretary of the State to the Governor, dated the 10th day of January, 1889. The report is addressed to the Governor and is signed by the Secretary of the State.

5. The fifth part of the document is a report from the Secretary of the State to the Governor, dated the 10th day of January, 1889. The report is addressed to the Governor and is signed by the Secretary of the State.

6. The sixth part of the document is a report from the Secretary of the State to the Governor, dated the 10th day of January, 1889. The report is addressed to the Governor and is signed by the Secretary of the State.

In punt 7 en 8 worden enige berekeningen weergegeven over de diffusieweerstanden voor waterdamp en koolzuur en over de energiebalans. In de punten 9 en 10 wordt het momentane effect op de bladtemperatuur aangetoond van het inschakelen van de lampen en van het toevoegen van water aan een uitgedroogde plant.

1. Het uitdrogen van de bodem

BROUWER (1961) toonde aan dat niet het watergehalte van de grond, maar de waterpotentiaal de plant beïnvloedt. Daarom is de waterpotentiaal een belangrijke maat voor de vochttoestand.

De hoogst bereikte waterpotentiaal werd berekend op ongeveer 13 bar ($pF\ 4.1 \pm 0.35$) voor de komkommers en voor de tomaat op circa 50 bar ($pF\ 4.7 \pm 0.6$). Voor vele planten treedt 'permanent wilting' op zodra de waterpotentiaal de drempelwaarde van 15 bar ($pF\ 4.2$) overschrijdt (GARDNER, 1965); een hogere waarde kunnen de planten slechts gedurende een korte tijd verdragen. De gevonden maximale waarde voor de komkommerplanten sluit hierbij goed aan. Voor de tomatenplant (var. Marglobe) geeft SLATYER (1957) een maximale grenswaarde van 30 tot 40 bar. Metingen over de vruchtgroei bij komkommers en tomaten onder invloed van verhoging van de waterpotentiaal tonen eveneens aan dat de komkommers het meest gevoelig zijn (BIERHUIZEN en PLOEGMAN, 1967 en PLOEGMAN en BIERHUIZEN, 1968). De relatief grote spreiding in de berekende maximale waarden wordt vermoedelijk veroorzaakt door onderlinge verschillen in het vochtgehalte van de grond bij de aanvang van de proef en door dichtheidsverschillen, die ontstaan zijn bij het vullen van de potten. Ook individuele verschillen tussen de planten vergroten de spreiding, maar deze factor wordt van betrekkelijk weinig betekenis geacht.

Met het afnemen van het watergehalte van de grond (stijging van de potentiaal) daalt het capillair geleidingsvermogen aanzienlijk (GARDNER, 1965). In de gebruikte grond bedraagt het capillair geleidingsvermogen bij een potentiaal van 0.01 bar ($pF\ 1$) $2,5\ \text{cm dag}^{-1}$, bij 0.3 bar ($pF\ 2.5$) is deze gedaald tot circa $10^{-3}\ \text{cm dag}^{-1}$ en bij 30 bar ($pF\ 4.5$) tot $10^{-5}\ \text{cm dag}^{-1}$ (deze waarden zijn een schatting uit gegevens van RIJTEMA, 1965). Met het groter worden van de grondweerstand bij het uitdrogen moet ook het verschil in waterpotentiaal tussen blad en bodem toenemen om een constante opnamesnelheid van water te handhaven. De weerstand die de wortel aan het watertransport biedt, wordt verondersteld relatief weinig afhankelijk te zijn van de grondwaterpotentiaal (SLATYER, 1967, p. 208), hoewel weinig onderzoek hierover is verricht.

WEATHERLEY (1965) meent dat in natte grond de wortelweerstand groter is dan de grondweerstand, terwijl in droge grond het omgekeerde geldt.

Ook boven de grens van 'permanent wilting' blijft de plant water aan de grond onttrekken, omdat in het volgens fysische wetten verlopend transpiratieproces steeds een waterdampgradiënt bestaat tussen de lucht en de bodem over een eindige weerstand. Het uitdrogingsproces verloopt dan echter zeer langzaam.

2. De lengtegroei van de topbladeren

De produktie van assimilaten door fotosynthese vindt uitsluitend plaats indien er licht beschikbaar is. De lengtegroei van het blad of van de wortel hoeft echter niet samen te vallen met de droge stof produktie, daar de lengtegroei mede tot stand komt door celstrekking. De strekking van jonge cellen wordt positief door een hoge turgor beïnvloed (BROUWER, 1963). Overdag is de turgor veelal laag, omdat dan veel water voor de transpiratie vereist is, terwijl 's nachts de turgescentie weer toeneemt (SLATYER, 1957). Wanneer de waterpotentiaal van de grond stijgt wordt aanvankelijk de turgor overdag nog meer verlaagd en later is de plant ook 's nachts niet meer maximaal turgescient (SLATYER, 1967). De lengtegroei wordt derhalve mede bepaald door het verdampingsniveau en door de waterpotentiaal.

Bij komkommerplanten bleek de gemiddelde lengtegroei van het topblad 's nachts gelijk aan die overdag, bij tomaten was deze 's nachts circa 2 keer groter dan overdag. De ongeveer gelijke groei van komkommerbladeren 's nachts en overdag kan het gevolg zijn van een remming 's nachts door een tekort aan assimilatieprodukten en overdag door een ongeveer even effectieve remming door een te lage turgor.

De afname van de gemiddelde dagelijkse lengtegroei van de topbladeren in samenhang met de waterpotentiaal van de bodem is weergegeven in fig. 2. De lengtegroei van de proefplant is hierbij uitgedrukt in procenten van die van de overeenkomstige controleplant op dezelfde datum. De afname van de lengtegroei is lineair weergegeven met de logaritme van de waterpotentiaal (pF), deels omdat de puntenverzamelingen er aanleiding toe gaven en deels omdat een rechte eenvoudig te karakteriseren is. Nauwkeurig onderzoek zal wel haast zeker een ingewikkelder relatie aan het licht brengen.

Uit fig. 2 blijkt dat de bladlengtegroei van de komkommer vanaf pF 1.8 bij een verhoging van de pF tot 2.8 met 50% van het maximum (ca. 18 mm dag⁻¹) is afgenomen. De in de figuur gegeven formule is berekend uit 28 onafhankelijke

punten. Geen verschil kon worden waargenomen tussen de gevoeligheid van de celstrekking in de licht- en in de donkerperiode.

De bladlengtegroei van de tomaat wordt minder geremd door een hoge waterpotentiaal, maar ook hier lijkt de invloed bij pF 1.8 te beginnen. De reductie per pF-eenheid bedroeg voor de dag- en nachtgroei gemiddeld circa 32% van het maximum (20 mm dag⁻¹). De gevoeligheid van de celstrekking in het donker en in het licht konden afzonderlijk worden bepaald uit 18 respectievelijk 22 waarnemingspunten. Overdag begint de remming, volgens verwachting, reeds bij een lagere waarde van de waterpotentiaal dan 's nachts (bij pF 1.3 resp. 2.3; de reductie per pF-eenheid was 27 resp. 38%). De beide lijnen komen niet tezamen op de abcis, hetgeen werd verwacht (WADLEIGH and GAUCH, 1948); de oorzaak hiervan is vermoedelijk de spreiding in de waarnemingen.

Indien aangenomen wordt dat de gevoeligheid van de celstrekking voor verlaging van de turgor bij komkommer en tomaat even groot is, moet uit fig. 2 worden geconcludeerd dat de turgescentie van de tomaat minder snel daalt bij een stijgende waterpotentiaal dan die van de komkommer. Dit kan veroorzaakt worden door een hogere maximale osmotische waarde van het celsap van tomatenplanten. Bekend is dat ook de opbrengst van komkommerplanten gevoeliger is voor verhoging van het zoutgehalte van het irrigatiewater dan de tomatenplanten (BIERHUIZEN en PLOEGMAN, 1967; PLOEGMAN en BIERHUIZEN, 1968).

Voor gerst geeft BROUWER (1961) eveneens een vrijwel lineaire afname van de lengtegroei van jonge bladeren met de pF van het grondwater tussen de waarden pF 2 en pF 4, hetgeen sterk overeenkomt met hetgeen voor de komkommerplant werd vastgesteld. WADLEIGH and GAUCH (1948) geven voor katoen een waarde van pF 3.15 in de grond, waarboven de celstrekking nihil was. Volgens SLATYER (1957) stopt de lengtegroei van de stengel bij de tomatenplant eerst boven pF 4.6, hetgeen een weinig lagere waarde is dan in dit experiment werd gevonden (pF 4.9).

Ten gevolge van het geringe aantal waarnemingen kon geen verschil in gevoeligheid worden vastgesteld van de bladlengtegroei voor de waterpotentiaal bij de diverse groeicondities.

Aan het einde van het experiment werd een reductie van 50 tot 80% van de oorspronkelijke lengtegroei waargenomen, als gevolg van de beginnende vruchtgroei, welke veel assimilatieprodukten tot zich trekt. De resultaten van deze fase werden niet meer verrekend.

3. De transpiratie, de bladtemperatuur en de opening van de stomata

Uit de energiebalans volgt dat de relatieve bladtemperatuur stijgt (zodat LSE en WE toenemen) indien bij constante lichtinstraling de transpiratie vermindert. De verdamping en de temperatuur van het blad zijn zodoende aan elkaar gekoppeld. De wateropname door de plant neemt af als de waterpotentiaal in de bodem groter wordt, zodat bij voortgaande uitdroging een stijging van de bladtemperatuur verwacht kan worden. Bij de komkommerplant werd gevonden dat de relatieve bladtemperatuur stijgt van -2°C tot 3°C en bij tomatenplanten van -1.5°C tot $+2.5^{\circ}\text{C}$ bij een verloop van de waterpotentiaal van pF 1 tot pF 4 (fig. 3). Indien er weinig verdamping plaats heeft en vrijwel alle energieafgifte door terugstraling of door warmtegeleiding moet gebeuren is de temperatuur van het komkommerblad ongeveer $+4.5^{\circ}\text{C}$ en die van de tomaat ongeveer 2.4°C boven de luchttemperatuur onder de gegeven omstandigheden (zie ook punt 9).

De helling van de lijn voor de komkommer in fig. 3 was 1,4 maal zo groot als die voor de tomaat, hetgeen te verwachten was in verband met de grotere luchtweerstand bij het komkommerblad. Deze bedraagt namelijk 0.8 sec cm^{-1} voor de komkommer en 0.6 sec cm^{-1} voor de tomaat (zie ook punt 7). Bij een huidmondsweerstand van 0 sec cm^{-1} kan de maximale verhouding echter slechts 1.3 zijn. Uit de sterkere toename kan geconcludeerd worden dat de komkommerplant bij een stijgende waterpotentiaal en grondweerstand minder compensatie kan geven door vergroting van het potentiaalverschil dan de tomaat, hetgeen ook bij de lengtegroei is waargenomen.

Bij jonge planten was de in fig. 3 gegeven relatie zeer duidelijk en toonde weinig spreiding. Aan het einde van het experiment bezaten de dan wat oudere planten veelal een relatieve bladtemperatuur die beduidend hoger was dan de verwachte (1 tot 2°C). Dit verschil kan ten dele zijn veroorzaakt doordat de bladeren zich dicht bij de lampen bevonden en daardoor meer straling ontvingen. Waarschijnlijk is ook de wateropname lager als gevolg van het herhaalde doorlopen van de uitdrogingscyclus (zie ook punt 10), of was de transpiratie van het relatief oudere blad geringer. Opvallend was dat ook in het simulatiemodel dit verschijnsel optrad (zie pag. 30). De afwijkende waarden zijn niet gebruikt voor het bepalen van de lijnen in fig. 3. De spreiding in de waarnemingspunten bij de tomaat (28 punten) bleek groter dan bij de komkommer (16 meetpunten). Waarschijnlijk beïnvloedt de radiometer het windprofiel bij de tomaat (afstand 1 cm) in grotere mate dan bij de komkommer (afstand 8 cm).

relatieve blad-
temperatuur (°C)

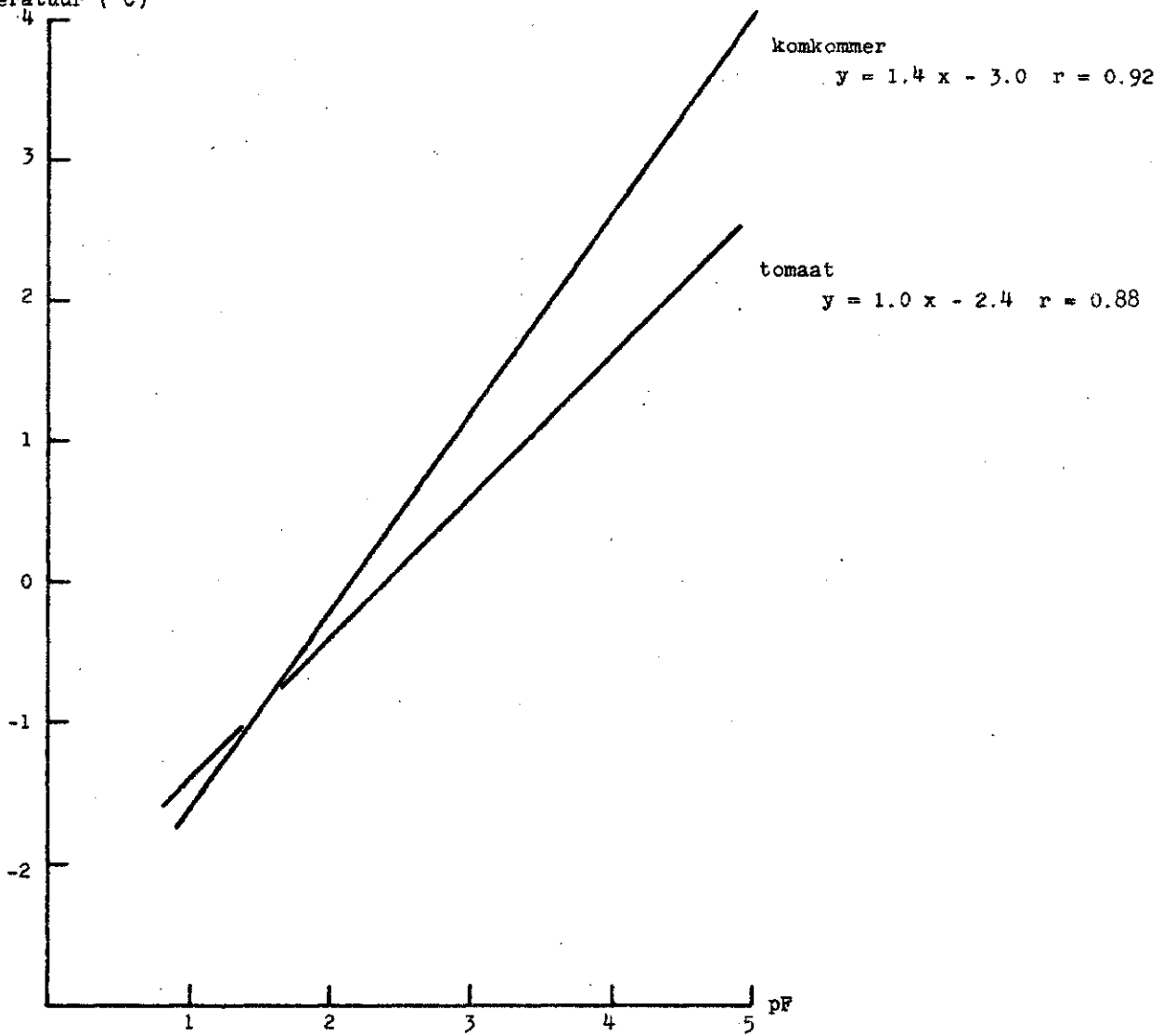


Fig.3. De relatie tussen de relatieve bladtemperatuur in °C en de waterpotentiaal van de bodem in pF-eenheden

De afname van de wateropname met een stijging van de waterpotentiaal wordt vooral veroorzaakt door het toenemen van de grondweerstand voor het watertransport. Een verhoging van het potentiaalverschil tussen het blad (welke ongeveer gelijk is aan die van de wortel) en de bodem is hierop slechts van weinig invloed, daar dit verschil relatief slechts weinig groter wordt (minder dan een faktor 10).

BROUWER and CLAEYS (1961) vermelden een vrijwel lineaire afname van de transpiratie voor gerstplanten in samenhang met de pF van het grondwater. VAN BAVEL (1967) citeert enige artikelen, waarin voor enkele gewassen eenzelfde relatie tussen verdamping en pF gevonden werd. Uit deze artikelen blijkt tevens een groot verschil in gevoeligheid voor de waterpotentiaal tussen de verschillende soorten.

Een lineair verband werd gevonden tussen de logaritme van de uitstroomtijd van de porometer en de waterpotentiaal (in pF), maar door een grotere spreiding in de waarnemingspunten was zulks minder duidelijk. De overeenkomst tussen de relaties van de bladtemperatuur en de porometer werd verwacht, daar de vermindering van de bladtranspiratie voornamelijk wordt bepaald door het sluiten van de stomata.

4. De droge stof groei en de groei van het bladoppervlak

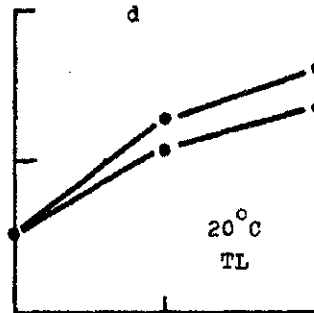
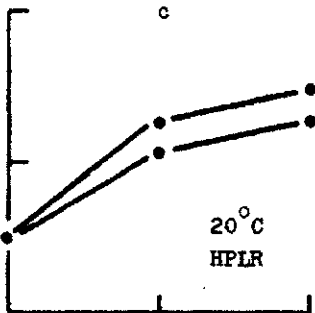
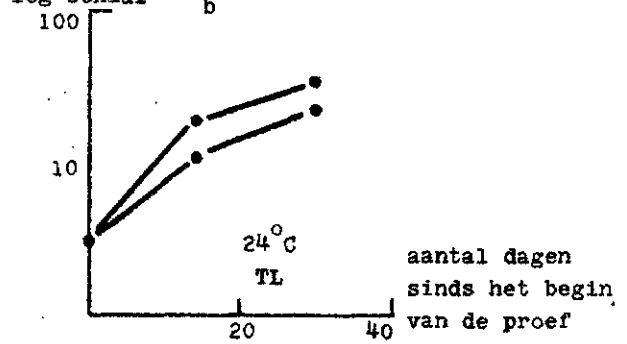
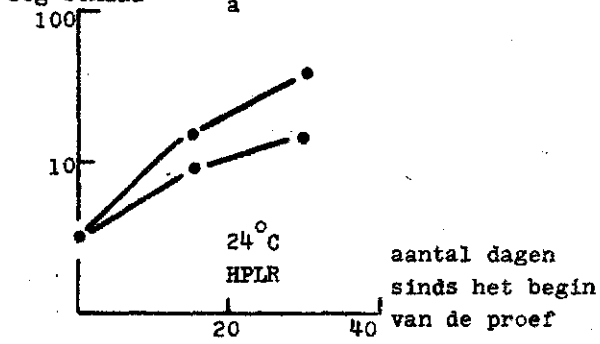
Van een aantal extra planten werd aan het begin van het experiment het vers- en drooggewicht van blad en stengel bepaald, alsmede het bladoppervlak. Een van de vier planten per groep werd halverwege de proef geoogst en hieraan werden dezelfde bepalingen verricht (met uitzondering van de oppervlaktebepaling), evenals aan de resterende drie planten welke aan het einde van de proef geoogst werden. Uit de verkregen gegevens is slechts onnauwkeurig een groeicurve vast te stellen, aangezien de duplowaarden een grote spreiding (tot 50%) kunnen vertonen. De resultaten mogen daarom slechts als richtwaarden gezien worden.

In het begin van de proef groeiden de komkommerplanten van de controlegroep met een relatieve dagelijkse groeisnelheid (r. d. g. s., dit is de dagelijkse aanwas van het droge plantgewicht, gedeeld door het drooggewicht op de voorafgaande dag) van 12 en 9% bij $24^{\circ}C$ respectievelijk $20^{\circ}C$ onder HPLR-licht en een vrijwel gelijke aanwas onder TL-licht (fig. 4a, b, c en d). Voor de proefplanten bedroeg de r. d. g. s. onder alle omstandigheden ongeveer

droge stof
gewicht
in grammen
log-schaal

komkommerplant

droge stof
gewicht
in grammen
log-schaal



tomatenplant

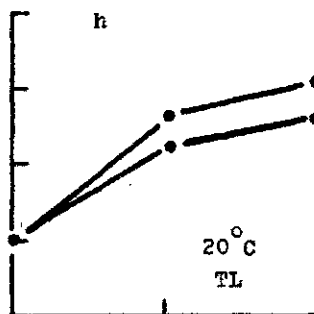
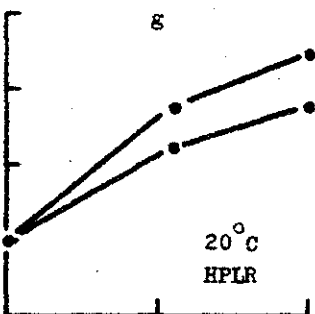
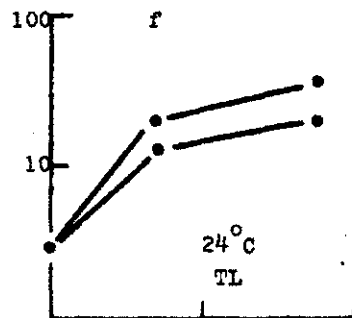
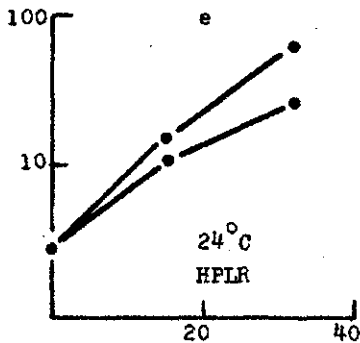


Fig.4. De groei van het droge stof gewicht van de komkommer- en tomatenplanten gedurende het experiment bij de verschillende proefomstandigheden. In de grafieken is de bovenste curve die van de controleplanten en de onderste die van de proefplanten

The first part of the document discusses the importance of maintaining accurate records of all transactions. It emphasizes that every entry should be supported by a valid receipt or invoice. This ensures transparency and allows for easy verification of the data.

In the second section, the author outlines the various methods used to collect and analyze the data. This includes both primary and secondary data collection techniques. The primary data was gathered through direct observation and interviews, while secondary data was obtained from existing reports and databases.

The third section details the statistical analysis performed on the collected data. It describes the use of descriptive statistics to summarize the data and inferential statistics to test hypotheses. The results of these analyses are presented in a clear and concise manner, highlighting the key findings of the study.

Finally, the document concludes with a discussion of the implications of the findings. It suggests that the results have significant implications for the field of study and offers recommendations for further research. The author also acknowledges the limitations of the study and expresses gratitude to those who assisted in the research process.

6.5%. In het tweede deel van de proef bleek de r. d. g. s. belangrijk te dalen tot 2 à 7%. De maximale opbrengst was ongeveer 40 g droge stof.

De tomaat toont ongeveer eenzelfde beeld (fig. 4e, f, g en h). De planten die bij een lagere proeftemperatuur gegroeid waren, bleken aan het einde van de proef evenveel droge stof geproduceerd te hebben als die bij hogere temperatuur verbleven, terwijl de planten die bij TL-licht groeiden 25 tot 30% lichter bleken dan de HPLR-planten. De opbrengstvermindering ten gevolge van het uitdrogen bij de proefplanten bleek onder alle condities ongeveer 50% van het maximale gewicht (circa 45 g); relatief was de vermindering onder TL-licht dus kleiner.

De reden van de afname van de r. d. g. s. in de tweede periode van de proef is vermoedelijk voornamelijk het begin van de vruchtgroei en het toenemen van de onderlinge beschaduwing van de bladeren, naarmate de planten ouder worden. De gegevens over het bladoppervlak zijn beperkt, maar tonen eveneens een exponentiële groeifase, althans in de eerste periode. Over de gehele groeiperiode bedroeg de relatieve aanwas van het bladoppervlak dagelijks 3 tot 7%. De proefplanten bezaten een kleiner bladoppervlak dan de controleplanten. Het totale bladoppervlak (alleen bovenoppervlak) bedroeg, afhankelijk van de condities, 1600 tot 4000 cm² na 50 proefdagen.

5. Het droge stof percentage

Bij de komkommerplanten leek het droge stof percentage (dit is het drooggewicht, gedeeld door het versgewicht) van het blad onafhankelijk te zijn van de waterpotentiaal in de grond en bedroeg 16.5% ± 1.5% (fig. 5a). In de stengel steeg het droge stof percentage van ongeveer 8% bij pF 2 tot circa 11% bij pF 4. Bij de vruchten is het droge stof gehalte mede afhankelijk van de leeftijd en het totaal gewicht van de vrucht.

Bij de tomatenplanten bleek zowel het blad als de stengel op een stijging van de waterpotentiaal te reageren met een verhoging van het droge stof percentage van ongeveer 9.5% bij pF 2 tot 16 respectievelijk 14% bij pF 4 (fig. 5b). Ook bij deze soort hangt het droge stof percentage van de vruchten voornamelijk samen met de leeftijd en het totaal gewicht van de vruchten.

De verwachting was dat bij het uitdrogen het droge stof percentage in de plant toeneemt, hetgeen alleen bij het blad van de komkommerplant niet gevonden werd. SLATYER (1957) toonde aan dat de tomatenplant gewicht kan verliezen (meer dan 10% droge stof) indien de plant bij een hoge waterpotentiaal staat.

... 1911 ...
... 1912 ...
... 1913 ...
... 1914 ...
... 1915 ...
... 1916 ...
... 1917 ...
... 1918 ...
... 1919 ...
... 1920 ...

... 1921 ...
... 1922 ...
... 1923 ...
... 1924 ...
... 1925 ...
... 1926 ...
... 1927 ...
... 1928 ...
... 1929 ...
... 1930 ...

... 1931 ...
... 1932 ...
... 1933 ...
... 1934 ...
... 1935 ...
... 1936 ...
... 1937 ...
... 1938 ...
... 1939 ...
... 1940 ...

... 1941 ...
... 1942 ...
... 1943 ...
... 1944 ...
... 1945 ...
... 1946 ...
... 1947 ...
... 1948 ...
... 1949 ...
... 1950 ...

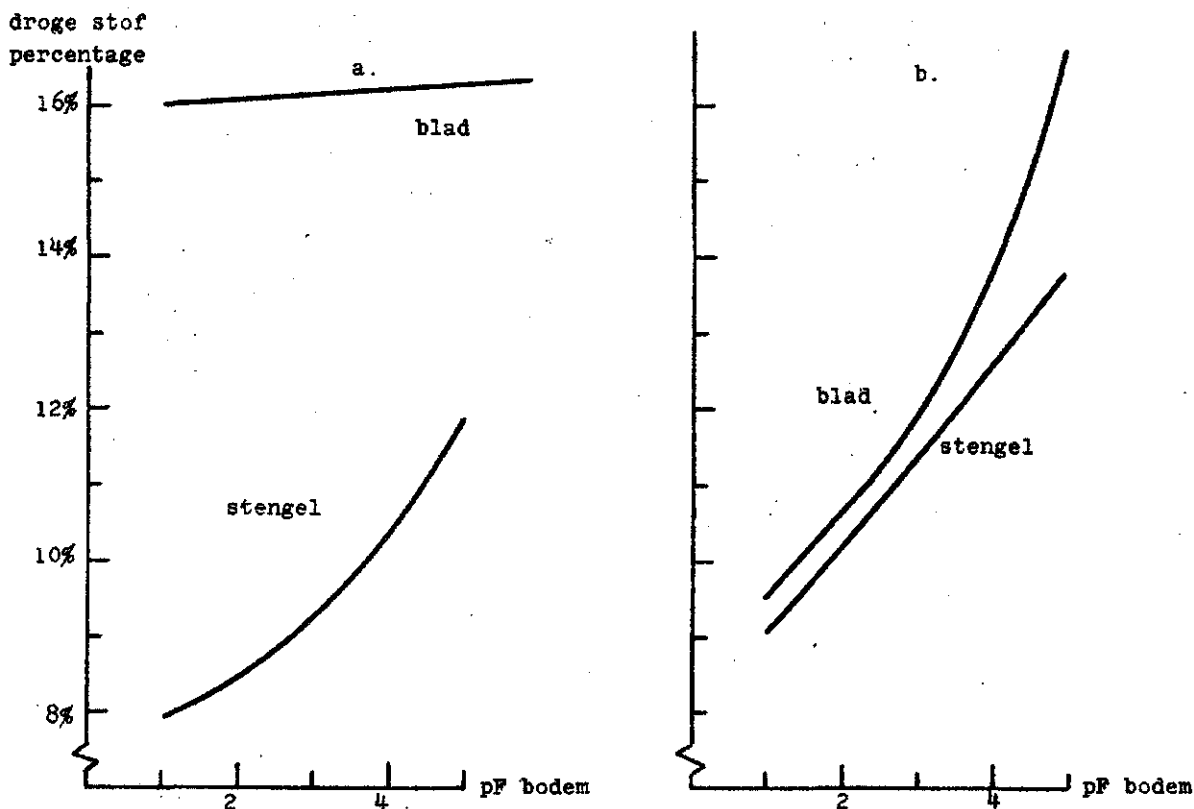


Fig.5 De relatie van het droge stof percentage met de waterpotentiaal (in pF) voor komkommer (a) en tomaat (b)

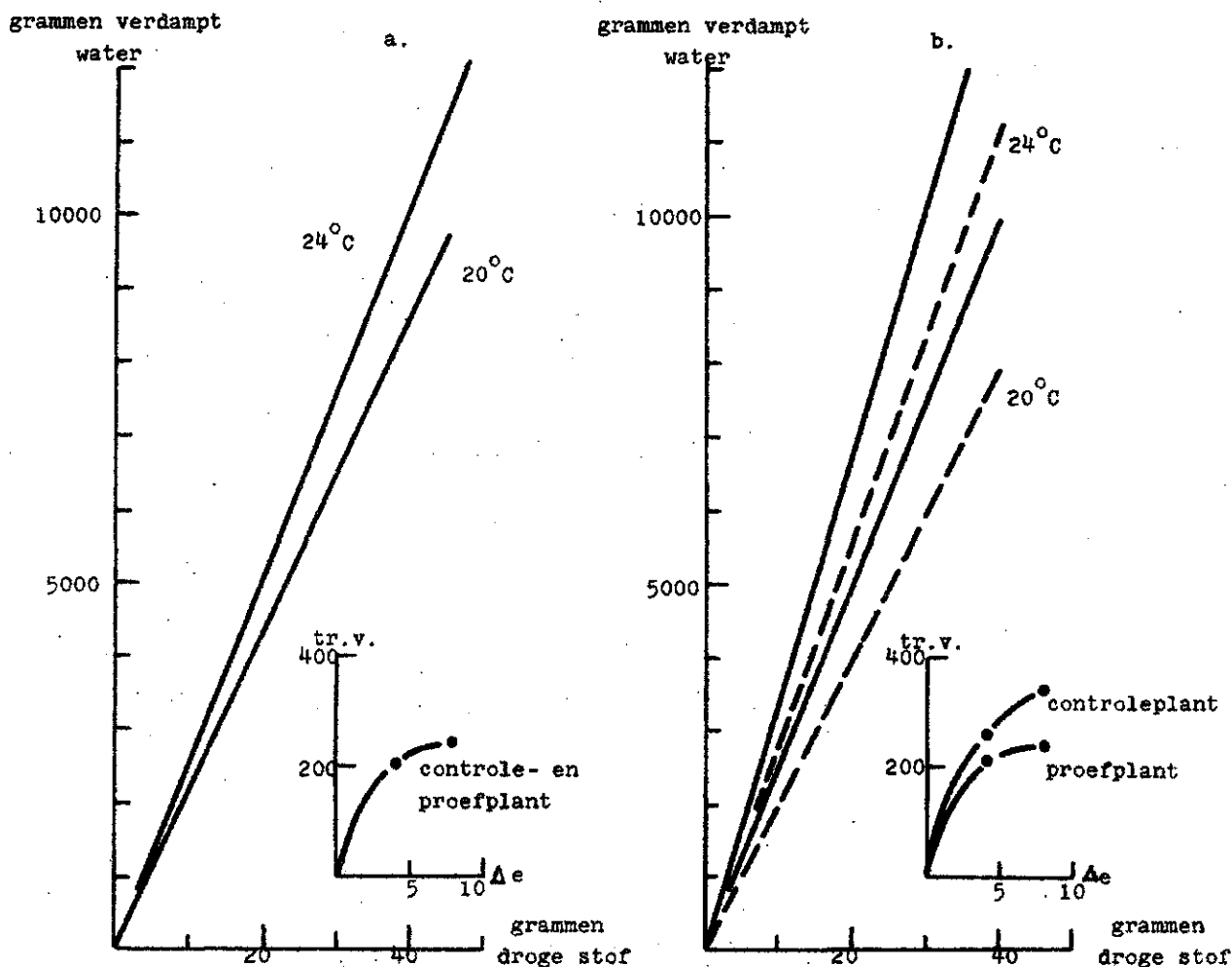


Fig.6. De relatie tussen de transpiratie van een plant en de hoeveelheid droge stof. De proef- en controleplanten bij de komkommer (fig.a) vertoonden eenzelfde transpiratieverhouding (tr.v.) die bij 24°C hoger lag dan bij 20°C. Bij de tomatenplanten (fig.b) bleek de tr.v. van de proefplanten (stippelijjn) lager dan van de controleplanten (getrokken lijn) en tevens bij 24°C hoger dan bij 20°C. De inzet in de figuren toont de tr.v. in relatie tot de dampspanningsgradiënt ($g\ m^{-2}$)



Wanneer echter dit verlies door respiratie procentueel gelijk is aan het verlies aan water, zal het droge stof percentage gelijk blijven. Mogelijk is dit in het komkommerblad opgetreden.

6. De transpiratieverhouding

De transpiratieverhouding (tr. v., dit is het aantal grammen water dat verdampt bij de produktie van 1 gram droge stof*) bleek bij de komkommers bij 20°C 210 en bij 24°C 250 te bedragen. Deze waarde gold zowel voor de controle- als voor de proefplanten. De tr. v. van de tomatenplanten was bij 20°C 250 (proefplanten 200) en bij 24°C 340 (proefplanten 280) (fig. 6). Blijkbaar treedt bij de tomatenplant een reductie van tr. v. op bij verhoging van de waterpotentiaal. Volgens DE WIT (1958) kan reductie van de tr. v. plaatsvinden, zij het bij zeer sterke verwelking, welke hier inderdaad aanwezig was. Het is mogelijk dat bij de komkommerplant de respiratie sterker is dan de fotosynthese bij een sterke verwelking, zodat droge stof verdwijnt en de tr. v. stijgt tot een waarde die vrijwel gelijk is aan die van de controleplant (zie in verband hiermee ook punt 5).

In tegenstelling tot hetgeen DE WIT (1958) en BIERHUIZEN and SLATYER (1965) vermelden bleek de gevonden tr. v. niet lineair samen te hangen met de waterdampspanningsgradiënt (fig. 6a en 6b, inzet). Behalve een dampspanningsgradiënt tussen de beide klimaatcellen heerste er ook een temperatuurverschil. Het is denkbaar dat bij een andere temperatuur de verhouding tussen de transpiratie- en de fotosynthesesnelheid anders is, zodat ook de tr. v. gewijzigd wordt. Een tweede mogelijkheid is dat een snellere uitdroging bij een hogere temperatuur een snellere sluiting van de stomata tot gevolg heeft, waarbij de totale weerstand voor de waterdamp procentueel meer toeneemt dan die voor het koolzuurtransport (zie punt 7). Bovendien hebben de proefplanten in de warmere cel de uitdrogingscyclus driemaal doorlopen, tegen de koudere tweemaal, hetgeen zich uit in de integrale effecten waartoe ook de tr. v. behoort.

7. Diffusieweerstanden voor waterdamp en koolzuur

De berekeningen hebben betrekking op de gehele plant terwijl de rekenwijze is opgesteld voor een enkel blad. Verder moet rekening worden gehouden

* Berekend is hoeveel water totaal verdampt is, gedeeld door het totaal spruitgewicht. De aldus berekende tr. v. waarden zijn enigszins te hoog, daar geen rekening is gehouden met het wortelgewicht.

met de onnauwkeurigheid van de gebruikte basisgegevens, als waterverbruik, droge stof produktie en bladoppervlak. De berekende waarden geven daarom slechts een orde van grootte aan.

De luchtweerstand (R_1) voor een bepaald object wordt in grootte bepaald door de soortelijke weerstand van de lucht en de dikte van de 'laminare' luchtlaag erboven, welke afhangt van de windsnelheid volgens:

$$R_1 = b \cdot V^{-a} \quad (12)$$

waarin

V = windsnelheid (cm sec^{-1})

a en b = constanten

(Formule volgens KUIPER, 1961).

De windsnelheid in de klimaatcellen bedroeg gemiddeld 20 cm sec^{-1} waardoor de luchtstroom over het blad voornamelijk laminair was met weinig turbulenties. Berekening van R_1 voor een blad van 10 cm met de constanten voor een laminaire stroming geeft $R_1 = 0.64$, met de constanten voor een transitoire stroming geeft $R_1 = 0.90$. Hieruit wordt de gemiddelde luchtweerstand in dit experiment geschat op 0.8 sec cm^{-1} voor een object als het komkommerblad dat 10 tot 15 cm lang en breed is. Het kleinere tomatenblad bezit een dunnere laminaire luchtlaag en daarom een kleinere weerstand, die volgens RASCHKE (1956) te berekenen is uit:

$$R_1 = c \cdot V^{-0.5} \cdot d^{0.3} \quad (13)$$

waarin

c = een constante

d = lengte van het blad in de windrichting (cm)

Wordt d voor de tomaat op 3 cm gesteld is $R_{1, \text{tomaat}} = 0.6 \text{ sec cm}^{-1}$;

Het blad van de tomatenplant is hypostomatisch, KUIPER (1961). Van de komkommerplant waren geen gegevens beschikbaar, maar de berekeningen zijn erop gebaseerd dat ook hier alle stomata zich aan de onderzijde van het blad bevinden.

De totale weerstand voor de waterdamp ($R_1 + R_b$) werd berekend uit het waterverlies per dag (W , in grammen), het eenzijdig gemeten bladoppervlak (A , in cm^2) en de tijd (T , in sec) volgens de formules (2) en (4). Aangenomen is dat 0.9 van de verdamping gedurende de dag plaatsvond. De dampspanningsgradiënt ($e_{\text{max}} - e_{\text{act}}$, in g cm^{-3}) wordt bepaald door de temperatuur van de

The first part of the paper is devoted to the study of the asymptotic behavior of the solutions of the system (1) as $\epsilon \rightarrow 0$. It is shown that the solutions of (1) converge to the solutions of the system (2) in the limit. The second part of the paper is devoted to the study of the asymptotic behavior of the solutions of the system (1) as $\epsilon \rightarrow \infty$. It is shown that the solutions of (1) converge to the solutions of the system (3) in the limit.

$$R_1 = V$$

The third part of the paper is devoted to the study of the asymptotic behavior of the solutions of the system (1) as $\epsilon \rightarrow 0$ and $\epsilon \rightarrow \infty$. It is shown that the solutions of (1) converge to the solutions of the system (4) in the limit. The fourth part of the paper is devoted to the study of the asymptotic behavior of the solutions of the system (1) as $\epsilon \rightarrow 0$ and $\epsilon \rightarrow \infty$. It is shown that the solutions of (1) converge to the solutions of the system (5) in the limit.

$$0.0 - 0.0$$

(c)

The fifth part of the paper is devoted to the study of the asymptotic behavior of the solutions of the system (1) as $\epsilon \rightarrow 0$ and $\epsilon \rightarrow \infty$. It is shown that the solutions of (1) converge to the solutions of the system (6) in the limit. The sixth part of the paper is devoted to the study of the asymptotic behavior of the solutions of the system (1) as $\epsilon \rightarrow 0$ and $\epsilon \rightarrow \infty$. It is shown that the solutions of (1) converge to the solutions of the system (7) in the limit.

The seventh part of the paper is devoted to the study of the asymptotic behavior of the solutions of the system (1) as $\epsilon \rightarrow 0$ and $\epsilon \rightarrow \infty$. It is shown that the solutions of (1) converge to the solutions of the system (8) in the limit. The eighth part of the paper is devoted to the study of the asymptotic behavior of the solutions of the system (1) as $\epsilon \rightarrow 0$ and $\epsilon \rightarrow \infty$. It is shown that the solutions of (1) converge to the solutions of the system (9) in the limit.

lucht en van het blad en door de relatieve luchtvochtigheid. In overeenstemming met SLATYER (1967, pag. 258) wordt de relatieve vochtigheid van de lucht aan het bladoppervlak op 100% gesteld. Bij een geringe verdamping per eenheid bladoppervlak overdag werd aangenomen dat de relatieve bladtemperatuur +2°C bedroeg en bij een sterke transpiratie -1°C. De formule voor de berekening van de totale diffusieweerstand wordt dan:

$$R_l + R_b = \frac{(e_{\max} - e_{\text{act}}) \cdot A \cdot T}{0.9 W} \quad (14)$$

De resultaten van een aantal berekeningen op verschillende data zijn samengevat in tabel 2.

Tabel 2. De diffusieweerstanden (sec cm⁻¹) bij de komkommerplant (a) en bij de tomatenplant (b) op verschillende data (horizontaal 1, 2, 3 en 4). Bij iedere conditie zijn de 4 proefplanten en de 4 controleplanten afzonderlijk aangegeven. De minimale totale weerstand is bepaald door het gemiddelde te nemen van de waarnemingen in kolom 1, toen alle planten in een zeer vochtige grond stonden. De minimale weerstand voor de komkommer bleek 1.5 sec cm⁻¹ en voor de tomaat 1.1 sec cm⁻¹. De maximale waarde werd gevonden door het gemiddelde te nemen van de 10 hoogste waarden, voor de komkommerplant bleek deze 21 sec cm⁻¹ en voor de tomatenplant 16 sec cm⁻¹

a					b						
		1	2	3	4		1	2	3	4	
24°C HPLR	proefplant	1	1.4	17	8.5	--	24°C HPLR proefplant	1	1.4	8.7	5.4
		2	1.3	13	23	--		2	1.3	6.5	5.8
		3	1.5	10	30	--		3	1.6	13	30
		4	1.4	13	--	--		4	1.6	8.7	--
	controlepl.	1	1.3	3.2	2.2	--	controlepl.	1	1.3	1.8	1.4
		2	1.0	1.8	3.0	--		2	1.4	2.0	1.3
		3	1.2	2.5	5.0	--		3	1.4	2.0	1.5
		4	1.2	1.9	--	--		4	1.3	1.2	--
24°C TL	proefplant	1	2.2	6.1	--	--	24°C TL proefplant	1	1.6	6.1	3.2
		2	2.2	15	5.7	--		2	1.5	12	3.6
		3	1.5	9.4	--	--		3	1.4	18	4.2
		4	2.2	15	--	--		4	1.4	12	--
	controlepl.	1	1.5	3.4	--	--	controlepl.	1	1.3	2.3	1.8
		2	1.5	3.1	--	--		2	1.5	2.3	1.8
		3	1.5	4.0	2.6	--		3	1.4	2.3	2.0
		4	1.3	3.0	--	--		4	1.3	2.6	--
20°C HPLR	proefplant	1	1.6	3.0	7.3	3.0	20°C HPLR proefplant	1	1.2	3.2	14
		2	1.4	2.5	20	2.3		2	1.2	1.7	6.2
		3	1.4	3.0	17	2.6		3	1.1	1.7	6.2
		4	1.4	30	20	17		4	1.1	2.9	12
	controlepl.	1	1.6	1.6	1.8	2.3	controlepl.	1	1.0	1.3	2.4
		2	1.3	1.5	1.6	2.3		2	0.9	1.4	2.9
		3	1.6	1.3	2.0	2.3		3	1.0	1.5	1.7
		4	1.1	1.1	1.6	--		4	1.3	1.8	2.5
20°C TL	proefplant	1	2.0	2.6	7.7	2.3	20°C TL proefplant	1	1.0	2.0	39
		2	5.4	2.6	5.3	--		2	0.9	2.2	4.9
		3	1.4	2.0	18	19		3	1.0	3.5	2.6
		4	1.6	1.6	7.7	--		4	0.9	3.5	3.2
	controlepl.	1	1.3	1.6	1.6	2.4	controlepl.	1	1.2	1.1	1.6
		2	1.6	2.1	2.6	3.1		2	0.9	0.8	1.1
		3	1.4	1.7	2.6	2.4		3	1.0	0.9	0.9
		4	1.6	2.3	2.6	--		4	1.0	1.1	1.4

De laagst berekende waarde voor de totale weerstand bedraagt 1.5 sec cm^{-1} voor de komkommer en 1.1 voor de tomaat. De minimale stomataweerstand is derhalve 0.7 respectievelijk 0.5 . Indien de stomata volledig gesloten zijn ($R_s = \infty$) wordt de totale weerstand bepaald door de cuticulaire weerstand R_c , plus de luchtweerstand. De grootst berekende waarden voor $(R_1 + R_b)$ zijn respectievelijk 21 en 16 sec cm^{-1} . Daar de cuticula zich tweezijdig over het bladoppervlak uitstrekt is de aldus berekende waarde te laag. Wordt aangenomen dat boven en ondercuticula even dik is, dan geeft de komkommer een waarde voor de cuticulaire weerstand van 40 en de tomaat van 27 .

Bij de berekening van de diffusieweerstand voor CO_2 uit de formules (6) en (8) moeten een aantal punten in aanmerking worden genomen:

a. Tengevolge van het grotere molecuulgewicht van CO_2 ten opzichte van H_2O is de diffusiesnelheid ervan lager en derhalve de weerstand groter. In overstemming met GAASTRA (1959) werd hiervoor een faktor 2.5 aangenomen. Theoretisch afgeleid bedraagt deze 1.7 , maar de experimenteel bepaalde waarde ligt tussen 2.1 en 2.9 .

Dientengevolge is $R'_{1, \text{komkommer}} = 2.0$ en $R'_{1, \text{tomaat}} = 1.5$.

- b. Een van de metingen betrof het vaststellen van de netto hoeveelheid droge stof. Het CO_2 wordt in het fotosyntheseprocess gereduceerd tot $(\text{CH}_2\text{O})_n$, hetgeen een lager molecuulgewicht bezit. Een faktor 1.5 moet daarom geïntroduceerd worden om het gewicht van de aanwezige droge stof om te zetten in het gewicht van het gereduceerde CO_2 .
- c. Ongeveer 10% van het droge stof gewicht zijn mineralen, die uit de bodem zijn opgenomen. De hoeveelheid droge stof moet daarom met 0.9 vermenigvuldigd worden om het gewicht van de assimilaten te vinden.
- d. De gegevens hebben betrekking op de gehele plant gedurende vele dagen waarin overdag assimilatie en dissimilatie plaatsvindt en 's nachts alleen dissimilatie. De relatieve dagelijkse groeisnelheid geeft daarom geen juist beeld van de fotosyntheseactiviteit. De grootte van de respiratie van komkommer- en tomatenplanten was niet bekend, maar uit andere literatuurgegevens kan hierover een schatting worden gemaakt. THOMAS (1955) en LAKE (1967b) geven waarden van respectievelijk 10 tot 20% en 20 tot 30% voor de verademing van de brutofotosynthese bij volledig geopende stomata. Als in GAASTRA (1959) werd een waarde van 25% aangenomen, zoals ook voor een snel groeiende plant als de zonnebloem (*Helianthus annuus*) werd waargenomen (LAKE, 1967b). Verondersteld werd dat de respiratie 's nachts

niet of nauwelijks lager was dan overdag.

Het bovenstaande in aanmerking genomen moet de waargenomen produktiesnelheid (P_u) met 2 vermenigvuldigd worden om de brutofotosynthesesnelheid (PS) te verkrijgen.

- e. Voor de berekening van het CO_2 -dampspanningsverschil moet zowel de externe als de interne CO_2 -concentratie bekend zijn. De eerste bedraagt ongeveer $5,5 \cdot 10^{-6} \text{ g cm}^{-3}$ (300 p.p.m.), de laatste is niet bekend. Veelal wordt aangenomen dat de interne concentratie relatief zeer laag is. NUNES, BIERHUIZEN and PLOEGMAN geven echter een voorbeeld, waarbij de interne concentratie kan oplopen tot een waarde die gelijk is aan de externe concentratie. De waarde $0,9 \cdot 10^{-6} \text{ g cm}^{-3}$ (50 p.p.m.) werd aangenomen voor zowel komkommer als tomaat, een waarde die gevonden is bij katboenplant (BIERHUIZEN and SLATYER, 1964; BIERHUIZEN, STERN and PLOEGMAN, 1968).
- f. De diffusie van CO_2 door de cuticula wordt verwaarloosd.

De berekening van de diffusieweerstanden vond dan plaats met de formule:

$$R'_1 + R'_b = \frac{(CO_2_{ext} - CO_2_{int}) \cdot A \cdot T}{2,7 P} \quad (15)$$

De resultaten van de berekeningen zijn samengevat in tabel 3.

Tabel 3. De diffusieweerstanden voor het koolzuurtransport bij de komkommerplant (a) en de tomatenplant (b). Van iedere conditie is voor een proefplant en een controleplant op drie data (horizontaal 1, 2 en 3) een berekening uitgevoerd. De mesophylweerstand werd gevonden door van de laagste helft getallen het gemiddelde te nemen en hiervan de som van stomata- en luchtweerstand af te trekken. Van de komkommerplant bleek de mesophylweerstand $11,5 \text{ sec cm}^{-1}$ en van de tomatenplant $9,5 \text{ sec cm}^{-1}$.

a				b			
	1	2	3		1	2	3
24°C HPLR proefplant	27	15	46	24°C HPLR proefplant	21	13	17
controleplant	20	12	13	controleplant	17	8	7
TL proefplant	22	13	20	TL proefplant	17	13	25
controleplant	15	17	26	controleplant	14	14	36
20°C HPLR proefplant	30	19	31	20°C HPLR proefplant	29	19	25
controleplant	23	12	34	controleplant	19	11	25
TL proefplant	33	10	22	TL proefplant	26	15	44
controleplant	24	21	20	controleplant	19	13	19

De mesophylweerstand van de komkommer blijkt uit deze tabel en uit formule (9) $11,5 \text{ sec cm}^{-1}$ en van de tomaat $9,5$ (voor watermoleculen zou deze weerstand dus 2,5 maal kleiner zijn).

De belangrijkste uitkomsten van de berekeningen met de formules (14) en (15) zijn samengevat in tabel 4. De minimale, totale diffusieweerstand ($R'_m + R'_s + R'_l$) werd enigszins willekeurig gekozen door het gemiddelde te nemen van de laagste waarden van de totale weerstand bij de controleplanten.

Tabel 4. De diffusieweerstanden voor CO_2 en H_2O in komkommer- en tomatenplanten

	R_l	$R_{s, \text{open}}$	$R_{s, \text{dicht}}$	R_c	R_m	$(R_l + R_b)_{\text{min}}$	$(R_l + R_b)_{\text{max}}$	
komkommer	H_2O	0.8	0.7	∞	42	-	1.5	43
	CO_2	2.0	1.6	∞	∞	11.5	15	∞
tomaat	H_2O	0.6	0.5	∞	32	-	1.1	33
	CO_2	1.5	1.2	∞	∞	9.5	11	∞

Alle gegevens zijn in sec cm^{-1} ; de afkortingen zijn in de tekst gegeven.

Voor de weerstand van geopende stomata wordt door SLATYER (1967, pg. 260 e.v.) waarden opgegeven van 0.5 tot 5 sec cm^{-1} , terwijl KUIPER (1961) voor de tomaten- en bonenplant een waarde van circa 5 sec cm^{-1} aangeeft. Hiermee vergeleken is de berekende waarde laag.

De cuticulaire weerstand voor waterdamp bedraagt voor katoen ongeveer 30 sec cm^{-1} (SLATYER and BIERHUIZEN, 1964) en SLATYER (1967, pg. 261) geeft voor verschillende gewassen waarden van 20 tot meer dan 80 sec cm^{-1} . De berekende waarde komt hiermee goed overeen.

De mesophylweerstand werd door GAASTRA (1959) voor de koolraap berekend op 2 tot 10 sec cm^{-1} en door BIERHUIZEN and SLATYER (1964) voor katoen op 2.5 tot 14.5 sec cm^{-1} . De berekende waarde ligt in dezelfde grootte orde.

8. De energiebalans

De door het blad geabsorbeerde hoeveelheid stralingsenergie is gelijk aan de hoeveelheid uitgaande energie, omdat door de geringe warmtecapaciteit een bergingsfaktor te verwaarlozen is. De inkomende straling wordt door de lampen uitgezonden. De lichtkwaliteiten van de HPLR - en de TL-lampen verschillen, daar de TL-lampen vrijwel alleen kortgolvig (zichtbaar) licht en de HPLR-lampen ook langgolvige straling uitzenden. De laatste wordt echter voor een groot deel geabsorbeerd door een glasplaat van ongeveer 1 cm dikte. Door de hoge temperatuur (40 tot 60°C) van de glasplaten zenden deze een langgolvige

De uitkomst van de analyse van de opgegeven stoffen is als volgt:

Stof	Wt.-%	Vol.-%	Dichtheid (g/cm ³)
Stof 1	10	15	1.2
Stof 2	20	30	1.5
Stof 3	30	45	1.8
Stof 4	40	60	2.1
Stof 5	50	75	2.4

De uitkomst van de analyse van de opgegeven stoffen is als volgt:

De uitkomst van de analyse van de opgegeven stoffen is als volgt:

De uitkomst van de analyse van de opgegeven stoffen is als volgt:

De uitkomst van de analyse van de opgegeven stoffen is als volgt:

De uitkomst van de analyse van de opgegeven stoffen is als volgt:

De uitkomst van de analyse van de opgegeven stoffen is als volgt:

straling uit. De totale straling is in tabel 5 aangegeven.

Tabel 5. De straling in klimaatcellen

	Berekend			Gemeten
	kortgolvig*	langgolvig**	totaal	totaal
HPLR 400 W (8 lampen)	0.12 - 0.17	0.06 - 0.07	0.18 - 0.24	0.14 - 0.23
TL 33 120 W (45 lampen)	0.11 - 0.18	0.04 - 0.05	0.15 - 0.23	0.11 - 0.16

Alle gegevens zijn in $\text{cal cm}^{-2} \text{min}^{-1}$; $1 \text{ cal cm}^{-2} \text{min}^{-1} = 7.1 \cdot 10^5 \text{ erg cm}^{-2} \text{sec}^{-1} = 7.1 \cdot 10^2 \text{ Watt m}^{-2}$

* berekend met gegevens van GAASTRA (1959) en met de lichtwaarden, die gemeten zijn in lux op 1 m hoogte

** berekend met de formule $E = \sigma(\text{Temp}_1^4 - \text{Temp}_2^4)$

De geabsorbeerde energie kan het blad op vier wijzen in een andere vorm omzetten (zie formule 10):

- Door het uitzenden van langgolvige straling (LSE), hetgeen een positief bedrag is als de relatieve bladtemperatuur positief is en negatief als de bladtemperatuur lager is dan de luchttemperatuur. Deze stralingsintensiteit bedraagt ongeveer $2 \cdot 10^{-3} \text{ cal cm}^{-2} \text{min}^{-1}$ bij een temperatuurverhoging van 1°C en kan daarom verwaarloosd worden in een ruw opgestelde energiebalans.
- Door afgifte van warmte aan de omringende lucht (WE), hetgeen eveneens alleen dan een positief bedrag is als de relatieve bladtemperatuur positief is. De warmte wordt afgegeven door het boven- en ondervlak van de bladeren via de luchtweerstand. De grootte van de warmtediffusieweerstand (R_1^* , in sec cm^{-1}) kan gevonden worden door de diffusieweerstand voor waterdamp met 1.1 te vermenigvuldigen (SLATYER, 1967, pg. 248).

De berekening van de warmteafgifte (WE, in cal) kan gebeuren met formule (16), analoog met de berekeningen voor de transpiratie en de fotosynthese:

$$WE = \frac{(\text{temp}_{\text{blad}} - \text{temp}_{\text{lucht}}) \cdot T \cdot A \cdot 2 \cdot W_1}{R_1^*} \quad (16)$$

waarin

W_1 = warmtecapaciteit van de lucht ($\text{cal cm}^{-3} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$)

T = tijd (in sec)

A = eenzijdig gemeten oppervlak (cm^2)

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

... ..

Rekenend met formule (16) blijkt dat:

$$WE_{\text{komkommer}} = 3.9 \cdot 10^{-2} \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1} \text{ en}$$

$$WE_{\text{tomaat}} = 5.2 \cdot 10^{-2}$$

De maximale relatieve bladtemperatuur die onder de gegeven omstandigheden optreedt als er geen transpiratie is, bedraagt derhalve ongeveer 5.9°C voor de komkommer en ongeveer 4.5°C voor de tomatenplant. De hoogst geobserveerde waarden waren respectievelijk 5.1 en 3.3°C .

- c. Door het verdampen van water (VE) van het bladoppervlak. Bij sterke transpiratie kan de relatieve bladtemperatuur door de grote warmteonttrekking negatief worden. Per gram verdampt water is circa 560 cal vereist, zodat uit de transpiratie overdag (0.9 maal de totale dagelijkse verdamping, $0.9 T_d$; zie punt 7) de warmteonttrekking per cm^2 per minuut berekend kan worden, aangenomen dat de verdamping gedurende de dag constant is. Het berekenen kan dan met formule (17) worden uitgevoerd:

$$VE = \frac{0.7 T_d}{A} \quad (17)$$

Deze berekening is een simplificatie van wat in feite plaatsvindt, maar de onnauwkeurigheid in de berekening is vermoedelijk kleiner dan die in de uitgangsgegevens.

- d. Door de inkomende energie vast te leggen in assimilatieprodukten (FE).

Deze hoeveelheid is relatief gering: een maximale produktie van ongeveer $5 \cdot 10^{-4} \text{ g cm}^{-2} \text{ dag}^{-1}$ komt overeen met $5 \cdot 10^{-3} \text{ cal cm}^{-2} \text{ dag}$.

Met behulp van de formules (16) en (17) is de energiebalans voor enkele gevallen uitgerekend; de resultaten zijn in tabel 6 samengevat. Hierin is tevens de 'Bowen ratio' ($\frac{WE}{VE}$), aangegeven. De relatie van de 'Bowen ratio' met de waterpotential van de bodem is in fig. 7 gegeven. Ook deze figuur toont dat de komkommerplant gevoeliger is voor uitdrogen dan de tomatenplant.

$\frac{1}{\lambda} = \frac{1}{\lambda_0} + \frac{1}{\lambda_1}$

In dit geval is λ_0 de golflengte van het licht in het vacuüm en λ_1 de golflengte in het medium met de brekingsindex n . De golflengte in het medium is dus $\lambda = \frac{\lambda_0}{n}$.

De frequentie ν van het licht is in beide media gelijk, want de frequentie wordt niet veranderd door de overgang van het vacuüm naar het medium. De frequentie is dus $\nu = \frac{c}{\lambda_0} = \frac{c}{n\lambda}$.

De snelheid van het licht in het medium is $v = \frac{c}{n}$. De golflengte λ kan dus ook worden uitgedrukt als $\lambda = \frac{v}{\nu} = \frac{c/n}{c/\lambda_0} = \frac{\lambda_0}{n}$.

(17)

$$\frac{1}{\lambda} = \frac{1}{\lambda_0} + \frac{1}{\lambda_1}$$

De golflengte λ in het medium is dus $\lambda = \frac{\lambda_0}{n}$. De frequentie ν is $\nu = \frac{c}{\lambda_0} = \frac{c}{n\lambda}$. De snelheid van het licht in het medium is $v = \frac{c}{n}$.

De golflengte λ kan dus ook worden uitgedrukt als $\lambda = \frac{v}{\nu} = \frac{c/n}{c/\lambda_0} = \frac{\lambda_0}{n}$.

De golflengte λ in het medium is dus $\lambda = \frac{\lambda_0}{n}$. De frequentie ν is $\nu = \frac{c}{\lambda_0} = \frac{c}{n\lambda}$. De snelheid van het licht in het medium is $v = \frac{c}{n}$.

of 13.2

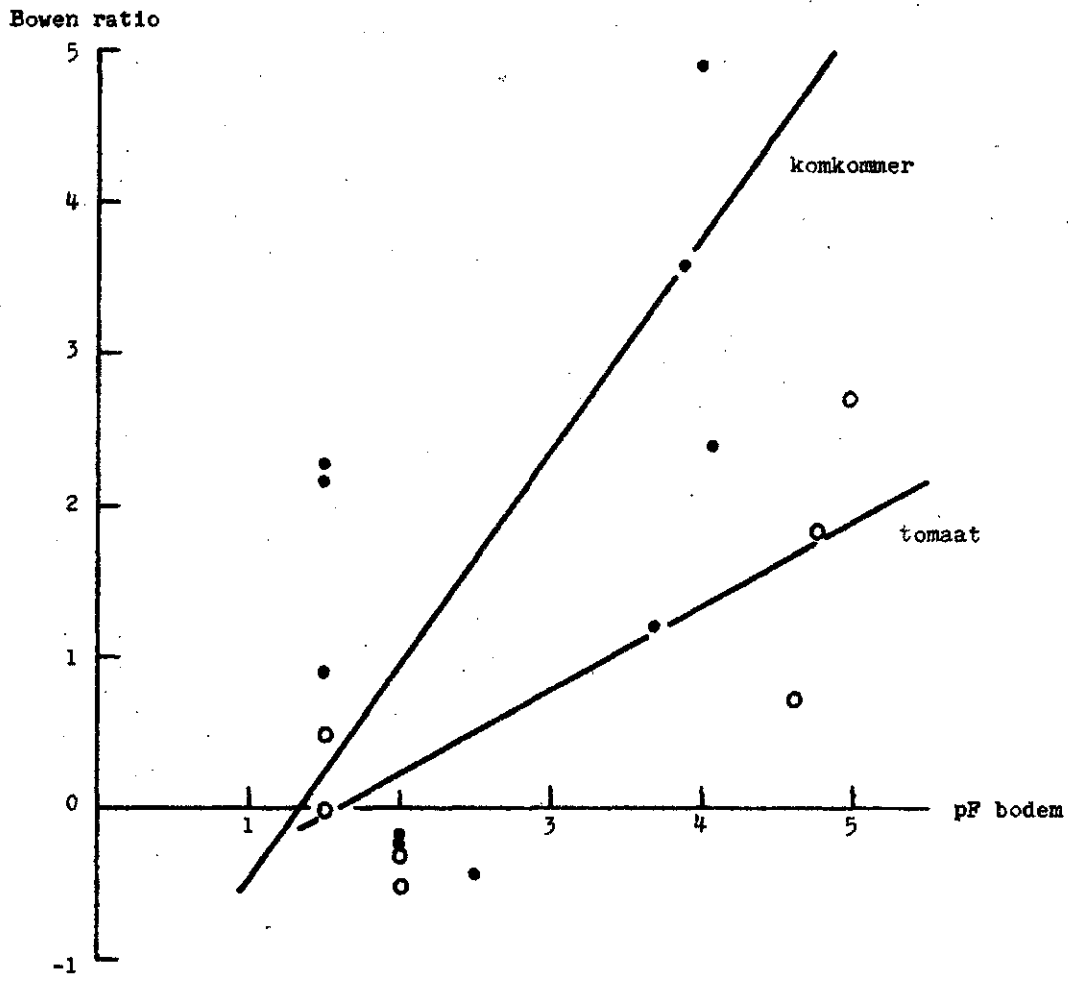


Fig.7. De relatie tussen de waterpotentiaal in de bodem en de 'Bowen ratio' voor de komkommer- en tomatenplant

Tabel 6. De belangrijkste factoren van de energiebalans en de 'Bowen ratio' β voor komkommerplanten (a) en tomatenplanten (b) op een bepaalde dag van het experiment. Van ieder van de condities is een voorbeeld gegeven van een proefplant en een controleplant. Alle gegevens zijn in $\text{cal cm}^{-2} \text{min}^{-1}$

		WE	VE	WE+VE	ASE*	β		
a	24°C HPLR	proefplant	0.074	0.015	0.089	0.097	4.9	
		controleplant	-0.066	0.157	0.091	0.097	-0.4	
	TL	proefplant	0.051	0.043	0.094	0.080	1.2	
		controleplant	-0.020	0.092	0.072	0.080	-0.2	
	20°C HPLR	proefplant	0.098	0.027	0.125	0.097	3.6	
		controleplant	0.078	0.090	0.168	0.097	0.9	
		TL	proefplant	0.074	0.034	0.008	0.080	2.4
		controleplant	0.114	0.052	0.166	0.080	2.2	
b	24°C HPLR	proefplant	0.130	0.049	0.179	0.097	2.7	
		controleplant	-0.062	0.198	0.136	0.097	-0.3	
	TL	proefplant	0.048	0.061	0.109	0.080	0.7	
		controleplant	-0.083	0.153	0.070	0.080	-0.5	
	20°C HPLR	proefplant	0.031	0.017	0.048	0.097	1.8	
		controleplant	0.078	0.153	0.231	0.097	0.5	
		TL	proefplant	0.185	0.014	0.199	0.080	13.2
		controleplant	-0.005	0.072	0.067	0.080	-0.1	

*ASE is gesteld op 0.6 maal de totale opvallende straling

In tabel 6 blijken de gemeten hoeveelheid geabsorbeerde straling en de berekende som van WE en VE slechts in orde van grootte overeen te stemmen. De oorzaak hiervan is vermoedelijk de aanwezigheid van zowel meetfouten, rekenfouten als principiële fouten. Een meetfout is bijvoorbeeld het niet gelijktijdig uitvoeren van de samenhangende metingen; een rekenfout is het lineair interpoleren van niet exacte gegevens naar perioden van één dag; een principiële fout is, dat er geen rekening is gehouden met de gelaagde opbouw van de plant: het aandeel van de onderste bladeren in de energiebalans is kwalitatief en kwantitatief anders dan dat van de bovenste. Enkele gegevens zijn gemeten aan het bovenste blad en andere zijn bepaald aan metingen die de gehele plant betreffen. In verband met de opzet van het experiment was dit echter niet te voorkomen.

De efficiëntie van het lichtgebruik werd berekend door de in de assimilaten vastgelegde hoeveelheid energie te delen door de geabsorbeerde, kortgolvlige stralingsenergie. Uit de groeicurve blijkt dat per dag maximaal circa $5 \cdot 10^{-4} \text{ g cm}^{-2} \text{ dag}^{-1}$ aan droge stof werd geproduceerd, of wel $5 \cdot 10^{-3} \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ werd vastgelegd. De intensiteit van het geabsorbeerde, kortgolvlige licht

Table 1. The relationship between the... (a) ... (b) ...

Table with 4 columns: Year, Value, and other numerical data. Rows include years from 1970 to 1980.

* Data is given in the table below...

The data shows a general upward trend... (a) ... (b) ...

It is clear that the... (a) ... (b) ...

bedroeg ongeveer $0.09 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$, zodat de efficiëntie bruto (drogestof opbrengst) op 5,5% en netto (drogestof opbrengst plus geschatte ademhaling) op 11% berekend wordt. GAASTRA (1963) geeft dat de maximale efficiëntie van de gebruikte lichtkwaliteit ongeveer 14% bedraagt en SLATYER (1967, pg. 36) zegt dat onder normale omstandigheden de efficiëntie van het lichtgebruik 2 tot 3% bedraagt.

9. De bladtemperatuur bij het inschakelen van de lampen

De stomata van de bladeren zijn gesloten in het donker en openen zich in het licht. Zowel de openings- als sluitreactie heeft een traagheid die enkele minuten bedraagt (KUIPER, 1961). In de onnatuurlijke lichtsituatie in de klimaatcel kunnen er daardoor verschijnselen optreden, welke in de natuur niet voorkomen. In de klimaatcel bereikt de straling binnen een zeer korte tijd de maximale intensiteit, terwijl de relatief trage stomata nog niet geopend zijn. De energiebalans is op elk tijdstip in evenwicht en daar de transpiratie nog belemmerd wordt, stijgt de bladtemperatuur (de warmtecapaciteit van het blad is zeer gering: ca. $0.025 \text{ cal cm}^{-2} \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$). Na 10 tot 20 minuten zijn de stomata geheel geopend en wordt een nieuwe 'steady state' bereikt.

De stijging van de relatieve bladtemperatuur bij een komkommerplant bleek maximaal ongeveer 3°C (fig. 8). De sluitingsreactie van de stomata verloopt sneller, waardoor het tegengestelde effect bij het uitgaan van de lampen minder uitgesproken is.

10. De bladtemperatuur bij het toevoegen van water aan de uitgedroogde plant

Bij het toevoegen van water aan de uitgedroogde plant wordt plotseling de groeiconditie voor de plant veel gunstiger. De verwachting was dan ook dat na irrigatie de transpiratie spoedig maximaal zou worden en dat de bladtemperatuur in korte tijd weer tot beneden de luchttemperatuur zou dalen. Bij een watergift aan een controleplant, die per ongeluk tot pF 3.5 was uitgedroogd, bleek deze verwachting juist (fig. 9a). De uitgedroogde proefplant (pF 4.2) gaf wel een onmiddellijke daling van de bladtemperatuur te zien, maar deze daling was slechts van 3°C tot 1.5°C . Pas in de loop van de daarop volgende dag werd de relatieve bladtemperatuur negatief (fig. 9b). Deze gegevens werden kwalitatief bevestigd met een URAS waterdamp- en koolzuuranalysator, waarmee de planten in een afgesloten ruimte onderzocht werden. Dit verschijnsel werd in alle onderzochte gevallen (komkommer 3x, tomaat 1x) waargenomen. De permanente verwelking van de proefplanten was steeds binnen 2 tot 3 uur na het irrigeren voorbij.

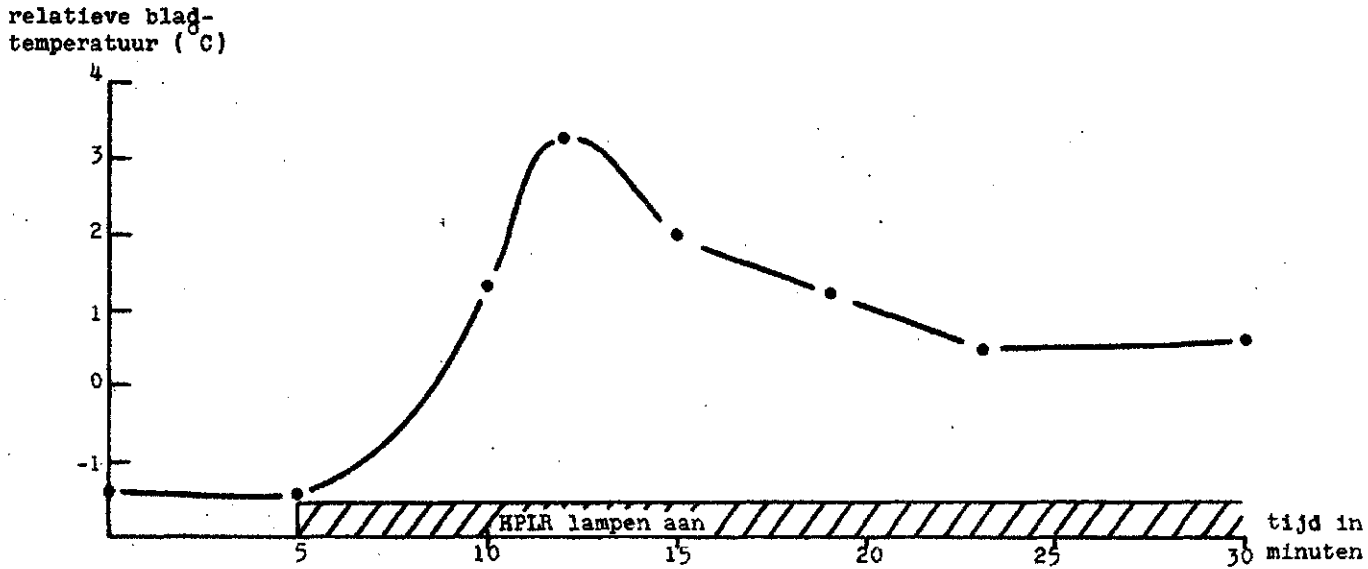


Fig.8. Het verloop in de tijd van de relatieve bladtemperatuur van een komkommerplant bij het inschakelen van de HPLR-lampen

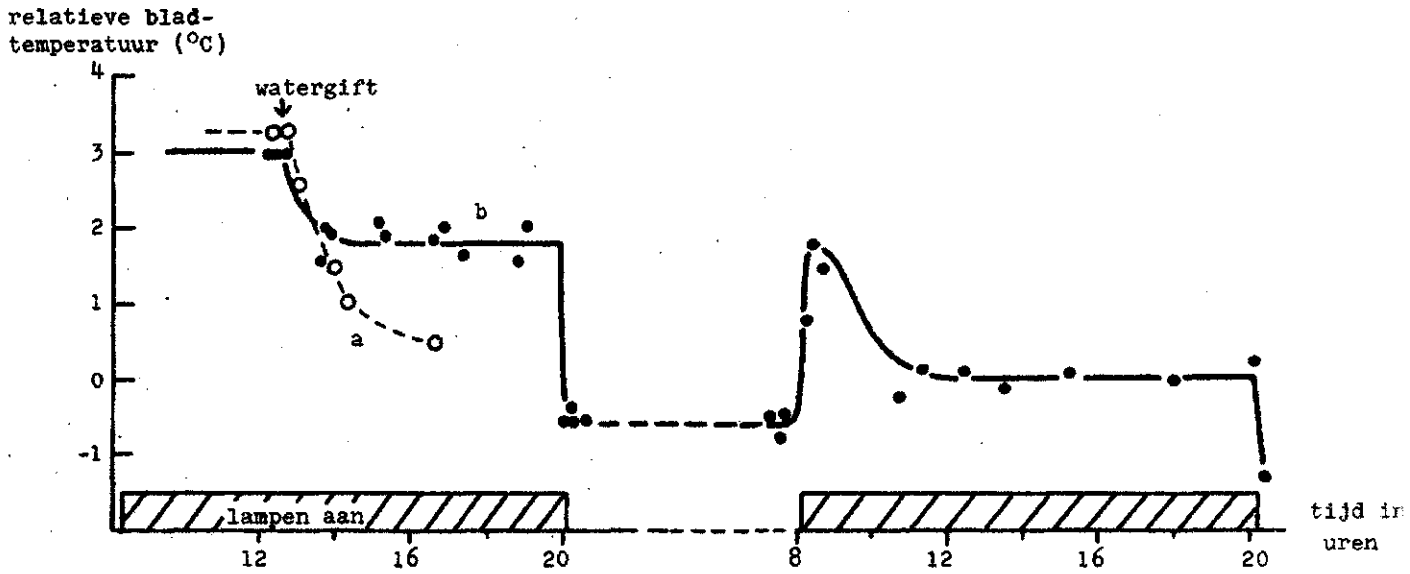


Fig.9. Het verloop in de tijd van de relatieve bladtemperatuur bij het toevoegen van water aan een controleplant die tot pF 3.5 was uitgedroogd (a) en aan een proefplant die tot pF 4.2 was uitgedroogd (b)



Bij appelbomen werd hetzelfde verschijnsel waargenomen door SCHNEIDER and CHILDERS (1941). Een mogelijke verklaring voor deze trage reactie is dat door de geremde (lengte)groei van de wortel en door het langdurige verblijf in een droge grond de verkurking van vooral de jonge worteldelen zover is gegaan, dat zelfs in een zeer vochtige omgeving niet voldoende wortel aanwezig is om aan de waterbehoefte van het blad te voldoen. BROUWER (1963) vond echter dat de wortellengtegroei in een voedingsoplossing niet of nauwelijks geremd wordt door een verhoogde waterpotentiaal van 5 bar. De in deze proef bereikte waterpotentiaal was echter veel hoger en ook moet er rekening mee worden gehouden dat de wortel in een voedingsoplossing anders kan reageren dan in de grond.

Simulatie

In samenwerking met prof. dr. ir. C. T. de Wit werd een simulatiemiddel voor een maïsgewas aangepast aan een komkommerplant, met het doel te zien of de onderscheiden gedragingen van de planten aan de hand van een model te begrijpen waren. De resultaten van de nog onvolledige aanpassing waren bemoedigend en tonen tevens dat er nog tal van hiaten bestaan in de fysiologische kennis van de plant en zeker aangaande de groei van de plant.

Samenvatting

Komkommer- en tomatenplanten werden in twee klimaatcellen aan een uitdrogingsproef onderworpen, waarbij enige aspecten van de invloed van het uitdrogen op de waterhuishouding van deze planten werden bestudeerd. De verkregen resultaten zijn in het algemeen niet nauwkeurig, maar tonen toch de onderzochte relaties duidelijk. Merendeels zijn de gegevens in goede overeenstemming met de literatuur.

1. De maximale uitdrogingsgrens bij komkommerplanten bleek $pF 4.1 \pm 0.33$ (13 bar) en bij tomatenplanten $pF 4.7 \pm 0.6$ (50 bar). Tussen deze bovenste grens en de waterpotentiaal na het irrigeren ($pF 1$) vertoont de plant een aantal reacties op het uitdrogen van de bodem. Het sluiten van de stomata is een van de eerste reacties en deze heeft door de verhoging van de diffusieweerstand een verlaging van zowel de transpiratiesnelheid als van de fotosynthesesnelheid ten gevolge.
2. De lengtegroei van het blad, die voor een belangrijk deel door de celstrekking veroorzaakt wordt, bleek verband te houden met de uitdrogingstoestand van de bodem. Boven $pF 1.8$ werd een daling van de lengtegroei waargenomen,

die evenredig was met het toenemen van de logaritme van de waterpotentiaal; bij de komkommerplant was de bovenste grens van de lengtegroei pF 3.8 en geen verschil werd geconstateerd tussen de groeisnelheid overdag en 's nachts. De bovenste grens voor de tomatenplant bleek pF 4.9. Tevens werd bij de tomaat vastgesteld dat de lengtegroei blad 's nachts groter was dan overdag en dan ook minder gevoelig was voor de uitdrogingstoestand.

3. Bij het verminderen van de transpiratiesnelheid stijgt de bladtemperatuur. De gemeten relatieve bladtemperatuur bleek bij het stijgen van de waterpotentiaal van de grond van pF 1 tot pF 4 voor de komkommer een lineaire toename van -2 tot 4°C te vertonen en voor de tomaat een toename van -1.5 tot 2.5°C .
4. De berekende relatieve dagelijkse groeisnelheid van het droge stof gewicht voor de controleplanten was in de orde van 9 tot 12% in het eerste deel van het experiment en van 2 tot 7% in het tweede deel; voor de proefplanten lagen deze waarden enkele procenten lager. Het gewicht van de planten na ongeveer 5 proefweken bedroeg 20 tot 45 gram droge stof.
5. Het droge stof percentage van de planten bleek toe te nemen bij het groter worden van de bodemwaterpotentiaal, behalve in het blad van de komkommerplant waar het constant bleef.
6. De transpiratieverhouding van de komkommerplant varieerde tussen 210 en 250, afhankelijk van de temperatuur en de vochtigheid. Van de tomatenplant was deze 200 tot 340. Tevens bleek dat bij de tomatenproefplanten, in tegenstelling tot de komkommerproefplanten, een lagere transpiratieverhouding gevonden werd dan bij de controleplanten (die voortdurend in vochtige grond stonden).
7. Tengevolge van het sluiten van de stomata nemen de diffusieweerstanden voor waterdamp en koolzuur toe. Een berekening werd uitgevoerd over de grootte van de luchtweerstand, de stomata weerstand, de cuticulaire weerstand en de mesophylweerstand voor beide plantensoorten. De resultaten zijn weergegeven in tabel 5.
8. Een energiebalans werd opgesteld voor de gehele planten en de gemeten grootheden vergeleken met de berekende.
9. Het effect op de bladtemperatuur van het inschakelen van de lampen en van het water toevoegen aan een uitgedroogde plant werden in enkele gevallen nagegaan.

Literatuur

- ABD EL RAHMAN, A. A. and J. F. BIERHUIZEN. 1959. The effect of temperature and water supply on growth, transpiration and water requirement of tomato under controlled conditions. Meded. Landb.hogeschool, Wageningen, 59, 3.
- AB EL RAHMAN, A. A., J. F. BIERHUIZEN and P. J. C. KUIPER. 1959. Growth and transpiration of tomato in relation to night temperature under controlled conditions. Meded. Landb.hogeschool, Wageningen 59, 4.
- BANGE, G. G. J. 1953. On the quantitative explanation of stomatal transpiration. Acta Bot. Neerl. 2: 255-297.
- BAVEL, C. H. M. VAN. 1967. Changes in canopy resistance to water loss from alfalfa induced by soil water depletion. Agr. Meteorol. 4: 165-176.
- BIERHUIZEN, J. F. en C. PLOEGMAN. 1967. Zouttolerantie van tomaten. Meded. Dir. Tuinb. 30: 302-310.
- BIERHUIZEN, J. F. and R. O. SLATYER. 1964. Photosynthesis of cotton leaves under a range of environmental conditions in relation to the internal external diffusive resistances. Aust. J. Biol. Sci. 17: 348-359.
- 1965. Effect of atmospheric concentration of water vapour and CO₂ in determining transpiration-photosynthesis relationships of cotton leaves. Technical Bulletin 43 van I. C. W., Wageningen.
- BIERHUIZEN, J. F., R. O. SLATYER and C. W. ROSE. 1965. A porometer for laboratory and field operation. J. exp. Bot. 46: 182-191.
- BIERHUIZEN, J. F., W. R. STERN and C. PLOEGMAN. 1968. Light, CO₂ and temperature effects on rate of photosynthesis of cotton plants (in voorbereiding).
- BROUWER, R. 1963. Some physiological aspects of the influence of growth factors in the root medium on growth and dry matter production. Meded. 212. I. B. S., Wageningen.
- BROUWER, R. and P. J. CLAEYS. 1961. The influence of pF of sandy soil and clay soil on leaf growth of young barley seedlings. Meded. 151 I. B. S., Wageningen.
- GAASTRA, P. 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. Meded. Landb.hogeschool, Wageningen 59, 13.



... HUIZIN, ...
...
...

...
...
...

...
...
...

...
...
...

...
...
...

...
...
...

...
...
...

...
...
...

...
...
...

...
...
...

...
...
...

...
...
...

- GAASTRA, P. 1963. Climatic control of Photosynthesis and respiration. In: Environmental Control of Plant Growth (L. T. Evans ed.) pp. 114-140 Academic Press, New York and London.
- GARDNER, W. R. 1965. Dynamic aspects of soil-water availability to plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 16: 323-342.
- KUIPER, P. J. C. 1961. The effects of environmental factors on the transpiration of leaves with special reference to stomatal light response. Meded. Landb. hogeschool, Wageningen 61.
- LAKE, J. V. 1967 a. Respiration of leaves during photosynthesis. I. Estimates from an electrical analogue: Aust. J. Biol. Sci. 20: 487-493.
- 1967 b. Respiration of leaves during photosynthesis. II. Effect on the estimation of mesophyll resistance. Aust. J. Biol. Sci. 20: 495-499.
- LOUSTALOT, A. J. 1945. Influence of soil moisture conditions on apparent photosynthesis and transpiration of pecan leaves. J. Agr. Res. 71: 519-532.
- MONTEITH, J. L. 1963. Gas exchange in Plant Communities. In: Environmental Control of Plant Growth (L. T. Evans ed.) pp. 95-112. Academic press, New York and London.
- NUNES, M. A., J. F. BIERHUIZEN and C. PLOEGMAN. 1968. Studies on productivity of coffee. I. Effect of light, temperature and CO₂ concentration on photosynthesis of Coffea arabica. Acta Bot. Neerl. 17: 93-102.
- PENMAN, H. L. and R. K. SCHOFIELD. 1951. Some physical aspects of assimilation and transpiration. Symp. Soc. Exp. Biol. 5: 115-129.
- PENNING DE VRIES, F. W. T. 1968a. Meting van de oppervlaktetemperatuur met behulp van een infrarood-radiometer in het traject van 0°C tot 50°C. Nota 438 I. C. W. Wageningen.
- 1968b. Het meten van de waterpotentiaal in blad- en grondmonsters. Nota 471 I. C. W. Wageningen.
- PLOEGMAN, C. en J. F. BIERHUIZEN. 1968. Zouttolerantie van komkommers. Meded. Dir. Tuinb. (in druk).
- RASCHKE, K. 1956. Ueber die physikalischen Beziehungen zwischen Wärmeübergangszahl, Strahlungsaustausch, Temperatur und Transpiration eines Blattes. Planta 48: 200-238.
- 1960. Heat transfer between plant and the environment. Ann. Rev. Plant Physiol. 11: 111-126.

- RIJTEMA, P. E. 1965. An analysis of actual evapotranspiration. Agricultural Research Report no. 659.
- SCHNEIDER, G. W. and N. F. CHILDERS. 1941. Influence of soil moisture stress on photosynthesis, respiration and transpiration of apple leaves. *Plant Physiol.* 16: 565-583.
- SLATYER, R. O. 1957. The influence of progressive increase of the total soil moisture stress on transpiration, growth and internal water relationships of plants. *Aust. J. Biol. Sci.* 10: 320-336.
- 1961. Effect of several osmotic substrates on the water relationships of tomato. *Aust. J. Biol. Sci.* 14: 519-540.
- 1966. Some physical aspects of internal control of leaf transpiration. *Agr. Meteorol.* 3: 281-292.
- 1967. *Plant Water Relationships*. Academic Press, New York and London.
- SLATYER, R. O. and J. F. BIERHUIZEN. 1964. Transpiration from cotton leaves under a range of environmental conditions in relation to the internal and external diffusive resistances. *Aust. J. Biol. Sci.* 17: 115-130.
- STOUTJESDIJK, Ph. 1966. On the measurement of the radiant temperature of vegetation surfaces and leaves. *Wentia* 15: 191-202.
- THOMAS, M. D. 1955. Effect of ecological factors on photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 6: 135-156.
- WADLEIGH, C. H. and H. G. GAUCH. 1948, Rate of leaf elongation as affected by the intensity of the total soil moisture stress. *Plant Physiol.*, Lancaster 23: 485-495.
- WEATHERLEY, P. E. 1965. Some investigations on water deficit and transpiration under controlled conditions. In: *Symposium Water stress in plants* (B. Slavik ed.) Publishing house of the Czechoslovak Academy of Sciences, Prague.
- WIT, C. T. DE. 1958. Transpiration and crop yields. *Verslag Landbouwk. Onderz.* no. 646.
- WIT, C. T. and Th. ALBERDA. 1961. Transpiration coefficient and transpiration rate of three grain species in growth chambers. *Meded.* 156. I. B. S. Wageningen.

