

G. F. Makkink en H. D. J. van Heemst

*Instituut voor Biologisch en Scheikundig Onderzoek
van Landbouwgewassen, Wageningen*

De weerstand van bladeren als functie van hun watergehalte en het licht

with a summary

Resistance of leaves as a function of their water content
and light



1972 *Centrum voor landbouwpublikaties en landbouwdocumentatie*

Wageningen

301501

ISBN 90 220 0395 7

Deze publikatie verschijnt tevens als Mededeling 442 van het I.B.S.

© Centrum voor landbouwpublicaties en landbouwdocumentatie, Wageningen, 1972.

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotocopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.

No part of this book may be reproduced or published in any form, by print, photoprint, microfilm or any other means without written permission from the publishers.

Abstract

Makkink, G. F. & H. D. J. van Heemst (1972) De weerstand van bladeren als functie van hun watergehalte en het licht. (Resistance of leaves as a function of their water content and light). Meded. Inst. biol. scheik. Onderz. LandbGewass. 442, ISBN 90 220 0396 5, pp. 23, tables 3, figs. 13, Eng. summary.

Also: Versl. Landbouwk. Onderz. (Agric. Res. Rep.) 774.

Transpiration and photosynthesis were recorded simultaneously in the laboratory and the decrease in relative water-content was calculated for *Phaseolus vulgaris*. The reciprocal diffusion length for water vapour and CO₂ showed an increase at first as water was lost and then a continuous decrease with further drying. The difference of both lengths (so called mesophyll diffusion length) reflected the behaviour of the stomata, proving the variable path through the intercellular spaces of water vapour during drying.

From the graph showing the relationship between both diffusion lengths for different light intensities, the concentration of CO₂ in the chloroplasts can be calculated for light intensities below saturation.

Key words: transpiration, photosynthesis, *Phaseolus vulgaris*, mesophyll-resistance, diffusion length, stomatal behaviour, light intensities, relative water-content, concentration of CO₂ in the chloroplasts.

Inleiding

Transpiratie en fotosynthese van planten worden beïnvloed door de weerstanden van het blad voor waterdamp en koolzuurgas. Aan deze weerstand heeft die van de huidmondjes een belangrijk aandeel. Hun wijdte wordt door de vorm van de sluitcellen bepaald en deze op zijn beurt door hun watergehalte. Een belangrijke factor die hierop invloed heeft is het licht.

Het is gemakkelijker het watergehalte van het blad te bepalen, dan dat van de sluitcellen. Hoewel beide a priori niet vereenzelvigd mogen worden leert de praktijk dat bij uitdroging van het blad de stomata zich sluiten. De vraag is gerechtvaardigd hoe de kwantitatieve samenhang is tussen de weerstand R van het blad voor waterdamp resp. koolzuurgas enerzijds en de lichtintensiteit I en het watergehalte W van het blad anderzijds. Het patroon van deze samenhang bepaalt mede het ecologisch gedrag van de plant. Het kan aanwijzingen geven over de droogtetolerantie van de plant respectievelijk het planteras.

In het volgende onderzoek wordt een dergelijke samenhang vastgesteld bij de boon (*Phaseolus vulgaris* L.). Bij de sinaasappel (*Citrus sinensis* L.) deed Kriedemann (1971) een soortgelijk onderzoek.

Een diagram voor het gedrag van huidmondjes

Aan de hand van enige gegevens uit hieronder vermelde literatuur kan men zich een indruk vormen van de invloed van het relatieve watergehalte W_r van het blad en de lichtintensiteit I op de relatieve spleetwijdte S_r ($=S/S_{max}$) van de stomata. De grootte weerspiegelt enigszins de relatieve conductiviteit van de stomata (K/K_{max}), respectievelijk de reciproke van de verhouding L/L_{min} der stomata. Zo geven Pisek & Winkler (1953) voor een 8-tal kruiden en een aantal houtige gewassen op bij welk watertekort van het blad (in procenten van het versgewicht bij maximaal watergehalte) de stomata zich beginnen te sluiten en bij welk tekort ze de sluiting hebben volbracht. Deze bepalingen werden verricht bij 2 of 3 lichtintensiteiten. Bij het begin van de sluiting heeft S_r bij voldoende licht de waarde 1,0 (beneden het lichtverzagingsniveau een lagere waarde), bij het einde van de sluiting de waarde 0. Wij rekenden voor de 8 kruiden het watertekort (t) om in het relatieve watergehalte W_r met de formule

$$W_r = 1 - t / (1 - d) \quad (1)$$

waarin d het drogestofgehalte voorstelt bij maximaal watergehalte van het blad. Dit werd op 0,15 geschat. De gemiddelde W_r van de 8 kruiden werd berekend. De luxwaarden werden omgerekend in calorieën per cm^2 per minuut met behulp van gegevens van Gaastra (1959, p. 24).

Kuiper (1961) geeft voor de boon (*Phaseolus vulgaris*) een grafiek voor de samenhang tussen de wijdte van de stomata en de lichtintensiteit bij maximale turgescentie. Hieraan zijn enige waarden ontleend (1961, fig. 14 A).

Fig. 1. Isogram van de relatieve spleetwijdte van stomata (S/S_{max}) als functie van het relatieve watergehalte van het blad (W_r) en de lichtintensiteit (I).

▲△ gemiddelden van 8 verschillende kruiden (Pisek & Winkler, 1953)

● *Phaseolus vulgaris* (Kuiper, 1961)

× *Vicia faba* (Stålfelt, 1929)

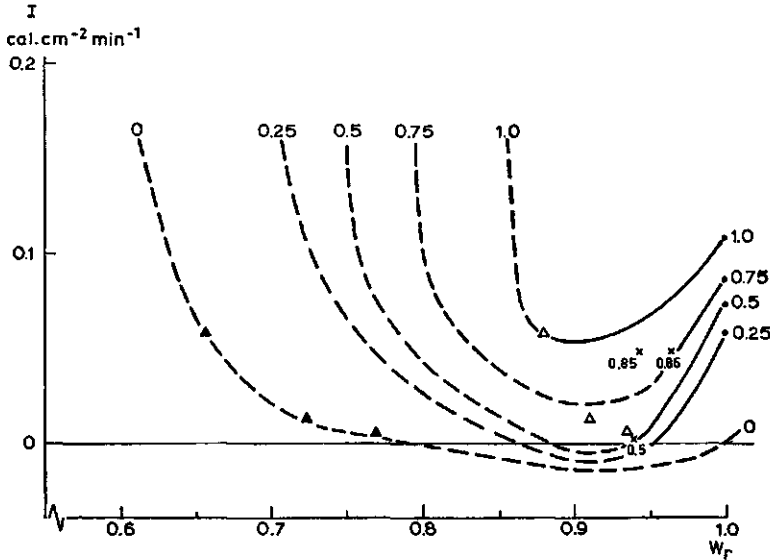


Fig. 1. Isogram of the relative width of stomata (S/S_{max}) as a function of the relative water content of the leaf (W_r) and light intensity (I).

▲△ averages of 8 herbs (Pisek & Winkler 1953)

● *Phaseolus vulgaris* (Kuiper, 1961)

× *Vicia faba* (Stålfelt, 1929)

Stålfelt (1929) vond bij de tuinboon (*Vicia faba*) dat in het donker bij uitdroging de stomata zich openen en bij verdergaande uitdroging zich weer sluiten, zodat bij een watertekort van ca. 5% de relatieve spleetwijdte ca. 0,5 bedraagt (1929, fig. 2). Ook geeft hij waarden voor een lichtniveau van 8000 lux (1929, fig. 7).

Alle omgerekende waarden van S_r zijn uitgezet als functie van I en W_r (fig. 1). De getrokken lijnen zijn de isopleten door de gevonden punten: de stippellijnen zijn door inter- en extrapolatie toegevoegd.

Dit diagram geeft duidelijk aan dat in het donker bij uitdroging een gedeeltelijke opening der stomata optreedt, en dat bij opklimmende lichtniveaus de stomata zich bij een groter watertekort nog kunnen open houden en aldus het sluiten uitstellen. Volgens dit diagram is er een gebied (binnen de isopleet van 1,0) waar de spleetwijdte niet gevoelig is voor het watergehalte van het blad. Bij een constant dampspanningsverval tussen atmosfeer en blad is dus in dat gebied de transpiratie evenmin gevoelig voor het watergehalte, hetgeen in overeenstemming is met de uitkomsten van Gregory et al. (1950) en van Milthorpe & Spencer (1957). Opgemerkt moet worden dat fig. 1 is ontleend aan gegevens van uiteenlopende plantesoorten.

Verwacht mag worden dat bij wateropname het patroon der krommen zal zijn verschoven tengevolge van hysteresis.

De experimentele werkwijze

De metingen werden verricht in het fotosyntheselaboratorium van het IBS te Wageningen, beschreven door Louwerse & Van Oorschot (1969). De proeven werden gedaan met *Phaseolus vulgaris*. De planten werden opgekweekt op een voedingsoplossing en bij het volgroeid zijn van de eerste bladeren met pot en al naar de experimenteerruimte overgebracht. De procedure was als volgt: de gehele spruit werd in de meetcuve (13,5 l) gebracht. Een deel van de stengel en de pot met het wortelstelsel bleven erbuiten. De automatische registratie begon in het donker. Nadat de koolzuuruitwisseling en de transpiratie constant waren geworden (na ca. 2 uren) werd het licht aangedaan en gewacht tot dit opnieuw het geval was. Daar het in onze proeven de bedoeling was de reactie op een dalend watergehalte te registreren, werd, terwijl de registratie doorliep, de pot met cultuurvloeistof verwijderd, het wortelstelsel met filtreerpapier afgedroogd en met een plastic zakje omhuld. Zodra de fotosynthese tot een kleine waarde was verminderd of de proef lang genoeg had geduurd werd deze beëindigd en het vers- en drooggewicht van de plant bepaald.

Op de registratiestroken werden de tijdstippen waarbij de waarden van de benodigde grootheden worden afgelezen, op zodanige afstanden gekozen, dat het verloop der krommen tussen de tijdstippen bij benadering rechtlijnig is. De waarden werden op ponskaarten gebracht en met een computerprogramma werden alle gewenste uitkomsten zoals de transpiratie- en fotosynthesesnelheid, de totale bladweerstand resp. diffusielengte berekend voor waterdamp en koolzuurgas enz. (met gebruikmaking van ijklijnen van instrumenten en na toepassing van de correcties bijv. voor de luchtdruk (Louwerse & Van Oorschot, 1969). Uitgaande van een relatief watergehalte van de plant van 1,0 bij het droogzetten en het door weging verkregen water- en drogestofgehalte op het eind van de proef, werd ook het verloop van het relatieve watergehalte van de plant tijdens het gehele droogproces uit de transpiratie berekend. Dit heeft betrekking op de gehele plant en niet op het blad alleen. Bij de boon mag over een groot interval het watergehalte in het blad gelijkgesteld worden aan dat van de gehele plant (zie verderop).

Gemeten werden de transpiratiesnelheid T (cm^3 waterdamp per cm^2 sec) en de fotosynthesesnelheid F (cm^3 koolzuurgas per cm^2 sec). Met andere gemeten grootheden maakten ze het mogelijk de diffusielengte L (cm) voor koolzuurgas (index k) en voor waterdamp (index w) te berekenen volgens

$$L_w = D_w (e_o - e_u) / P T \quad (2)$$

$$L_k = D_k (c_u - c_o) / F \quad (3)$$

D diffusiecoëfficiënt ($\text{cm}^2 \text{sec}^{-1}$), e dampspanning (mm Hg), o voor het verdampend oppervlak aan de buitenwand van de mesofylcellen, u voor de uitgaande waterstroom, P atmosferische druk (mm Hg), c concentratie koolzuurgas ($\text{cm}^3 \text{CO}_2 \cdot \text{cm}^{-3}$ lucht), index c voor de chloroplasten in het mesofyl.

Bij het gebruik van deze formules wordt de waterdampspanning aan de wand der mesofylcellen geacht maximaal te zijn bij de gemeten bladtemperatuur. Maar al is dit bij het uitdrogen niet meer het geval, het effect van deze afwijking kan verwaarloosd worden. (Bij een waterpotentiaal in het blad van -15 bar bedraagt de dampdruk in het inwendige van het blad bij een bladtemperatuur van 4°C boven de temperatuur van 20°C van de atmosfeer slechts 0,06 mm Hg minder dan de verzadigde dampdruk (22,1 mm Hg). Dit is slechts 0,5% van het interval van 11,7 mm Hg tussen de dampdruk

van de atmosfeer bij een relatieve luchtvochtigheid van 0,60 en die in het blad.)

De koolzuurgasconcentratie in het mesofyl wordt op 0 aangenomen, hetgeen we als juist aannemen voor lichtintensiteiten boven het verzadigingsniveau; bij zwakker licht kan L_k dus te hoog berekend worden.

Om de uitkomsten van de proeven in overeenkomst te houden met het verloop van de fotosynthese en de transpiratie, en om hen op overeenkomstige wijze met de meetfout te belasten als F en T , werden steeds de reciproke diffusielengten L_w^{-1} en L_k^{-1} berekend, getekend en gemiddeld. Ze hebben de dimensie cm^{-1} en stellen voor hoeveel diffusielengten per cm kunnen worden afgepast. Hun waarden corresponderen met de conductiviteiten voor waterdamp en koolzuurgas (R_w^{-1} en R_k^{-1}).

Primaire resultaten

Het uitgangsmateriaal voor een analyse vormen de uitdroogkrommen van een plant, waarbij de reciproke diffusielengten L_w^{-1} en L_k^{-1} van de geëxposeerde bladeren zijn uitgezet tegen het relatieve watergehalte W_r van de plant.

In een aparte proef is vastgesteld dat de fractie van het water dat zich bij een plant in het blad bevindt vrijwel onafhankelijk is van het relatieve watergehalte van de gehele plant over een interval van 1,0 tot 0,5 relatief watergehalte (fig. 2). Voor de fracties van het water die zich in de stengel en de wortel bevinden, geldt dit niet: de fractie in de stengel neemt toe met de uitdroging, die in het wortelstelsel af.

De proef werd aldus genomen: 22 planten op cultuurvloeistof werden op zeker moment eruit genomen en na afdrogen van de wortels vers gewogen. Deze gewichten werden beschouwd als de individuele gewichten van planten bij maximaal relatief watergehalte. Zes werden teruggeplaatst op de cultuurvloeistof, de andere 16 op een lege pot. Van tijd tot tijd werd een plant genomen, hetzij uit een gevulde of een lege pot, verdeeld in blad, wortels en de rest en voor elk deel werden het versgewicht en het drooggewicht bepaald. Dit gebeurde in een periode van enige uren. Per individu kon nu na enige tijd van uitdroging het aandeel van het overgebleven water in elk plantedeel worden berekend, en ook hoeveel van het water dat in het begin in de gehele

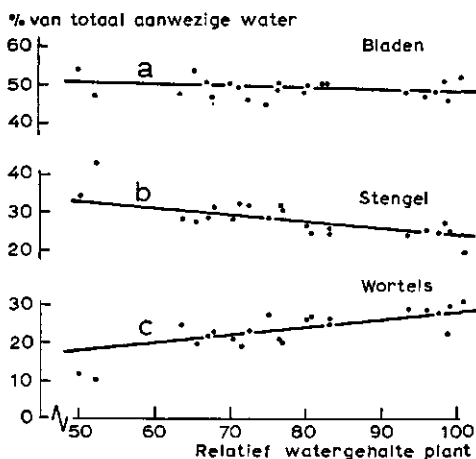


Fig. 2. Het water, na korter of langer uitdrogen in een deel van de plant voorhanden als een percentage van het water in de gehele plant, als een functie van het watergehalte dat nog in de gehele plant aanwezig is. a. in de bladeren; b. in de stengels; c. in de wortels.

Fig. 2. Water in plant parts as a percentage of that in whole plant against the water content in the whole plant at any period of drying. a. in the leaves; b. in the stalk; c. in the roots.

Fig. 3a. Reciproke diffusielengte voor waterdamp (L_w^{-1} , cm^{-1}) als functie van het relatieve watergehalte van de bladeren (W_r) voor 4 individuele planten. Het lichtniveau ($\text{cal cm}^{-2}\text{min}^{-1}$) is vermeld bij de krommen.
 b. Als a voor de reciproke diffusielengte voor koolzuur (L_k^{-1} , cm^{-1}) van dezelfde planten.

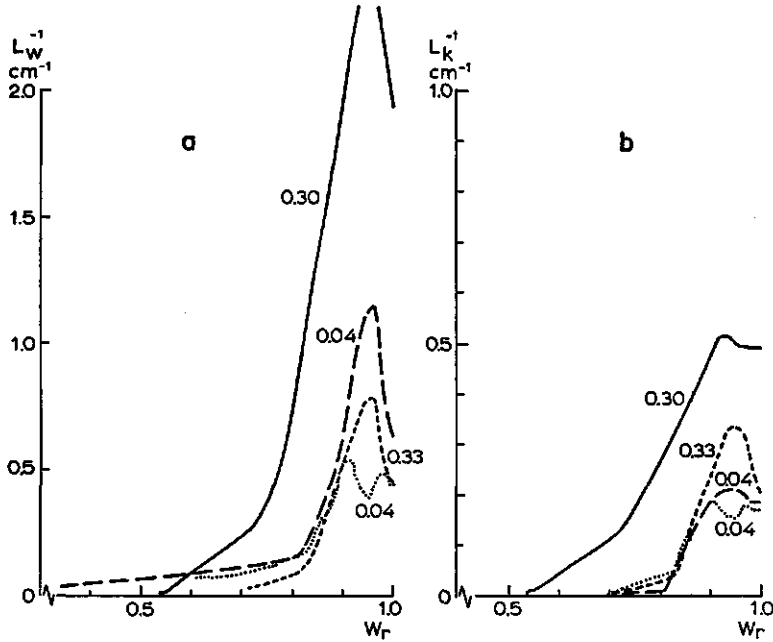


Fig. 3a. Reciprocal diffusion length for water vapour (L_w^{-1} , cm^{-1}) as a function of relative water content of leaves (W_r) for 4 individual plants. The level of light intensity ($\text{cal cm}^{-2}\text{min}^{-1}$) is indicated on the curves.
 b. As a for the reciprocal diffusion length for CO_2 (L_k^{-1} , cm^{-1}) of the same plants.

plant aanwezig was op het eind was overgebleven. Uit deze gegevens werd fig. 2 samengesteld. Deze toont aan dat het relatieve watergehalte in de gehele plant gelijk gesteld mag worden aan dat in het blad alleen.

Hoe meer de plant uitdroogt, hoe kleiner de reciproke diffusielengten L_w^{-1} en L_k^{-1} worden. Een groot aantal krommen als van fig. 3a en b, verkregen bij verschillende lichtintensiteiten, zijn voorhanden. Ze lopen sterk uiteen, zoals de gegeven voorbeelden tonen.

Bij beschouwing van de grootheden L_w^{-1} en L_k^{-1} als functie van de lichtintensiteit bij $W_r=1,0$ (fig. 4) blijkt dat de gemiddelde waarde boven een lichtintensiteit van $0,15 \text{ cal cm}^{-2}\text{min}^{-1}$ ($0,62 \text{ J cm}^{-2}\text{min}^{-1}$) niet meer toeneemt en gemiddeld voor waterdamp $1,36 \text{ cm}^{-1}$ bedraagt en voor koolzuurgas $0,42 \text{ cm}^{-1}$ (gemiddelden berekend uit alle waarden uit het lichtinterval boven $0,16 \text{ cal cm}^{-2}\text{min}^{-1}$). Beneden die lichtintensiteit neemt de reciproke diffusielengte voor beide gassen sterk af. In donker is L_w^{-1} rond $0,17 \text{ cm}^{-1}$, terwijl L_k^{-1} dan zijn betekenis verliest omdat geen CO_2 meer binnendringt. (Deze drie waarden wijken iets af van die in tabel 2 (kolom maximaal turgescerent,

Tabel 1. Gemiddelde waarden van L_w^{-1} en L_k^{-1} van de top van afzonderlijke krommen van planten gekweekt in de winter en de zomer, met de standaardafwijking van de gemiddelden. n = aantal planten, bij 2 lichtniveaus tijdens de experimentele droging.

		licht, cal cm ⁻² min ⁻¹			
		n	0,10 - 0,12	n	0,18 - 0,33
L_w^{-1}	winter	6	1,116 ± 0,084	4	1,535 ± 0,042
	zomer	4	1,392 ± 0,250	9	1,836 ± 0,297
L_k^{-1}	winter	6	0,400 ± 0,026	4	0,458 ± 0,002
	zomer	4	0,429 ± 0,019	9	0,590 ± 0,076

Table 1. Average values of L_w^{-1} and L_k^{-1} of the top of individual curves of plants grown in winter and in summer, with the standard deviation of the averages. n =number of plants; with 2 levels of light intensity, during the experimental drying.

Fig. 4a. De reciproke diffusielengte voor waterdamp (L_w^{-1} , cm⁻¹) bij een relatief watergehalte van de bladeren (W_r) van 1,0 als functie van de lichtintensiteit. De lijn is getrokken door gemiddelde waarden (×). b. Als a voor de diffusielengte voor koolzuur (L_k^{-1} , cm⁻¹).

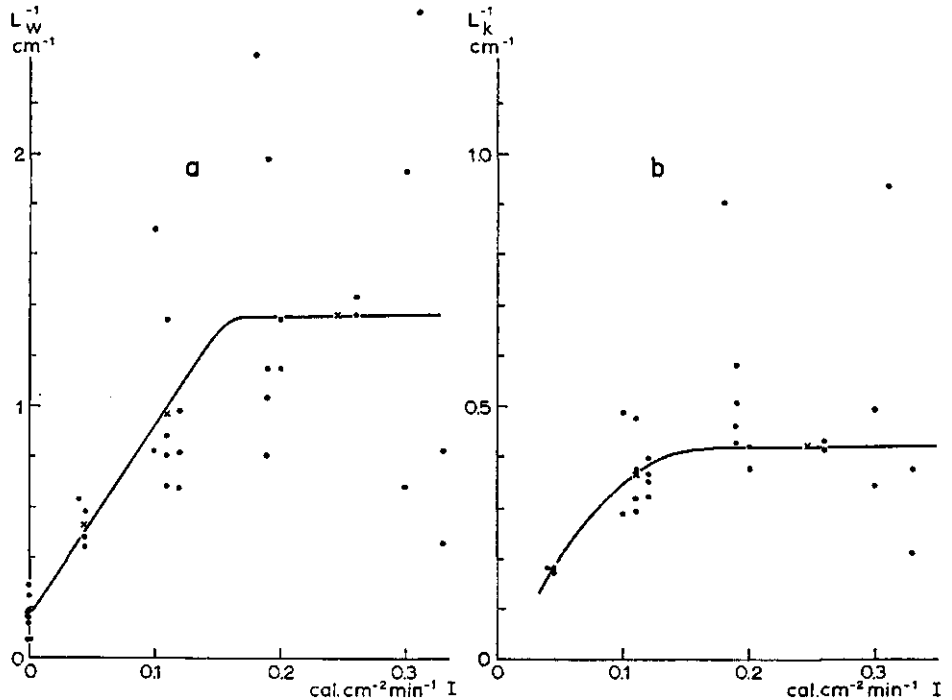


Fig. 4a. The reciprocal diffusion length for water vapour (L_w^{-1} , cm⁻¹) with a relative water content of the leaves (W_r) of 1.0 as a function of light intensity. The line is drawn through average values (×). b. As a for the diffusion length of CO₂ (L_k^{-1} , cm⁻¹).

L^{-1} : 1,42, 0,49 en 0,18), omdat er één plant meer bij betrokken was dan bij de waarden der tabel.)

De spreiding in L_w^{-1} en L_k^{-1} is bij alle waarden van W_r zeer groot. Het staat niet vast dat deze het gevolg is van de tijd van het jaar waarin de proefplanten werden opgekweekt (zonder bijbelichting). Voor de twee lichtniveaus van de proef waarvan een voldoende groot aantal waarnemingen voorhanden is, is de gemiddelde maximale waarde voor L_w^{-1} en L_k^{-1} berekend voor de planten die in de winter en die in de zomer zijn opgekweekt. De gemiddelden verschillen bij $P > 0,05$ volgens de t-toets van Student niet significant (tabel 1).

Hoewel de spreiding in de waarden van L_w^{-1} en L_k^{-1} zeer groot is, is het type van de uitdroogkrommen vrijwel hetzelfde (fig. 3a en b): bij uitdroging van een blad treedt voor beide grootheden eerst een stijging op, daarna een daling die tenslotte meestal plotseling minder steil wordt, zodat een knik optreedt. De reciproke diffusielengte voor koolzuurgas wordt tenslotte nul. Top, knik en snijpunt met de abscis liggen elk niet bij een constant relatief watergehalte.

Afwijkingen van dit type kromme treden op bij zwak licht en in het donker. Er kunnen dan twee toppen optreden (een voorbeeld in fig. 3a en b). Ook kan de top voorkomen bij $W_r = 1,0$ of kan de top eerst na een horizontale aanloop optreden.

Uit de volledige krommen van het moment af dat de plant in de meetcuve werd gezet, blijkt dat zowel het inschakelen van het licht als het droogzetten soms een duidelijk oscilleren tot gevolg heeft (fig. 5), wat ook door anderen is opgemerkt (Hopmans, 1968; Lang et al., 1969).

Fig. 5. Diffusielengte (cm) voor waterdamp (—) en koolzuurgas (---) bij $0,04 \text{ cal cm}^{-2}\text{min}^{-1}$ van het ogenblik dat de bladeren in de cuve geplaatst zijn. t = tijdstip (u).

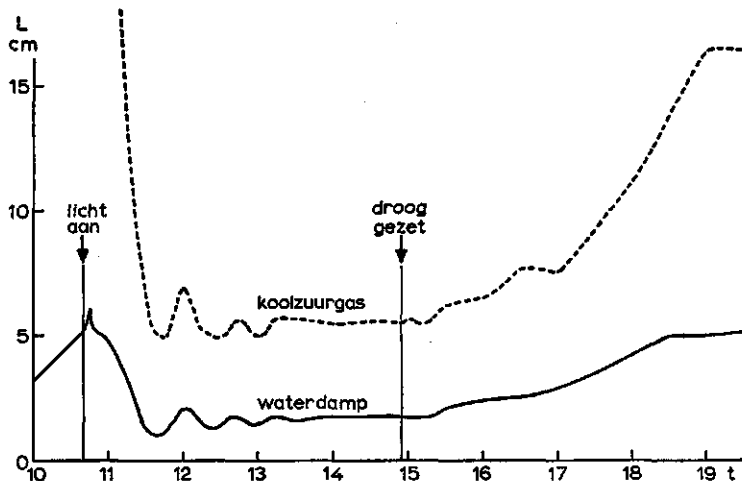


Fig. 5. Diffusion length (cm) for water vapour (—) and CO_2 (---) with $0,04 \text{ cal cm}^{-2}\text{min}^{-1}$ from the moment that the leaves were placed in the plant chamber.

licht aan = light on, droog gezet = set dry, t = time (hours).

∞ Tabel 2. Gemiddelde reciproke diffusielengten (L^{-1}) en relatieve watergehalten (W_r) voor drie lichtintensiteiten en in donker (dit alleen bij waterdamp), van 6 typerende punten van de L^{-1} (W_r)-krommen der afzonderlijke gevallen.

n	l	Maximaal turgescens		Top		Halverwege		Knik		Halverwege		Compensatie-punt		$W_r=0,7$	
		L_w^{-1}	W_r	L_w^{-1}	W_r	L_w^{-1}	W_r	L_w^{-1}	W_r	L_w^{-1}	W_r	L_w^{-1}	W_r		
Waterdamp	3	0,04	0,56	1,0	0,82	0,976	0,50	0,898	0,14	0,819	0,115	0,780	0,090	0,733	—
	10	0,11-0,12	0,98	1,0	1,23	0,961	0,52	0,883	0,20	0,812	0,136	0,735	0,074	0,663	—
	13	0,18-0,33	1,42	1,0	1,75	0,961	0,65	0,845	0,16	0,732	0,115	0,693	0,055	0,604	—
	6	0	0,18	1,0	0,22	0,962			0,12	0,857				0,09	0,7
koolzuur- gas	3		L_k^{-1}		L_k^{-1}		L_k^{-1}		L_k^{-1}		L_k^{-1}		L_k^{-1}		
	10	0,04	0,18	1,0	0,20	0,957	0,13	0,892	0,03	0,828	0,02	0,780	0	0,733	
	13	0,11-0,12	0,37	1,0	0,41	0,963	0,26	0,887	0,08	0,815	0,04	0,735	0	0,663	
beide	3				0,55	0,954	0,30	0,970	0,09	0,774	0,05	0,693	0	0,604	
	10					0,966		0,895		0,824		0,780		0,733	
	13					0,962		0,885		0,813		0,735		0,663	
						0,952		0,858		0,753		0,693		0,604	

Tabel 2. Average reciprocal diffusion lengths (L^{-1}) and relative water content (W_r) at three light intensities and at darkness (this only with water vapour), of 6 characteristic points of the L^{-1} (W_r)-curves of individual cases.

Berekeningsmethode

Het feit dat in de meeste gevallen het verloop van de reciproke diffusielengten in afhankelijkheid van het watergehalte gelijkvormig is gaf de mogelijkheid de grote spreiding tussen de afzonderlijke gevallen (zie fig. 4a en b) door middelen op te heffen. Maar hoe moet men middelen zonder het karakter van de krommen te doen vervagen? Daar de toppen en knikken niet bij hetzelfde relatieve watergehalte liggen, zou een middeling van ordinaten bij constante abscissen het verloop der gemiddelde krommen sterk vervlakken. Wij pasten daarom de volgende wijze van middelen toe.

Van de L_w^{-1} en L_k^{-1} -krommen worden de ordinaten en abscissen van top en knik afgelezen en afzonderlijk gemiddeld. Zo lezen we ook de ordinaten af bij $W_r = 1,0$ en berekenen het gemiddelde. Voor de L_k^{-1} -kromme lezen we de abscis af waar L_k^{-1} nul is (het compensatiepunt). Voor L_w^{-1} kan dit niet omdat er cuticulaire transpiratie is. Daarom lezen we de waarde van L_w^{-1} af voor het compensatiepunt en berekenen daarvan het gemiddelde.

Daar de krommen tussen top en knik en tussen knik en compensatiepunt vaak krom zijn, lezen we ook nog de ordinaten en abscissen af voor de relatieve watergehalten midden tussen die van top en knik en van knik en compensatiepunt in. In totaal worden zo voor 6 punten gemiddelde ordinaten en abscissen verkregen (tabel 2). Van de hierdoor te tekenen gemiddelde kromme is nu het karakter zo goed mogelijk behouden gebleven.

Soms was een knik niet vast te stellen. Dan werd een punt als knik aangenomen.

Deze wijze van middelen zou men de natuurlijke kunnen noemen, omdat die recht doet aan het natuurlijke verloop van een proces, in dit geval het uitdroogproces. De werkwijze is verwant aan die welke Van de Sande Bakhuyzen (1937) toepaste bij het bepalen van de gemiddelde groei van een plant. Hij middelde niet de opeenvolgende oogsten in de loop van de groeitijd, maar bepaalde het groeiverloop van een 'standaardplant aan de hand van het verloop van de bladoppervlakte, waarbij op elk oogststadium de oppervlakken van alle volgroeide bladeren afzonderlijk werden bepaald en per bladnummer gemiddeld.

Voor 3 lichtniveaus is nu een gemiddelde L_w^{-1} en L_k^{-1} -kromme verkregen. Deze niveaus zijn ca. 0,04, 0,10-0,12 en 0,18-0,44 cal cm⁻²min⁻¹ (ca. 0,17, 0,42-0,50 en 0,75-1,38 J. cm⁻²min⁻¹). Volgens fig. 4a en b is er in dit laatste interval sprake van lichtverzadiging.

Secundaire resultaten

De gemiddelde reciproke diffusielengten voor waterdamp en koolzuurgas (tabel 2) zijn in fig. 6a en b weergegeven. Voor alle drie lichtniveaus ligt de maximale gemiddelde L^{-1} bij watergehalten beneden 1. De ligging van de top voor L_w^{-1} bij het lichtniveau van ca. 0,04 cal cm⁻²min⁻¹ lijkt niet consistent met de overige, maar het gemiddelde berust op slechts 3 gevallen.

Uit de gemiddelde waarden van L_w^{-1} , die voor het blad als geheel gelden, werden de waarden berekend alleen voor de stomataire weg der waterdamp (L_{ws}^{-1}) door de waarde der cuticulaire conductiviteit (L_w^{-1} bij duisternis) in mindering te brengen. De geringe diffusielengte der laminaire laag werd verwaarloosd. De verkregen waarden van L_{ws}^{-1} kunnen ook als relatieve waarden worden weergegeven door de hoogste

Fig. 6a. Gemiddelde reciproke diffusielengte voor waterdamp (L_w^{-1} , cm^{-1}) en gemiddelde transpiratie bij 20° C en 0,60 relatief vochtgehalte der atmosfeer (T_s , cm^3 , cm^{-2} uur $^{-1}$) als functie van het relatieve watergehalte van de plant. Cijfers zijn de lichtintensiteiten in $\text{cal cm}^{-2}\text{min}^{-1}$.

b. Als a voor de reciproke gemiddelde diffusielengte voor CO_2 (L_k^{-1} , cm^{-1}) en de fotosynthesesnelheid F (mm^3 koolzuurgas. cm^{-2} .uur $^{-1}$).

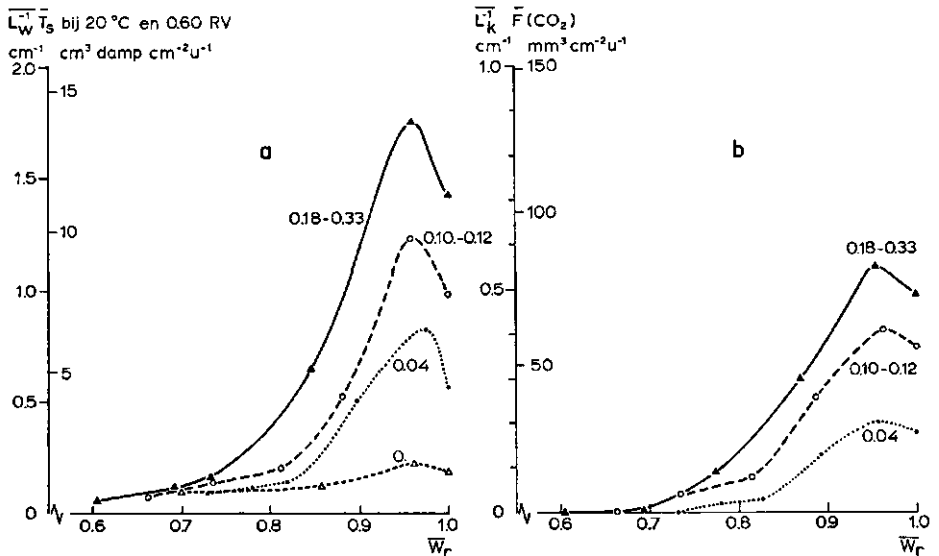


Fig. 6a. Average reciprocal diffusion length for water vapour (L_w^{-1} , cm^{-1}) and average transpiration at 20° C and 0.60 relative humidity as a function of the relative water content of the plant. Figures represent light intensities in $\text{cal cm}^{-2}\text{min}^{-1}$.

b. As a for the reciprocal average diffusion length of CO_2 (L_k^{-1} , cm^{-1}) and photosynthesis rate F ($\text{mm}^3 \text{ CO}_2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{hour}^{-1}$).

waarde (bij lichtverzadiging en relatief watergehalte van 0,96) op 1,0 te stellen. De uitkomsten kunnen in een isogram als functie van I en W_r worden weergegeven (fig. 7).

Uit de gemiddelde reciproke diffusielengten zijn een aantal afgeleide waarden berekend die in het volgende worden beschouwd (tabel 3). In de eerste plaats de diffusielengten L_w en L_k zelf.

Voor de drie lichtniveaus zijn deze uitgezet tegen het relatieve watergehalte van het blad (fig. 8a en b). Ze nemen met de uitdroging van het blad sterk toe.

De mesofylweerstand, hier gegeven als de gemiddelde diffusielengte L_M , wordt berekend volgens

$$L_M = L_k - L_w \quad (4)$$

De gemiddelde diffusielengte van het mesofyl is in fig. 8c beschouwd in afhankelijkheid van het gemiddelde relatieve watergehalte van het blad, in fig. 9 in afhankelijkheid van de gemiddelde diffusielengte voor waterdamp L_w . Het is duidelijk dat de samenhang tijdens uitdroging sterk afhankelijk is van het licht.

Men kan ook beide gemiddelde conductiviteiten met elkaar vergelijken (fig. 10). Uit deze grafiek blijkt dat één punt (0,26, 0,52) afwijkt. De punten uit deze grafiek

Tabel 3. Uit de gemiddelde reciproke diffusielengten afgeleide grootheden bij 3 lichtintensiteiten en voor 6 karakteristieke punten van de krommen.

Aantal gevallen	$W_T=1$	Top	Halver-wege	Knik	Halver-wege	Compen-satie-punt	I (cal cm ⁻² min ⁻¹)	
3	L_w	1,79	1,215	2,0	7,25	8,70	11,1	—
	L_k	5,55	5,0	7,54	32,3	50	~	—
	L_M	3,76	3,785	5,54	25,0	41,3	—	0,04
	C_T	98,5	130	122	148	182	—	—
	L_M^{-1}	0,266	0,260	0,181	0,044	0,024	—	—
	10	L_w	1,02	0,82	1,91	4,94	7,37	13,6
L_k		2,72	2,42	3,88	13,2	25,0	~	0,10—
L_M		1,70	1,60	1,97	8,3	17,6	—	0,12
C_T		85	95	64	84	108	—	—
L_M^{-1}		0,59	0,625	0,508	0,121	0,057	—	—
13		L_w	0,705	0,562	1,54	6,25	8,71	18,2
	L_k	2,04	1,82	3,33	11,1	20,0	~	0,18—
	L_M	1,34	1,26	1,79	4,85	11,4	—	0,33
	C_T	92	101	64	56	73	—	—
	L_M^{-1}	0,75	0,79	0,56	0,206	0,088	—	—

Table 3. Values calculated from the average reciprocal diffusion lengths at 3 light intensities and for 6 characteristic points of the curves.

liggen niet op een rechte door de oorsprong, hetgeen betekent dat de transpiratie-coëfficiënt (gewicht van getranspireerd water: gewicht van netto geproduceerde droge stof) niet constant is. Deze coëfficiënt (C_T) is gemakkelijk te berekenen volgens

$$C_T = T \cdot M_{H_2O} / F \cdot M_{CH_2O} \quad (5)$$

waarin M het molecuair gewicht.

Substitutie van vergelijkingen 2 en 3 in 5 geeft

$$C_T = L_k \cdot D_w (e_o - e_u) \cdot M_{H_2O} / L_w \cdot D_k \cdot P (c_u - c_m) \cdot M_{CH_2O} \quad (6)$$

Bij standaardomstandigheden van bijvoorbeeld 20°C en een relatieve atmosferische vochtigheid van 0,60 wordt $e_o - e_u = 7$ en $c_o - c_u = 0,0003$. Substitutie van andere grootheden geeft

$$C_T = L_k \cdot 0,24 \cdot 7 \cdot 18 / (L_w \cdot 0,14 \cdot 760 \cdot 0,0003 \cdot 30) = 31,6 L_k / L_w \quad (7)$$

De hiermee berekende transpiratiecoëfficiënt is uitgezet tegen het gemiddelde relatieve watergehalte van het blad (fig. 11a) en tegen de gemiddelde diffusielengte voor waterdamp L_w (fig. 11b). Men ziet dat de top in het verloop van L_w^{-1} en L_k^{-1} zich in het verloop van de coëfficiënt C_T weerspiegelt en dat de coëfficiënt sterk afhankelijk is van het lichtniveau en de uitdroging.

De primaire grootheden L_w^{-1} en L_k^{-1} maakten het mogelijk via hun reciproken de grootte van de diffusielengte van het mesofyl te weten te komen. Men kan zich nu ook afvragen hoe groot de gemiddelde waarde is van L_M^{-1} , die gelijk loopt met de conductiviteit van het mesofyl en hoe die beïnvloed wordt door licht en watergehalte (fig. 12). Het blijkt dat zowel licht als watergehalte hierop een grote invloed hebben.

Fig. 7. Relatieve conductiviteit voor waterdamp op Z-as ($L_w^{-1}/L_w^{-1}{}_{max}$) als functie van lichtintensiteit (I) en relatief watergehalte der bladeren (W_r), gebaseerd op een evenredig met W_r toenemende cuticulaire verdamping. Vergelijk fig. 1. (De cijfertjes voor Z zijn met 100 vermenigvuldigd).

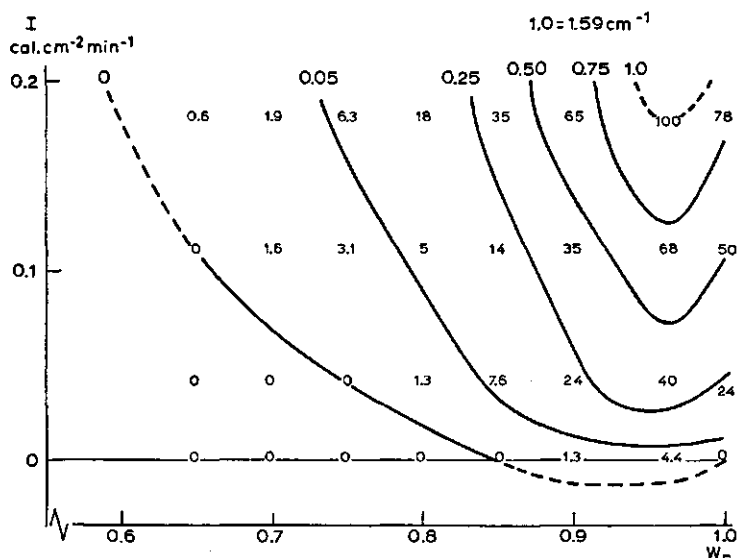


Fig. 7. Relative conductivity for water vapour on Z-ordinate ($L_w^{-1}/L_w^{-1}{}_{max}$) as a function of light intensity (I) and relative water content of leaves (W_r), based on an increasing cuticular transpiration proportional to W_r . Compare with Fig. 1. (The small figures of Z have been multiplied by 100).

Wat de betekenis is van L_M^{-1} beneden lichtverzadiging is moeilijk te zeggen; bij lichtverzadiging echter nemen wij aan dat de koolzuurstroom alleen door de weerstand van de aanvoerweg wordt beïnvloed en niet door de snelheid van de verwerking. Bij lichtverzadiging werd ook voor afzonderlijke gevallen L_M^{-1} weergegeven als functie van het relatieve watergehalte, nu tesamen met L_w^{-1} en L_k^{-1} . Twee van deze gevallen zijn hier afgebeeld (fig. 13a en b); de elf andere gevallen verschillen hiervan niet wezenlijk. Het blijkt dat in L_M^{-1} , berekend uit het verschil van de diffusielengten voor koolzuur en waterdamp, zich het sluitingsproces van de stomata nog weerspiegelt. Beneden lichtverzadiging (0,10-0,12 en 0,04 cal cm²min⁻¹ in de grafieken) worden de krommen voor L_k , L_M en hun reciproken wegens oninterpreteerbaarheid buiten beschouwing gelaten.

Bespreking

In de proeven veroorzaakten de ventilatoren in de plantencuvetten een grote windsnelheid, zodat de diffusielengte van de laminaire luchtlaag op het blad voor waterdamp niet meer dan 0,14 cm bedroeg. Voor L_w geldt

$$L_w = L_L + (L_C^{-1} + L_S^{-1})^{-1} \quad (8)$$

Fig. 8. Gemiddelde diffusielengte (cm) voor waterdamp (L_w fig. a), voor koolzuur L_k fig. b) en die van het mesofyl ($L_k - L_w$, fig. c) als functie van het relatief watergehalte van blad bij 3 lichtniveaus (vermeld bij de lijnen, cal $\text{cm}^{-2}\text{min}^{-1}$).

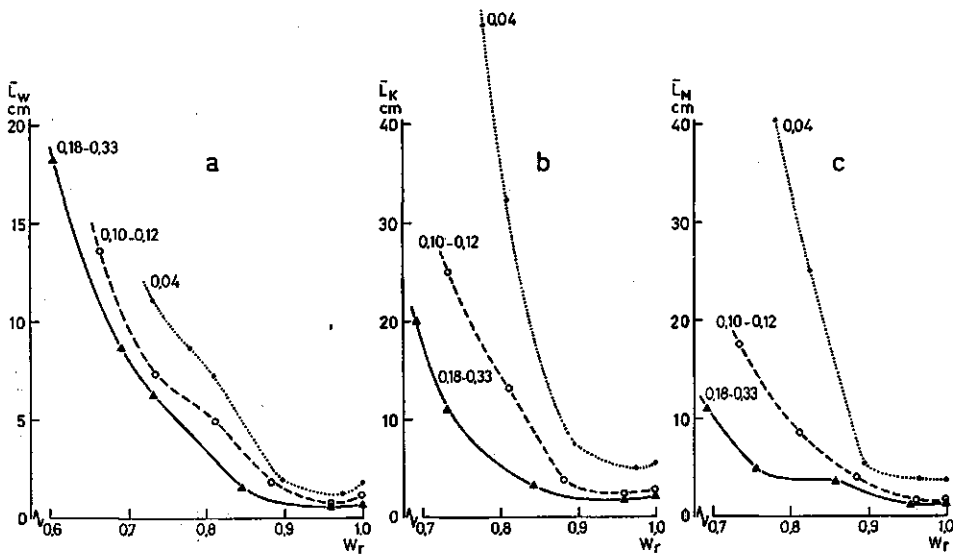


Fig. 8. Average diffusion lengths (cm) for water vapour (L_w fig. a), for CO_2 (L_k fig. b) and that of mesophyll ($L_k - L_w$, fig. c) as a function of the relative water content of the leaf at 3 light intensities (indicated on the curves, cal $\text{cm}^{-2}\text{min}^{-1}$).

waarin de index L staat voor de laminaire luchtlaag, C voor de cuticula en S voor de stomata inclusief de ademholte en de intercellularen (de weg tot aan het vlak waar water in damp overgaat).

Als in het donker bij volle turgescentie de stomata dicht zijn is $L_S^{-1} = 0$. Uit onze proeven bleek dat L_w in het donker gemiddeld 5,4 cm bedroeg ($L_w^{-1} = 0,184 \text{ cm}^{-1}$). De diffusielengte L_C is dan 5,26 cm. Daar

$$R = L/D \quad (9)$$

en D voor waterdamp $0,24 \text{ cm}^{-2} \text{ sec}^{-1}$ bedraagt is dus R_C 22 sec cm^{-1} . Kuiper (1961) vond voor de cuticulaire weerstand van de boon een gemiddelde waarde van 18 sec cm^{-1} . Substitueren we, voor het geval dat de stomata bij lichtverzadiging en een relatief watergehalte van 1,0 open zijn, onze waarden voor L_w ($1/1,42 \text{ cm}$, zie tabel 2) en voor L_C (5,26) in vergelijking 8, dan vinden we voor L_S een waarde van 0,625, overeenkomend met een waarde voor R_S van $2,6 \text{ sec cm}^{-1}$. Kuiper vond een gemiddelde van $3,0 \text{ sec cm}^{-1}$. Onze waarden stemmen dus bevredigend met die van Kuiper overeen.

In fig. 6a en b zijn ook de schalen aangebracht voor een gestandaardiseerde transpiratiesnelheid bij 20°C en een relatieve atmosferische vochtigheid van 0,60 en voor een fotosynthesesnelheid bij het normale koolzuurgehalte van de lucht ($0,0003 \text{ cm}^3 \text{ CO}_2 \text{ cm}^{-3} \text{ lucht}$).

De toeneming der L^{-1} 's bij het begin van de uitdroging als gevolg van het wegvallen van de druk der buurcellen (Stålfelt, 1929; Glinka, 1971, *Vicia faba*), treedt ook op in Hygen's proeven over de transpiratie van *Alchemilla alpina* (zie fig. 9 in Milthorpe &

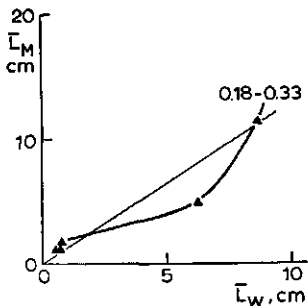


Fig. 9. De diffusielengte van het mesofyl L_M (cm) volgens vergelijking 4 als functie van de gemiddelde diffusielengte voor waterdamp (L_w , cm) tijdens droging bij lichtverzadiging. De ingetekende rechte is ontleend aan Kriedemann (1971 fig. 4) en omgerekend; hij betreft de sinaasappel.

Fig. 9. Diffusion length of the mesophyll L_M (cm) according to Equation 4 as a function of the average diffusion length for water vapour (L_w , cm) during drying at light saturation. The straight line was taken from Kriedemann (1971, fig. 4) and recalculated; the line concerns the orange.

Spencer, 1957, samengesteld uit gegevens van Hygen 1953a) en van *Vaccinium uliginosum* (zie fig. 20 van Hygen, 1953b) en in proeven over fotosynthese van voederkool (Catsky, 1965, fig. 4).

De verhouding $L_w^{-1}/L_w^{-1}_{max}$ (fig. 7), die de relatieve conductiviteit voorstelt, vertoont in zijn gedrag overeenkomst met de relatieve spleetwijdte S/S_{max} waarop fig. 1 betrekking heeft. Tussen beide grootheden bestaat echter het verschil dat de eerstgenoemde verhouding de doorstromingsmogelijkheid van een kanaal aangeeft op grond van een lengte en de tweede verhouding de relatieve wijdte aan de mond van het kanaal. Tussen beide bestaat een kromlijjnig verband (de nauwere spleet laat naar verhouding meer stroming toe (Stålfelt 1932, 1935; Bange, 1953)).

Het verschil in ligging der 0-isopleet in beide grafieken wordt veroorzaakt door een verschil in plantesoort; het verschil in ligging der isopleet voor 1,0 moet worden toegeschreven aan het verschil in plantesoort en aan het feit dat de waarde van $L_w^{-1}/L_w^{-1}_{max}$ voor $W_r=1,0$ in fig. 1 weliswaar ook op bonen betrekking heeft, maar ontleend is aan Kuiper op grond van de onderstelling dat bij lichtverzadiging de spleetwijdte bij $W_r=1,0$ maximaal is. Dat blijkt niet het geval (fig. 8). Bovendien is bij Kuiper lichtverzadiging al bereikt bij ca. $0,11 \text{ cal cm}^{-2}\text{min}^{-1}$ ($0,46 \text{ J. cm}^{-2}\text{min}^{-1}$), terwijl uit ons onderzoek blijkt dat bij $W_r=1,0$ de lichtverzadiging gemiddeld pas bij ongeveer $0,16 \text{ cal cm}^{-2}\text{min}^{-1}$ ($0,67 \text{ J. cm}^{-2}\text{min}^{-1}$) is bereikt (fig. 4a en b).

Het verschil in onderlinge afstand van de isopleten berust grotendeels op de genoemde kromlijjnige samenhang tussen conductiviteit (loopt gelijk met de reciproke diffusielengte) en spleetwijdte. Een groot verschil treedt in het donker op: blijkens de waarden op de W_r -as opent *Vicia faba* zijn huidmondjes in het donker bij uitdroging verder (nl. tot $S_r=0,55$, fig. 1) dan *Phaseolus vulgaris* (de waarde van K_r van $0,044$ (fig. 10) correspondeert met een waarde van S_r die veel kleiner is dan $0,55$). Er moet worden opgemerkt dat bij het in mindering brengen van de cuticulaire transpiratie aangenomen is dat deze over het W_r -interval van $0,7$ tot $1,0$ evenredig toenam.

Ook bij de boon moeten volgens fig. 11 watergehalten voorkomen waarbij de transpiratie ongevoelig is voor hun variaties. Dit is het geval bij een lichtsterkte van meer dan $0,18 \text{ cal cm}^{-2}\text{min}^{-1}$ ($0,75 \text{ J. cm}^{-2}\text{min}^{-1}$).

Hoewel de waarden der diffusielengten L_w en L_k bij lage watergehalten weinig betrouwbaar zijn doordat de bijbehorende waarden van L^{-1} onnauwkeurig zijn, is hun verloop toch te consistent om van de hand te wijzen (fig. 8a en b). Ook uit het verloop van de diffusielengte van het mesofyl, die hieruit berekend kan worden, blijkt bij lichtverzadiging duidelijk een sterke toename bij uitdroging van het blad.

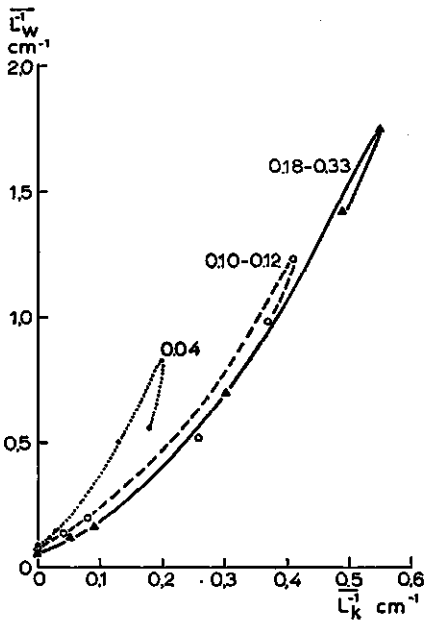


Fig. 10. De gemiddelde reciproke diffusielengten L_w^{-1} en L_k^{-1} gedurende het droogproces tegen elkaar uitgezet voor 3 lichtintensiteiten.

Fig. 10. The average reciprocal diffusion lengths L_w^{-1} and L_k^{-1} during the drying process plotted against each other for 3 light intensities.

Fig. 11. De transpiratiecoëfficiënt (C_T) tijdens de droging uitgezet tegen W_r (a) en tegen L_w (b) voor 3 lichtniveaus.

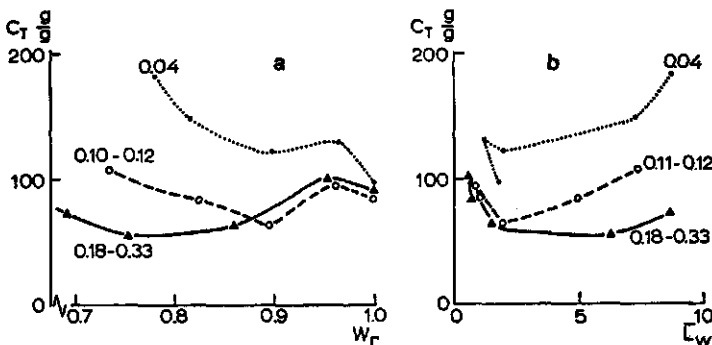


Fig. 11. The transpiration coefficient (C_T) during drying plotted against W_r (a) and against L_w (b) for 3 light intensities.

Vergelijken we de twee onafhankelijke grootheden L_M en L_w (fig. 9), dan valt op dat de samenhang er tussen niet rechtlijnig is. Kriedemann (1971, fig. 5) tekent voor de sinaasappel een rechte door de oorsprong, maar zijn gegevens laten ruimte voor een kromme. Zijn rechte is omgerekend en in fig. 9 ingetekend; hij past goed bij de waarden van de boon voor lichtverzadiging.

Meer voor de hand ligt het om de reciproke van L_M met de dimensie cm^{-1} te vergelijken met het watergehalte van het blad. De waarde van deze grootheid daalt naarmate het blad uitdroogt (fig. 12).

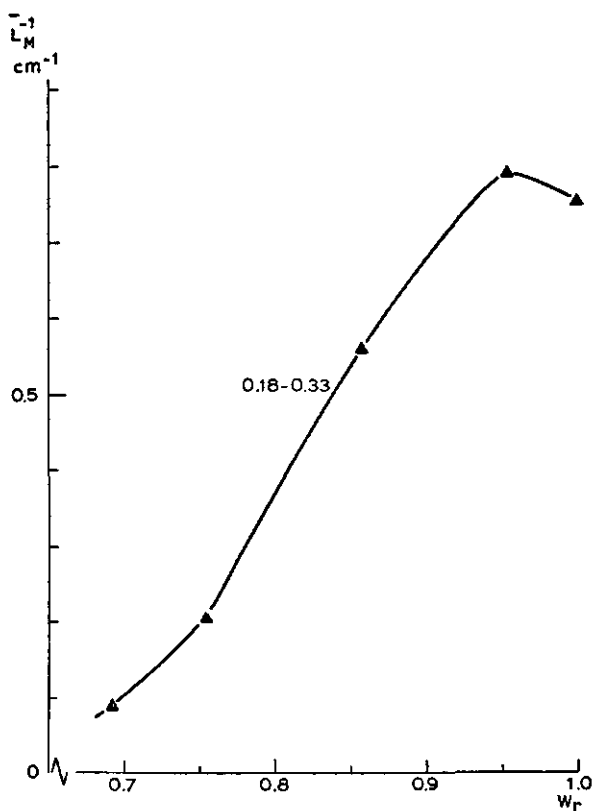


Fig. 12. De reciproke diffusielengte van het mesofyl (L_M^{-1} , cm^{-1}) berekend volgens vergelijking 4, uitgezet tegen het relatief watergehalte (W_r) van het blad bij lichtverzadiging (vergelijk fig. 6a en b).

Fig. 12. The reciprocal diffusion of the mesophyll (L_M^{-1} , cm^{-1}) calculated according to Equation 4, plotted against the relative water content (W_r) of the leaf at light saturation (compare Fig. 6a and b).

Dit is in strijd met wat Troughton & Slatyer (1969, fig. 6) bij de katoen vonden: daar werd de koolzuurstroom door het mesofyl bij een uitdroging tot een relatief watergehalte van 0,56 niet door het watergehalte van het blad beïnvloed. Deze tegenstrijdigheid kan als volgt worden opgeheven. Als mesofylweerstand definieerden genoemde auteurs alle belemmeringen tussen de plaats waar zij hun CO_2 -concentratie maten en de plaats waar de chemische verwerking gebeurt. Ze bepaalden de CO_2 -concentratie aan de *binnenzijde* van de wand van de mesofylcellen uit de relatie tussen het zuurstofgehalte van de lucht en de plaats van het compensatiepunt. In ons onderzoek heeft de mesofylweerstand (L_M) betrekking op de weg die alleen door het koolzuur wordt afgelegd, dat is tussen de plaats waar het wordt verwerkt en de plaats waar het water in damp overgaat nl. aan de *buitenwand* van de mesofylcellen. Hieruit volgt dat de controverse kan voortvloeien uit deze verschillende definities van mesofylweerstand. Dit laat de conclusie toe dat de waargenomen sterke invloed van het watergehalte op de mesofylconductiviteit (dus op L_M^{-1}) de mesofylwand moet betreffen. Deze wordt bij uitdroging blijktbaar wél minder doorlatend voor koolzuur.

Nu onze L_M^{-1} (respectievelijk mesofylconductiviteit) dus betrekking heeft op de wand van het mesofyl, zou verwacht mogen worden dat de lijn van L_M^{-1} als functie van W_r bij lichtverzadiging de eigenschappen van het materiaal van de wand weergeeft. Deze lijn vertoont echter, ook in de individuele gevallen (fig. 13a en b), een afspiegeling van de invloed van de stomata op de L^{-1} (respectievelijk conductiviteiten) voor koolzuur

Fig. 13. De reciproke diffusielengten voor waterdamp en koolzuurgas samen met die van het mesofyl volgens vergelijking 4 als functie van het relatieve watergehalte (W_r) van het blad, betreffende twee planten (a en b).

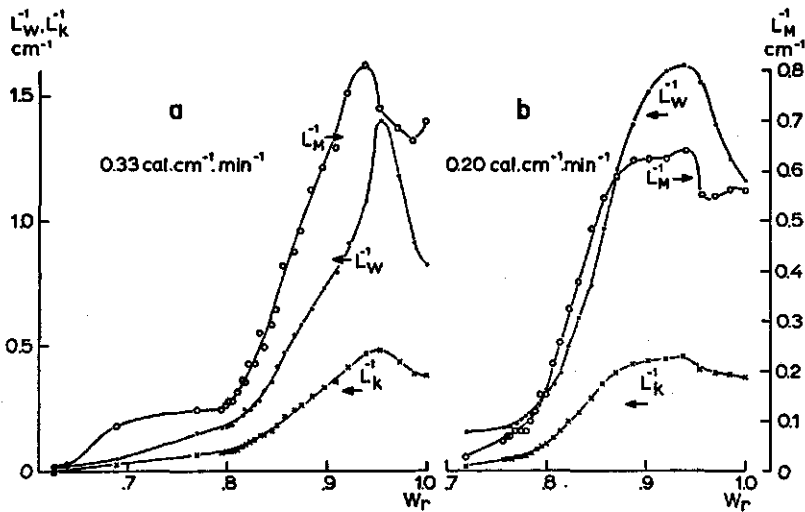


Fig. 13. The reciprocal diffusion lengths for water vapour and CO_2 together with that of the mesophyll according to Equation 4, as a function of the relative water content (W_r) of the leaf, concerning two plants (a and b).

en waterdamp. Wat kan hiervan de oorzaak zijn? Hoewel de mesofylwand als een constante barrière grenst aan de intercellularen, die met de ademholte en de huidmondjes in verbinding staan, is het niet noodzakelijk dat dit gehele oppervlak waterdamp afgeeft voor de transpiratie. Het is zelfs waarschijnlijk dat dit niet altijd het geval is. Vergt bij wijd geopende stomata de transpiratie een waterafgifte door een groot mesofyloppervlak, bij bijna gesloten huidmondjes is afgifte door een klein oppervlak al voldoende. Daar het watertransport door de vrije ruimte der celwanden snel is (Weatherly, 1963) zal bij geringe transpiratie alleen dat deel van het mesofyloppervlak waterdamp afgeven dat het dichtst bij de ademholte ligt. Dit betekent dat bij een gering watergehalte van het blad (bij geringe transpiratie dus) de weg waarop het koolzuur geen waterdampstroom ontmoet langer is dan bij een hoog watergehalte (sterke transpiratie), wanneer het koolzuur mogelijk slechts over het korte traject door de wand en het plasma van de mesofylcellen geen waterdampstroom ontmoet. Daar het koolzuurtraject zonder waterdampstroom bij uitdroging een toenemend aantal intercellularen gaat omvatten, is de term mesofylweerstand onjuist. Men kan beter van *restweerstand* respectievelijk *reciproke restweerstand* (eventueel *restdiffusielengte* en *reciproke restdiffusielengte*) spreken wanneer men deze berekent volgens formule 4. Hij kan dus 3 componenten omvatten: de weerstand van het mesofylplasma, die van de mesofylwand en die van een korter of langer traject van intercellularen. De eerste is blijkens het onderzoek van Troughton & Slatyer (1969) in ons uitdrooginterval ongevoelig voor een afnemend watergehalte van het blad, de tweede neemt mogelijk toe, de derde met zekerheid zoals de afnemende L_M^{-1} van ons onderzoek uitwijst. Daar bij uitdroging de waterdampafgifte afhangt van de wijdte van de huidmondjes, is

hiermee verklaard dat dit zijn stempel drukt op het verloop van de kromme der restweerstand L_M^{-1} (W_r).

Over de werkelijke weerstand bij lichtverzadiging die de wanden der mesofylcellen en de volledige weg door de intercellulairen aan het koolzuurgas bieden is intussen door ons onderzoek nog niets met zekerheid vastgesteld. De mogelijkheid bestaat dat beide toenemen bij uitdroging, omdat zowel de compactie van de celwand als de wijidte der intercellulairen bij uitdrogen van een blad de gevolgen van krimp ondervinden.

Dat de weerstand der mesofylintercellulairen toeneemt bij vermindering van het watergehalte van het blad is echter door Meidner (1955) aangetoond voor radiaal luchttransport door een ringetje blad geklemd tussen vlakken, die de epidermen afdekken. Wanneer in de uitspraak van Meidner & Mansfield (1968, p. 33) 'mesophyll resistance varies not only with the water content of leaves but also with the degree of stomatal opening because it is this that determines the extent of the mesophyll tissue through which air will be drawn', de termen 'mesophyll' en 'mesophyll tissue' vooral worden opgevat in de zin van mesofylintercellulairen, dan wordt deze uitspraak door onze proeven bevestigd.

Wat de transpiratiecoëfficiënt betreft, kan opgemerkt worden dat deze in kortdurende proeven zeer verschillend is van die in langdurende, omdat de ademhaling in de nachtelijke uren belangrijk is. In kortdurende proeven is de coëfficiënt geen constante, maar wordt door het watergehalte en het licht beïnvloed (fig. 11a en b). Bij lichtverzadiging en bij belangrijk minder licht lopen de waarden niet veel uiteen; bij zeer weinig licht neemt de coëfficiënt bij uitdroging snel toe (mogelijk minder dan aangegeven omdat L_k dan te hoog berekend is (zie formule 3 en 6). Kriedemann (1971, fig. 4) vond dat bij de sinaasappel de coëfficiënt bij daling van de bladweerstand voor waterdamp tot een waarde overeenkomend met een diffusielengte van 2,4 cm omlaagging van 75 tot 40. Dit komt bij de boon over hetzelfde interval overeen met een daling van 100 tot 60 bij lichtverzadiging (fig. 11b). Een stijging bij grotere bladweerstand vermeldt Kriedemann niet.

Keren wij nog even terug naar fig. 10, die bij 3 lichtniveaus de reciproke diffusielengte voor waterdamp weergeeft als functie van de reciproke diffusielengte voor koolzuurgas. Bij het verzadigingsniveau stelt de lijn voor dat bij vrijwel gesloten stomata dL_w^{-1}/dL_k^{-1} bij benadering gelijk is aan 1 (de schalen verhullen dit voor het oog). Dat wil zeggen dat de waterdamp en het koolzuurgas dezelfde weerstandstoename ontmoeten, n.l. die van de stomata. Bij maximale wijidte ervan is de weerstandstoename op de weg van het koolzuurgas veel groter dan die op de weg van de waterdamp ($dL_w^{-1}/dL_k^{-1}=5,5$). We zagen dat nu het verschil in weg de passage door het mesofylplasma is (en mogelijk een deel van de wanddikte van de mesofylcelwand). Tussen beide uitersten neemt het wegrespectievelijk weerstandsverschil voor beide gassen bij uitdroging af volgens de kromme. Deze is verkregen door voor het koolzuurgas vergelijking 3 toe te passen. De voorwaarde hiervoor is dat de koolzuurstroom niet stagneert, dus volledig wordt verbruikt in de chloroplasten, zodat de concentratie aldaar (c_c) 0 is. Bij niet verzadigde lichtintensiteiten ontstaan dus krommen die niet met die bij lichtverzadiging samenvallen. Men mag stellen dat de afwijking evenredig is met de stagnatie van de koolzuurstroom, doordat in de chloroplasten de concentratie oploopt. Aan de hand van de verzadigingskromme van fig. 10 kan dus de concentratie van het koolzuurgas in de chloroplasten worden berekend. Volgens vergelijking 3 is

$$c_c = c_u - L_k \cdot F / D_k \quad (10)$$

Substitueren we bijv. voor de maximale transpiratie bij $0,04 \text{ cal cm}^{-2}\text{min}^{-1}$ voor L_n de reciproke van de waarde $0,34$ (afgelezen op de verzadigingskromme) in plaats van $0,20$ volgens de kromme van $0,04 \text{ cal cm}^{-2}\text{min}^{-1}$, dan vinden we voor c_c met behulp van de waarde van F uit fig. 6b een concentratie van 177 ppm ($0,000177$). Voor het transpiratiemaximum bij $0,10\text{-}0,12 \text{ cal cm}^{-2}\text{min}^{-1}$ vinden we aldus 20 ppm .

In de grafieken van fig. 10 en 6 hebben we dus een middel om beneden het verzadigingsniveau de koolzuurconcentratie in de chloroplasten te berekenen. Men zou bij suboptimale lichtomstandigheden de punten ook op de verzadigingskromme van fig. 10 kunnen krijgen door een bij het licht en het relatieve watergehalte passende koolzuurconcentratie toe te dienen van $c_w - c_c$.

Summary

Resistance of leaves as a function of their water content and light

From a few observations of different authors a diagram was drawn, depicting the relative width of stomata (width/maximum width) as a function of relative water content of the leaf and light intensity (Fig. 1). In addition experiments were made with young bean plants (*Phaseolus vulgaris*) (leaves in a chamber in which fluxes of CO_2 and water vapour, leaf temperature and light intensity could be recorded), that dried after the pot of culture solution was taken away. Sometimes oscillations in photosynthesis rate and transpiration rate occurred (Fig. 5).

The course of relative water content was calculated, from the fresh and dry matter at the end of each experiment and the water loss, assuming the relative water content to be 1.0 at the start of the drying process.

The reciprocal of the diffusion lengths (for water vapour (L_w^{-1} , cm^{-1}) and for CO_2 (L_k^{-1} , cm^{-1})), which are proportional to the conductivities, were calculated with equations 2 and 3 and given as a function of relative water content for a few examples (Fig. 3).

In a separate experiment it was shown that during drying the leaves contained a constant fraction of the total water present at each moment, whereas stalks had a slightly increasing and the roots a slightly decreasing fraction (Fig. 2).

There was a wide scatter in L_w^{-1} and L_k^{-1} , if plotted against light intensity, e.g. with plants of maximum turgidity (Fig. 4). There was no evidence that this scatter was due to the season in which the plants were grown (Table 1).

Individual curves were averaged for three classes of light intensities. This was not done by averaging the ordinates of a number of assumed abscissae, but by averaging the ordinates and abscissae of the characteristic points of the individual curves (e.g. intersection of curve with ordinate at W_r 1.0, top of curve, transition point at slope of curve, compensation point and two intermediate points).

The average L_w^{-1} and L_k^{-1} as a function of W_r showed an increase in conductivity with drying throughout the first interval confirming the effect of the falling pressure of neighbouring epiderm cells (Fig. 6).

From Fig. 6a the diagram was made of the relative conductivity for water vapour ($L_w^{-1}/L_w^{-1}_{max}$) as a function of I and W_r (Fig. 7, to compare with Fig. 1).

Average diffusion lengths (L_w and L_k) and their difference, generally and mistakenly (see further) called mesophyll diffusion length, L_M , are presented in Figs 8 and 9. The reciprocal curves L_M^{-1} (W_r) reflect the behaviour of the stomata (Figs. 12, 13), which should not occur, if this quantity concerned only mesophyll cells. Since the resistance of the mesophyllplasma within the drying interval is insensitive to relative water content (Troughton & Slatyer, 1969), the quantity L_M as calculated from Equation 4 must also concern mesophyll wall and intercellular spaces. The variable value indicates that at a high transpiration rate a greater wall surface feeds the stream of water vapour through a greater trajectory of intercellulars than at a low transpiration rate, which is

fed only by the mesophyll walls adjacent to the stoma. The terms 'mesophyll resistance' and 'mesophyll diffusion length' are too ambiguous.

The reciprocal diffusion length L_w^{-1} plotted against L_k^{-1} (Fig. 10) at light saturation gives a relationship which should also hold for lower light intensities, provided the CO_2 flux is totally consumed ($c_c=0$). Therefore the concentration of CO_2 in the chloroplasts (c_c) can be calculated at sub-saturation from the deviating curves of Fig. 10 with Equation 10 and Fig. 6b.

The transpiration coefficient C_T calculated with equations 5, 6 and 7 is plotted against W_r and L_w (Fig. 11) and gives information on its variability under influence of light intensity and relative water content of the leaves.

Literatuur

- Bange, G. G. J., 1953. On the quantitative explanation of stomatal transpiration. *Acta bot. neerl.* 2 (3): 255-297.
- Catsky, J., 1965. Water saturation deficit and photosynthetic rate as related to leaf age in the wilting plant. *Proc. Symp. Water in plants, Prague 1963, Prague*: 203-209.
- Gaastra, P., 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. *Meded. LandbHogeschool Wageningen* 59 (13), 68 pp.
- Glinka, Z., 1971. The effect of epidermal cell water potential on stomatal response to illumination of leaf discs of *Vicia faba*. *Physiol. plant.* 24: 476-479.
- Gregory, F. G., F. L. Milthorpe, H. L. Pearse, & H. J. Spencer, 1950. Experimental studies of the factors controlling transpiration II. The relation between transpiration rate and leaf water content. *J. exp. Bot.* 1: 15-28.
- Heath, O.V.S., 1959. The water relations to stomatal cells and the mechanisms of stomatal movement. In F. C. Steward: *Plant Physiology II*: 193-250.
- Hopmans, P. A. M., 1968. Types of stomatal cycling and their water relations in bean leaves. *Z. PflPhysiol.* 60: 242-254.
- Hygen, G., 1953a. Studies in plant transpiration II. *Physiol. plant.* 6: 106-133.
- Hygen, G., 1953b. On the transpiration decline in excised plant samples. *Skrifter Norske Venskaps-Akademi Oslo I. Mat. Naturv.Kl.no. 1*: 84 pp.
- Jarvis, P. G., 1971. The estimation of resistances to carbon dioxide transfer. In Sestak, Catsky & Jarvis: *Plant photosynthetic production, The Hague*: 566-631.
- Kriedemann, P. E., 1971. Photosynthesis and transpiration as a function of gaseous diffusive resistances in orange leaves. *Physiol. plant.* 24: 218-225.
- Kuiper, P. J. C., 1961. The effects of environmental factors on the transpiration of leaves, with special reference to stomatal light response. *Meded. LandbHogeschool Wageningen* 61 (7), 49 pp.
- Lang, A. R. G., B. Klepper & M. J. Cumming, 1969. Leaf water balance during oscillation of stomatal aperture. *Pl. Physiol.* 44: 826-830.
- Louwerse, W. & J. L. P. van Oorschot, 1969. An assembly for routine measurements of photosynthesis, respiration and transpiration of intact plants under controlled conditions. *Photosynthetica* 3 (4): 305-315.
- Meidner, H., 1955. Changes in the resistance of the mesophyll tissue with changes in the leaf water content. *J. exp. Bot.* 6: 94-99.
- Meidner, H. & T. A. Mansfield, 1968. *Physiology of stomata*. London, 179 pp.
- Milthorpe, F. L. & E. J. Spencer, 1957. Experimental studies of the factors controlling transpiration III. The interrelations between transpiration rate, stomatal movement, and leaf-water content. *J. exp. Bot.* 8: 413-437.
- Pisek, A. & E. Winkler, 1953. Die Schliessbewegung der Stomata bei ökologisch verschiedenen Pflanzentypen in Abhängigkeit vom Wassersättigungszustand der Blätter und vom Licht. *Planta* 42: 253-278.
- Sande-Bakhuyzen H. L. van de, 1937. *Studies on wheat grown under constant conditions*. Stanford University, California, 400 pp.

- Stälfelt, M. G., 1932. Der stomatäre Regulator in der pflanzlichen Transpiration. *Planta* 17: 22-85.
- Stälfelt, M. G., 1935. Die Transpiration und Kohlensäureassimilation bei Blätter und Stroh des Hafers. *Angew. Bot.* 17: 157-190.
- Troughton, J. H. & R. O. Slatyer, 1969. Plant water status, leaf temperature and the calculated mesophyll resistance to carbon dioxide of cotton leaves. *Aust. J. biol. Sci.* 22: 815-827.
- Weatherly, P. E., 1963. The pathway of water movement across the root cortex and leaf mesophyll of transpiring plants. *The water relations of plants; Symp. Brit. ecol. Soc. London* 1961: 85-100.