

A
6
V
42

PROEFSTATION TUINBOUW ONDER GLAS

Waterpotentiaal, osmotische potentiaal, turgordruk en celwand-elasticiteit van tomaten geteeld bij verschillende EC niveau's.

W. Verkerke (PTG), R. Decae (VU) en P. van de Sanden (AB-DLO)

Intern verslag PTG nr 5

februari 1994

Waterpotentiaal, osmotische potentiaal, turgordruk en celwand-elasticiteit van tomaten geteeld bij verschillende EC niveau's.

Inhoud

Samenvatting	3
1. Inleiding	3
2. Materiaal en methoden	4
2.1. Plantmateriaal	4
2.2. Waterpotentiaal	4
2.3. Osmotische potentiaal	6
2.4. Celwand-elasticiteit	6
2.5. Combinatie van de zoutoplossing-methode met de mannitol methode	8
3. Resultaten	9
3.1. Waterpotentiaal en osmotische potentiaal proef 1992	9
3.2. Waterpotentiaal proef 1993	9
3.3. Elasticiteit celwanden 1993	10
3.4. Constructie pressure volume curves met data uit mannitol-methode	10
4. Discussie	11
5. Dankbetuiging	12
6. Literatuur	13
7. Bijlage	14
7.1. Illustratie principe pressure probe	14
7.2. Scoreformulier waterpotentiaalmetingen	15
7.3. Voorbeeld spreadsheet waterpotentiaalmetingen	16
7.4. Voorbeeld gewichtsverschil ponsjes	17
7.5. Berekening waterpotentiaal	18
7.6. Speciaal geconstrueerde potjes voor zoutoplossingen	19

Samenvatting

Door ponsjes vruchtwand in mannitol te brengen en het verschil in gewicht voor en na immersie te meten, is het mogelijk om de waterpotentiaal in de vrucht te meten. De osmotische potentiaal is bepaald door middel van dauwpuntsverlaging in een Wescor osmometer. Door verdunning met een onbekende hoeveelheid apoplastisch water is de berekende osmotische potentiaal waarschijnlijk te hoog. Door ponsjes boven een onverzadigde zoutoplossing in evenwicht te laten komen kan door constructie van pressure-volume curves de celwand-elasticiteit berekend worden. De bij die methode gebruikte systematiek is echter niet toe te passen op de mannitol-methode. Hoge EC leidt tot een lagere waterpotentiaal, een lagere osmotische potentiaal, een lagere turgordruk en waarschijnlijk een toename in elasticiteit van de celwanden. De resultaten worden vergeleken met literatuurgegevens en de resultaten van de stevigheidsmetingen die met de druk-trekbank zijn uitgevoerd.

1. Inleiding

De stevigheid van een vrucht wordt o.a. bepaald door de stevigheid van de celwanden en de turgordruk. Omdat water nauwelijks samendrukbaar is levert de de turgordruk in het algemeen een belangrijke bijdrage tot de stevigheid van niet-verhoude weefsels. In het project stevigheid tomaat is geprobeerd de bijdrage van de turgordruk aan de vruchtstevigheid te bepalen. De turgordruk kan direct gemeten worden met de pressure probe techniek (Hüsken *et al.*, 1978; Shackel *et al.*, 1992; Bijlage 7.1). Dit vereist echter kostbare apparatuur en bovendien is de techniek vrij moeilijk onder de knie te krijgen. Pogingen bij het ATO-DLO om met deze methode de turgordruk van in stevigheid verschillende vruchten te meten zijn mislukt. Er bestaan echter verschillende manieren om de turgordruk indirect uit de waterpotentiaal en de osmotische potentiaal te berekenen. Een geavanceerde methode is *in situ* psychrometry, waarbij de waterpotentiaal gemeten kan worden door aan de vrucht bevestigde temperatuur gecorrigeerde psychrometers, en de osmotische potentiaal psychrometrisch bepaald wordt aan perssap van vruchten (Johnson *et al.*, 1992). Door het verschil tussen de twee (negatieve) uitkomsten is een (positieve) turgordruk uit te rekenen. Een klassieke en goedkope methode om de waterpotentiaal te bepalen is het gewichtsverschil ten gevolge van opname resp. afgifte van ponsjes vruchtwand in een concentratiereeks mannitol te meten (Kuiper, 1983; zie ook Slatyer, 1958). De osmotische potentiaal kan worden bepaald door meting van de dauwpuntsverlaging van perssap uit ponsjes pericarp d.m.v. een Wescor 5500 vapour pressure osmometer. Deze laatste twee methoden zijn in ontwikkeling op het AB-DLO en zijn bij dit onderzoek gebruikt. Een andere manier om de turgordruk uit te rekenen is gebaseerd op de methode van Livingston & De Jong (1988). Hierbij worden ponsjes in speciale afsluitbare vaatjes boven onverzadigde zout-oplossingen gebracht. Als daarna 1/Waterpotentiaal tegen het relatieve watergehalte wordt uitgezet, kan een pressure volume curve gefit worden. Hieruit kunnen verschillende parameters van de waterhuishouding berekend worden. Deze methode is routine op de VU bij het onderzoek aan zoustress bij koolzaad (Decae *et al.*, in voorbereiding) en is in dit onderzoek bij tomaat uitgeprobeerd. Tenslotte is geprobeerd om pressure volume curves te fitten met de data van de mannitol-methode, omdat dit een goedkope manier zou kunnen zijn om de turgordruk op het PTG te bepalen.

2. Materiaal en Methode

2.1. Plantmateriaal

Tomaten van het ras Pronto werden geteeld in PTG kas 103-14 gedurende het seizoen 1992 en 1993 (Verkerke, in voorbereiding).

2.2. Waterpotentiaal

Principe - Van 5 vruchten worden per vrucht een ponsje in een reeks gebracht van verschillende concentraties mannitol. De 5 ponsjes worden voor en na incubatie (24 uur) gewogen op een fijne balans. De concentratie mannitol waarbij de ponsjes geen gewichts toe- of afname vertonen komt overeen met de waterpotentiaal van de vruchten.

Mannitolreeks - De hoeveelheid aan te maken mannitol is afhankelijk van de hoeveelheid stappen en het aantal behandelingen en herhalingen. In een glazen potje gaat 25 ml. oplossing. De hoeveelheid aan te maken mannitol van een concentratie is dus n. behandeling * n. herhaling * 25 ml. Het is het nauwkeurigst om een stockoplossing van de hoogste concentratie te maken en deze te verdunnen tot de lagere concentraties (zie Tabel 1). De oplossingen kunnen maar 1 maal gebruikt worden en worden in de koelkast bewaard.

Benodigheden - fijne pincet, ponsboor, stokje, plastic petrischalen, filtreerpapier, Mettler AE 200 fijne balans.

Werkwijze - Selecteer 5 vruchten per behandeling. Stal de 5 vruchten uit. Haal uit elke vrucht een ponsje, dep ze af door te rollen en weeg ze. Breng de ponsjes in de eerste mannitol oplossing (Tabel 1). Werk op deze wijze achtereenvolgens eerst de verschillende mannitol oplossingen af; begin daarna weer vooraan de reeks met de herhalingen en eventuele andere behandelingen. Zet de glazen potjes in een bak in de koelkast. Haal na 24 uur de ponsjes uit de oplossing, dep ze en weeg ze weer.

Berekening - De weegresultaten worden bijgehouden op het scoreformulier (Bijlage 7.2) en later ingevoerd op een Excel spreadsheet (voorbeeld Bijlage 7.3) waarmee het verschil in gewicht per ponsje wordt berekend. Het gewichtsverschil (voorbeeld Bijlage 7.4) wordt uitgezet tegen de waterpotentiaal van de oplossing en er wordt een rechte lijn gefit (voorbeeld Bijlage 7.5). Door in de formule van de gevonden regressielijn $y = 0$ in te vullen wordt de waarde van x gevonden waarbij de ponsjes geen water meer opnemen of afstaan en dus in evenwicht zijn met de oplossing. Deze waarde komt overeen met de waterpotentiaal in de ponsjes.

Tabel 1. Waterpotentiaal (Bar en MPa), concentratie mannitol (mM/l en g/l) en voorbeeld van verdunning van een stock-oplossing.

waterpotentiaal		concentratie		Stock 10 Bar	Water
Bar	MPa	mM/l	g/l	ml	ml
4.0	-0.40	163.37	29.76	200	300
4.5	-0.45	183.79	33.48	225	275
5.0	-0.50	204.21	37.20	250	250
5.5	-0.55	224.63	40.92	275	225
6.0	-0.60	245.05	44.64	300	200
6.5	-0.65	265.47	48.36	325	175
7.0	-0.70	285.89	52.08	350	150
7.5	-0.75	306.31	55.80	375	125
8.0	-0.80	326.73	59.52	400	100
8.5	-0.85	347.15	63.24	425	75
9.0	-0.90	367.57	66.96	450	50
9.5	-0.95	387.99	70.68	475	25
10.0	-1.00	408.41	74.40	500	0

waterpotentiaal		concentratie		Stock 25 Bar	Water
Bar	MPa	mM	g/l	ml	ml
12	-1.20	490.10	89.28	240	260
14	-1.40	571.78	104.16	280	220
16	-1.60	653.46	119.04	320	180
20	-2.00	816.82	148.80*	400	100
25	-2.50	1021.03	186.00*	500	0

In 1 potje gaat 25 ml. De 500 ml gemaakte verdunningen zijn genoeg om 20 reeksen aan te maken. Voor het maken van de stock oplossingen is nodig:

4-10 Bar: 4550 ml H₂O + 338.52 g mannitol -> stock 10 Bar

12-25 Bar: 1740 ml H₂O + 323.64 g mannitol -> stock 25 Bar

* hogere mannitol concentraties zijn niet meer in oplossing te brengen

2.3. Osmotische potentiaal

Principe - Ingevroren ponsjes worden met een gewichtje gecentrifugeerd; de suspensie wordt met een pipet op een filtreerdisc in de osmometer gebracht. In de osmometer wordt de osmotische potentiaal van het vocht bepaald aan de hand van dauwpuntsverlaging.

Benodigheden - ponsboor, filtreerpapier, 8.5 ml. buisjes (Emergo best.nr. 10874), gewichtjes (messing, 19.4 gr), fijne pincet, sample discs (ss-033), micropipet 0.1 ml. (AC-019), gele piefjes, kimwipes. Indien vers materiaal ook een knoflookpers en plastic petrischaal. Koelbox met elementen om de buisjes bevroren en al te transporteren naar het AB. Op het AB wordt gebruik gemaakt van een centrifuge en een Wescor 5500 Vapor Pressure osmometer.

Werkwijze - Monsters voorbereiden: Maak de ponsjes en dep deze doe deze hierna in de buisjes, liefst 5 per buis. Vries de buisjes zo snel mogelijk in. Op een dag kunnen zo'n 150 monsters doorgemeten worden. Als er men er zoveel heeft kan men gaan meten. Voeg aan elk buisje een gewichtje toe en centrifugeer zo'n 24 buisjes tegelijk. Centrifugeer 15' op 2500 rpm.

Metten - Breng de handel van de Wescor osmometer naar voren, trek de slede eruit. Leg met een pincet een sample disc op het meetpunt van de slede. Zuig met de micropipet uit de buis of van de petrischaal en pipetteer dit op de sample disc. Schuif de slede in en doe de handel naar achteren. Wacht op de piep, het teken dat de meting voltooid is. Voor een nieuwe meting slede schoonvegen met kimwipes. Zie verder de handleiding van de Wescor 5500.

Berekening - De uitslag van de osmometer is in mmol/kg (osmolaliteit); het SG plantsap is ongeveer 1, dus lees de uitkomst maar als mmol/l (osmolariteit). De osmotische potentiaal PSI pi is gelijk aan $C * R * T$. De temperatuur in de osmometer is 37 graden Celcius. De waarde van $R * T$ bedraagt dan 2.810 (Taiz & Zeiger, 1991). Omgerekend geldt dat PSI pi = uitslag Wescor * 0.002810 (MPa). Verder geldt dat 1 Bar = 40 mOsmol = 40 mMol/kg; -1.00 (MPa) = 40 mMolair; 1 atmosfeer = 1.013 Bar = 0.1013 MPa; dit komt overeen met een EC van 0.33 mS/cm.

2.4. Celwand-elasticiteit

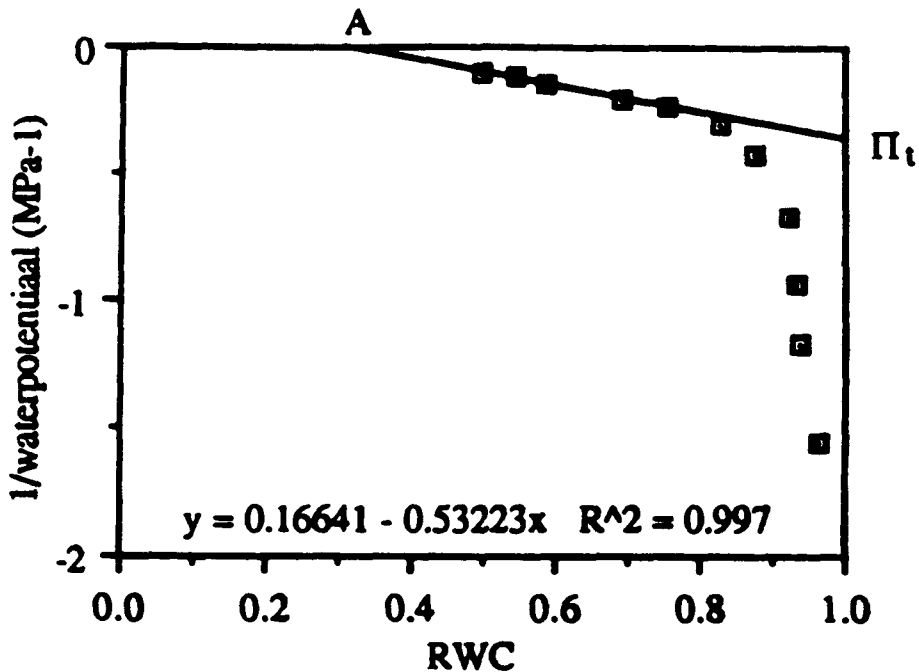
Principe - Deze methode is in gebruik op de vakgroep Oecofysiologie en Oecologie van de VU Amsterdam (Jager, 1990; Lenssen, 1993; Decae et al., in voorbereiding) en is gebaseerd op Livingston en de Jong (1988).

Werkwijze - De vruchten werden in Naaldwijk geplukt om 9.00 en in een postpakket met DHL naar Amsterdam gestuurd. Daar werden ze om 16.00 in demi in de koelkast gezet om overnacht de maximale turgescentie te bereiken. Na deze periode van rehydratie werden de vruchten overgebracht naar een weegkamer en werden er ponsjes van 8 mm diameter uit de vrucht gesneden met een geslepen hol pijpje. De ponsjes werden onmiddellijk gewogen op een Sartorius 4503 microbalans en daarna elk in een gereedstaand potje met een NaCl oplossing gebracht. Deze potjes zijn speciaal voor dit onderzoek gefabriceerd (Bijlage 7.6) Er werden 15 zoutconcentraties gebruikt, variërend in range tussen 0.1 en 2.6 mol/liter (zie Figuur 2). De bakjes werden gesloten met een waterdichte schroef dop. Na 48 uur equilibratie bij 5°C in het donker, werden de ponsjes weer op dezelfde microbalans gewogen. Daarna werden de ponsjes tenminste 24 uur gedroogd bij 65°C en weer gewogen.

Berekening - Het relatieve watergehalte RWC van het ponsje volgt uit:

$$RWC = (M - M_d) / (M_t - M_d) \quad [1]$$

waarin M het ponsgewicht na incubatie is, M_t het gewicht bij volledige turgor voor incubatie en M_d het drooggewicht. Vervolgens kan een pressure-volume curve gemaakt worden door $1/WP$ uit te zetten tegen RWC. Er wordt een rechte lijn gefit aan de 3 tot 5 punten met de laagste RWC. De apoplasmatische waterfractie A is gedefinieerd als dat gedeelte van het water dat niet door volledige uitdroging uit het weefsel te verkrijgen is, en wordt gevonden uit het snijpunt met de x-as; OP_t , de osmotische potentiaal bij volledige turgor, wordt gevonden door het snijpunt met de y-as (Figuur 1).



Figuur 1. Voorbeeld van een pressure-volume curve. De rechte is gefit aan 5 punten met de laagste RWC en levert de parameters A en OP_t (uit Jager, 1990).

Om uit de gevonden waarden van WP, A en OP_t de turgordruk en celwandelasticiteit te bepalen moeten enkele bewerkingen worden uitgevoerd. De celwandelasticiteit E is gedefinieerd als de turgorverandering bij een bepaalde relatieve volumeverandering van de cel:

$$E = dP / (dV/V) \quad [2]$$

Eerst wordt bij elke WP de osmotische potentiaal OP berekend via de formule:

$$OP = OP_t * (1-A) / (RWC-A) \quad [3]$$

Uit de WP en OP kan voor elk punt de turgorpotentiaal TP berekend worden uit:

$$WP = OP - TP \quad [4]$$

De turgordruk P is gelijk aan - TP (MPa). Omdat in formule [2] het celvolume vervangen mag worden door RWC geldt:

$$E = (dP/dRWC) * (RWC-A) \quad [5]$$

De turgor wordt nu uitgezet tegen de RWC en er wordt een curve gefit. Uit de helling ($dP/dRWC$) volgt dan de elasticiteit van de celwand. De waarde van E wordt bepaald bij RWC's van 0.95 tot 0.99.

2.5. Combinatie van de zoutoplossing-methode met de mannitol-methode

Principe - Omdat de ponsjes na immersie in mannitol niet meer maximaal turgescerend konden worden, en omdat het drooggewicht te veel afhankelijk bleek van de bij immersie gebruikte concentratie, zijn de bepalingen van M_c (hier genoemd TW), M_d (hier genoemd DW), M (hier genoemd FW2) losgekoppeld en is ook het versgewicht voor incubatie (FW1) bepaald. FW1 en FW2 werden toch al bepaald voor de waterpotentiaalmeting met ponsjes in mannitol, dus deze uitbreiding was betrekkelijk weinig extra werk. Er werd hierbij aangenomen dat de turgescentie en het drooggewicht per behandeling constant zijn.

Turgorgewicht (TW) - Maak van vijf vruchten ponsjes, weeg ze en breng ze in demi. Bewaar ze 24 uur in koelkast en weeg ze nogmaals. De factor y wordt gedefinieerd als $y = TW/FW1$. Deze is per behandeling constant en kan gebruikt worden om voor alle ponsjes uit het FW1 de TW te berekenen.

Drooggewicht (DW) - Maak ponsjes en bepaal het versgewicht (= FW1); droog ze 24 uur en weeg het drooggewicht (DW). Voor elke behandeling geldt dat $\%DW = [DW/FW1]*FW1$. We introduceren de factor z , gedefinieerd als $DW/FW1$. Voor elke behandeling geldt nu dat $FW1 * z = DW$.

Versgewicht voor en na immersie in mannitol (FW1 en FW2) - Maak ponsjes, weeg ze (FW1), breng ze voor 24 uur in mannitol bij $4^{\circ}C$ in het donker (in de koelkast); weeg ze nogmaals (FW2).

Berekening - Met behulp van y , z , FW1 en FW2 kan nu bij elke concentratie mannitol de RWC van de ponsjes worden uitgerekend volgens de formule

$$RWC = (FW2 - z * FW1) / (y * FW1 - z * FW1) \quad [6]$$

Fitten van RWC tegen $1/Psi$ oplossing levert een pressure-volume curve.

3. Resultaten

3.1. Waterpotentiaal en osmotische potentiaal proef 1992

Tabel 2. De invloed van EC verhoging op de waterpotentiaal WP (MPa), osmotische potentiaal OP (MPa) van 5 oogsten in de periode 17 augustus - 14 september 1992. De uit deze uitkomsten berekende (positieve) turgordruk is T (Mpa).

EC (mS/cm)	WP (Mpa)	OP (MPa)	T (MPa)
3	-0.68	-0.74	0.06
6	-0.74	-0.77	0.03
9	-0.82	-0.84	0.02
P	***	***	
LSD 5%	0.05	0.03	

*** = $p < 0.001$

Bij hogere EC worden zowel de waterpotentiaal als de osmotische potentiaal verder negatief; de turgordruk daalt. De berekende turgordruk is erg laag. Bij zulke lage waarden van turgordruk is de invloed van meetfouten door verdunning met apoplastisch water waarschijnlijk groot (Tyree, 1976).

3.2. Waterpotentiaal proef 1993

Tabel 3. Het effect van EC en zoutsoort op de waterpotentiaal (Mpa) bij tomaat (experimenten 1993).

EC mS/cm	datum		2e inzet		gemiddeld	EC effect 18/5
	18/5					
3	-0.77	-0.79	-0.75	-0.70	-0.75	-0.75
6	-0.88		-0.80	-0.77	-0.82	
6 Na	-0.84		-0.77	-0.83	-0.81	-0.87
6 NaCl	-0.88		-0.75	-0.77	-0.80	
9	-0.96	-0.98			-0.97	-0.97

EC verhoging leidt tot een verdere daling van de waterpotentiaal. De verschillende zoutsoorten bij EC = 6 (mS/cm) hebben geen effect.

3.3. Elasticiteit celwanden 1993 (metingen Rob Decae, VU Amsterdam)

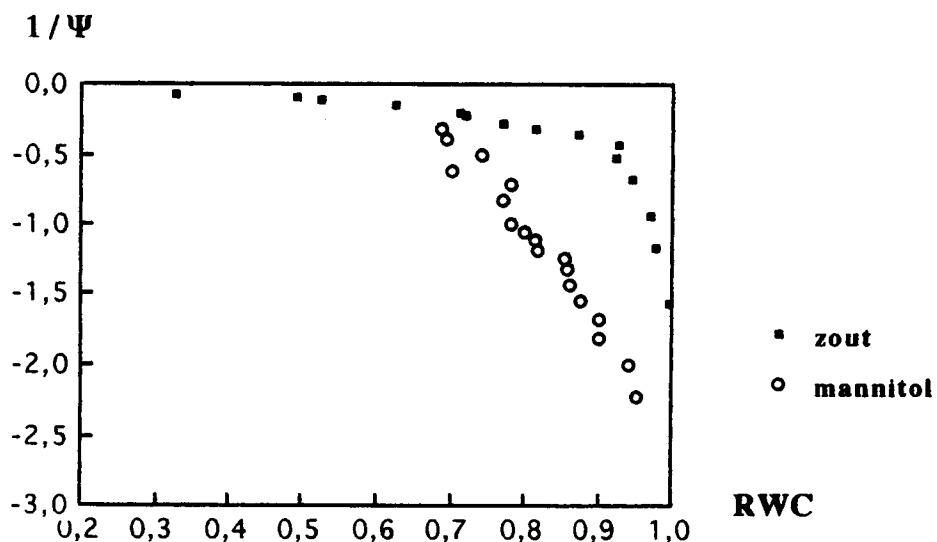
Tabel 4. Het effect van EC op enkele parameters van de waterhuishouding bij tomaat. Turgorverliespunt RWC_o , osmotische potentiaal OP_t bij $RWC = 1$ (MPa), fractie apoplastisch water A , bulk elasticiteitsmodulus E bij $RWC = 1$ (MPa) en turgordruk P_t (MPa).

EC	RWC_o	OP_t (MPa)	A	E (MPa)	P_t (MPa)
3	0.81	-0.32	0.41	19.72	0.22
9	0.79	-0.26	0.41	10.70	0.15

Uit deze waarnemingen kunnen nog geen definitieve conclusies getrokken worden. De fractie apoplastisch water (40 procent!) is erg hoog. De resultaten suggereren dat de turgordruk lager wordt bij hogere EC. De elasticiteitsmodulus wordt ook lager bij hoge EC. Het niveau van turgordruk ligt hoger dan de waarden die vermeld staan in Tabel 2.

3.4. Constructie pressure volume curves met data uit mannitol-methode

Er zijn met de dat uit de mannitol-methode geen fatsoenlijke pressure volume curves te construeren. De curve vertoont geen overgang van een krom gedeelte naar een recht gedeelte (Figuur 2).



Figuur 2. Pressure volume curve van tomaat, geteeld bij $EC = 3$ (mS/cm), met de zout-methode en de mannitol-methode.

4. Discussie

Uit de literatuur is bekend dat de osmotische potentiaal met de Wescor methode systematisch te laag wordt gemeten, omdat er niet gecorrigeerd wordt voor de verdunning met apoplastisch water (Tyree, 1976; Saftner, 1992). Meestal is de concentratie van opgeloste stoffen in de apoplastische ruimte vrij laag, hoewel in het pericarp van tomaat hogere concentraties voor komen (Shackel et al., 1992). Smith et al. (1988) toonden aan dat met de Wescor methode in bladeren van tomaat de gemeten osmolariteit ongeveer 25% te laag wordt geschat. De verdunning met apoplastisch water kan verklaren dat de optelsom van waterpotentiaal en osmotische potentiaal zo'n lage turgordruk oplevert (Tyree, 1976). De met de zout-methode waarden lijken iets realistischer. Ter illustratie: een autoband is meestal opgepompt tot 0.2 Mpa; achter kraanwater staat meestal een druk van 0.2 - 0.3 MPa (Taiz & Zeiger, 1991).

Uit dit onderzoek is duidelijk gebleken dat bij hoge EC zowel de waterpotentiaal als de osmotische potentiaal beide verder negatief worden. In het algemeen leidt dit tot een verlaging van de turgordruk (Hüsken et al., 1978; Tyree, 1976). De ook hier gevonden lagere turgordruk gaat samen met een bij de oogst minder stevige vrucht (Verkerke et al., 1993). De relatieve bijdrage van de turgordruk aan de stevigheid is daarmee echter nog niet bepaald. Bij de verminderde stevigheid speelt waarschijnlijk ook de kleinere celdiameter een rol. Celstrekking is een van de eerste processen die geremd worden bij zoutstress (Hsiao, 1973). Uit onderzoek bij *Mesembryanthemum crystallinum* blijkt dat ook bij gelijke turgordruk de elasticiteitsmodulus afneemt met de celdiameter (Steudle et al., 1977). Dit betekent dat kleine, minder gestrekte cellen minder rigide zijn dan grote, gestrekte cellen. Vergelijkbare resultaten werden gevonden door Cutler et al. (1977). Het verklarend mechanisme hiervoor is niet bekend, maar de hoeveelheid aan de celwand gebonden water zou hier een rol bij kunnen spelen.

Uit de met de zout-methode verkregen resultaten zijn verdere aanwijzingen gevonden dat de turgordruk en de celwand-elasticiteit lager is bij hogere EC. De resultaten lijken een aanwijzing te zijn dat de plant door een verlaagde osmotische potentiaal een daling van de turgordruk probeert tegen te gaan (turgor-regulatie). De wellicht kleinere celdiameter (resultaten in voorbereiding) resulteert in minder rigide cellen. Dit maakt het wellicht mogelijk dat ook bij een lage turgordruk toch celstrekking kan optreden (Tyree, 1976).

Bij zout-methode worden waarden van 40% apoplastisch water gevonden. Dit lijkt veel te hoog. Baker & Saftner (1984) bepaalden het apoplastisch volume in pericarp van tomaat afhankelijk van het rijpingsstadium op 6.8 - 8.8%. In het blad van tomaat is voor A een waarde gevonden van 15%. Er zijn experimenten in voorbereiding om hier meer duidelijkheid over te krijgen.

Het is niet mogelijk gebleken om PV curves te fitten met de data van de mannitol methode. Hiervoor zijn twee oorzaken aan te wijzen. Omdat met mannitol geen lage waarden voor de RWC kunnen worden aangemaakt, ontbreekt het rechte stuk van de curve. Waarschijnlijk hebben ook de aannames die gebruikt zijn bij de berekening van M_d en M_t voor verstoring gezorgd. Met de mannitol-methode kan echter wel de waterpotentiaal berekend worden. Onze resultaten vallen binnen de in de literatuur gevonden range (Tabel 5).

Tabel 5. Waterpotentiaal, osmotische potentiaal en turgordruk (WP, OP, P in MPa) in de stengel en de vrucht van tomaat bij verschillende teeltmaatregelen. Bron: 1 = dit onderzoek; 2 = Van de Sanden & Gijzen (1993) en in voorbereiding (mannitol methode); 3 = Johnson *et al.*, 1992 (*in situ* psychrometrie); 4 = Shackel *et al.*, 1991 (pressure probe metingen).

behandeling		object			Bron	
wortelmilieu		plant	vrucht		1	
EC (mS/cm)	WP (Mpa)	WP (Mpa)	WP (Mpa)	OP (MPa)	P (MPa)	
3	-0.10	-	-0.68	-0.74	0.06	
6	-0.20	-	-0.74	-0.77	0.03	
9	-0.30	-	-0.82	-0.84	0.02	

2	-0.07	-0.18	-0.63	?	?	2
12	-0.42	-0.52	-0.75	?	?	

klimaat	plant	vrucht			3	
Straling (W/m ²)	WP (MPa)	WP (MPa)	OP (MPa)	P (MPa)		
80	-0.50	-0.65	-0.85	0.20		
> 400	-1.25*	-1.22	-1.35*	0.05 - 0.25		

?	?	?	-0.65	0.14	4	

*Variabel gedurende de dag

5. Dankbetuiging

We bedanken Jaap Uittien voor zijn gastvrijheid en niet aflatende ijver bij de uitleg van osmometrie. We bedanken Monica Schols en Andrea Disco voor het uitvoeren van veel van de metingen van de waterpotentiaal.

6. Literatuur

- Baker, J.E. & R.A. Saftner - Compartmentation of amino acids in tomato fruit pericarp tissue. In: Y. Fuchs & E. Chalutz (Eds.) Ethylene: biochemical, physiological and applied aspects. Nijhoff, Den Haag (1984).
- Cutler, J.M., D.W. Rains & R.S. Loomis - The importance of cell size in the water relations of plants. *Physiol. Plant.* 40: 255-260 (1977).
- Decae, R., G.M. Lenssen, T. Jager & J. Rozema - The determination of water potential and bulk elastic modulus using unsaturated salt solutions in connection to the effects of soil salinity on plants (in voorbereiding).
- Hsiao, T.C. - Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24: 519-570 (1973).
- Hüsken, D., E. Steudle & U. Zimmermann - Pressure probe technique for measuring water relations of cells in higher plants. *Plant Physiol.* 61: 158-163 (1978).
- Jager, T. - De rol van turgor in de strekkingsgroei van hogere planten; een fysiologische en methodische analyse. Scriptie Vakgroep Oecologie en Oecotoxicologie, Vrije Universiteit Amsterdam (1990).
- Johnson, R.W., M.A. Dixon & D.R. Lee - Water relations of the tomato during fruit growth. *Plant, Cell and Environment* 15: 947-953 (1992).
- Kuiper, P.J.C. - Fysiologie van water en ionen in de plantecel. In: A. Quispel & D. Stegwee, *Plantenfysiologie*, 2e druk, pp.189-205. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht (1983).
- Lenssen, G.M. - response of C3 and C4 species from Dutch salt marshes to atmospheric CO2 enrichment. Proefschrift Vrije Universiteit, Amsterdam (1993).
- Livingston, N.J. & E. de Jong - Use of unsaturated salt solutions to generate leaf tissue water-release curves. *Agron. J.* 80: 815-818 (1988).
- Saftner, R.A. - Effects of turgor potential on l-aminocyclopropane-1-carboxylic acid uptake into the vacuolar compartment and ethylene production in tomato pericarp slices. *Phys. Plant.* 85: 157-166 (1992).
- Shackel, K.A., C. Greve, J.M. Labavitch & H. Ahmadi - Cell turgor changes associated with ripening in tomato pericarp tissue. *Plant Physiol.* 97: 814-816 (1991).
- Slatyer, R.O. - The measurement of diffusion pressure deficit in plants by a method of vapour pressure equilibration. *Aust. J. Biol. Sci.* 11: 349-365 (1958).
- Smith, M.A.L., L.A. Spomer & E.S. Skiles - An evaluation of methods for measuring cell osmolarity with *in vitro* and *in vivo* grown *Lycopersicon* plants. *Commun. Soil. Sci. Plant Anal.* 19: 1965-1882 (1988).
- Steudle, E., U. Zimmermann & U. Lüttge - Effects of turgor pressure and cell size on the wall elasticity of plant cells. *Plant Physiol.* 59: 285-289 (1977).
- Taiz, L. & E. Zeiger - *Plant Physiology*. xxxii + 559 pp. Benjamin/Cummings, Redwood City (1991).
- Tyree, M.T. - Negative turgor pressure in plant cells: fact or fallacy? *Ca. J. Bot.* 54: 2738-2746 (1976).
- Van de Sanden, P. & H. Gijzen - Gewasverdamping, waterhuishouding en groei van kasgewassen. In: H. van Keulen & F.W.T. Penning de Vries (Eds.) *Watervoorziening en gewasproductie, Agrobiologische thema's 8*. AB-DLO (1993).
- Verkerke, W., C. de Kreij & J. Janse - Keukenzout maakt zacht, maar lekker. *Groenten & Fruit* 51: 14-15 (1993).

7. Bijlage

7.1. Pressure probe

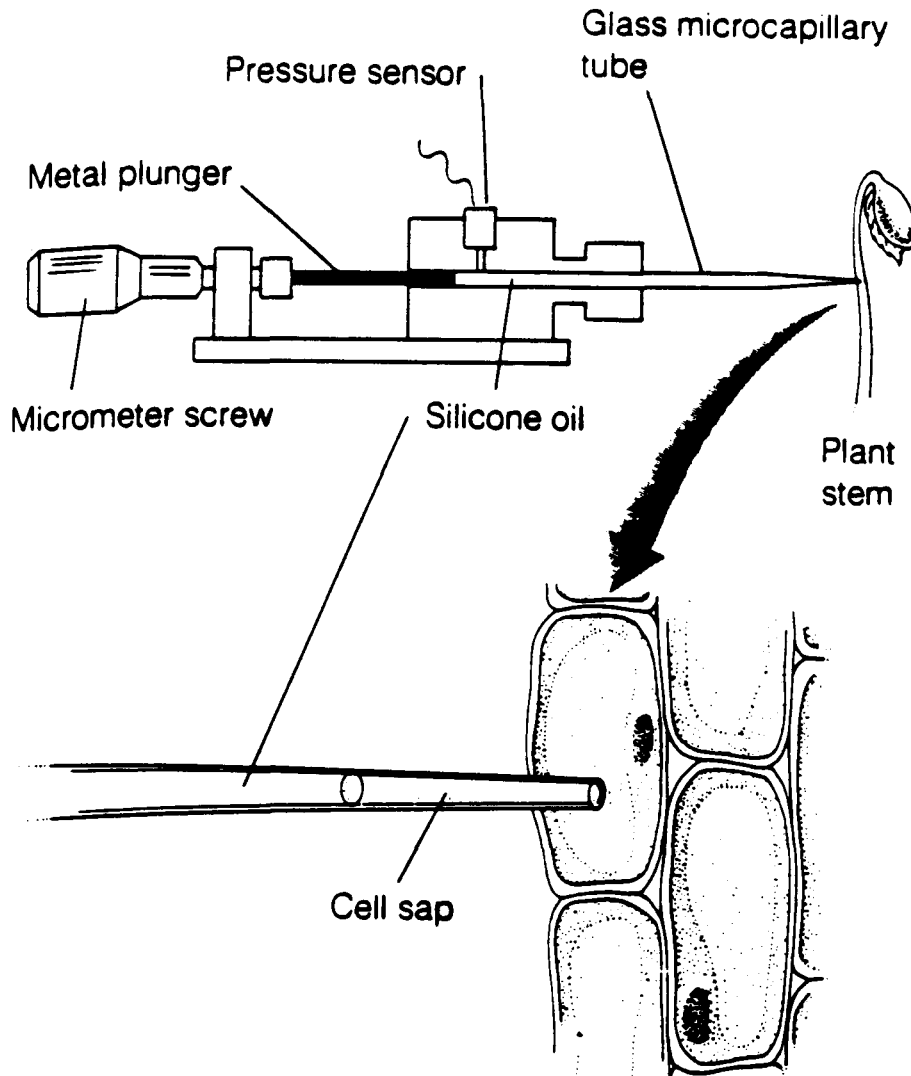


FIGURE 3.E. Diagram of the simplest pressure probe, not to scale. The primary advantage of this method over the one shown in Figure 3.D is that cell volume is minimally disturbed. This is of great importance for the tiny cells typical of higher plants, where loss of even a few picoliters (10^{-12} liter) can substantially reduce turgor pressure.

7.2. Scoreformulier waterpotentiaalmetingen

Inzet			
Behandeling			
Bar	FW 1	FW 2	$\Delta W/n$
4.0			
4.5			
5.0			
5.5			
6.0			
6.5			
7.0			
7.5			
8.0			
8.5			
9.0			
9.5			
10.0			
12.0			
14.0			
16.0			
20.0			
25.0			
30.0			

Volledige turgescentie

FW1	TW	Y

Drooggewicht

FW1	DW	Z

7.3. Voorbeeld spreadsheet waterpotentiaalmetingen

Profiling van de waterpotentiaal aan pensjes (niveau)
 Incubatie in magnetrook voor 24 uur
 Parameter: toename of afname gewicht (g)
 Parameter: vruchten van drie EC-niveaus
 Herkomst: 103-14/Inzet en opst. 14 september

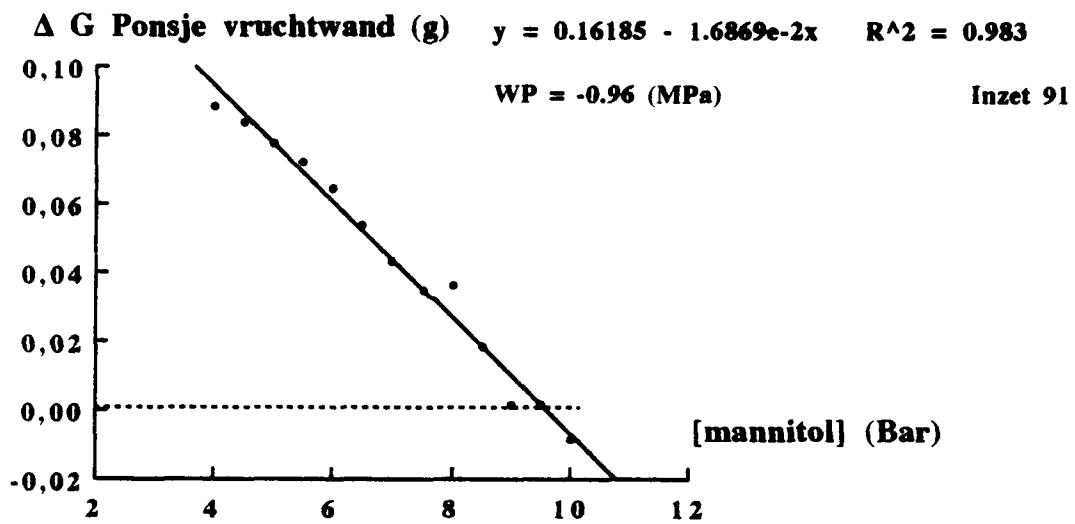
EC	Ber	Voor incubatie (FW 1)			Na incubatie (FW 2)			Resultaat	V	1/V	DW	Y	RWC	Y	A	W1	W	P				
		potri	N	potri	N	potri	gewicht												gewicht			
		schmaal	pens	schmaal	pens	schmaal	pens												schmaal	pens		
3	1	7.5025	5	10.3795	0.5594	7.505	5	10.913	0.6655	3	1	0.1061	1.0	-10.00	0.0317	1.1296	1.063	-0.10	0.541	0.491	0.43	0.33
3	2.5	7.5025	5	10.3752	0.5585	7.505	5	10.846	0.6521	3	2.5	0.0935	2.5	-4.00	0.0317	1.1296	1.042	-0.25	0.541	0.491	0.45	0.20
3	4.0	7.5025	5	10.4076	0.5650	7.505	5	10.671	0.6172	3	4.0	0.0522	4.0	-2.50	0.0320	1.1296	0.972	-0.40	0.541	0.491	0.52	0.12
3	4.5	7.5025	5	10.3299	0.5495	7.505	5	10.537	0.5904	3	4.5	0.0409	4.5	-2.22	0.0312	1.1296	0.955	-0.45	0.541	0.491	0.54	0.09
3	5.0	7.5025	5	10.2050	0.5247	7.505	5	10.362	0.5554	3	5.0	0.0307	5.0	-2.00	0.0298	1.1296	0.940	-0.50	0.541	0.491	0.56	0.06
3	5.5	7.5025	5	10.4921	0.5819	7.505	5	10.614	0.6058	3	5.5	0.0239	5.5	-1.82	0.0330	1.1296	0.924	-0.55	0.541	0.491	0.59	0.04
3	6.0	7.5025	5	10.3456	0.5526	7.505	5	10.449	0.5728	3	6.0	0.0202	6.0	-1.67	0.0313	1.1296	0.920	-0.60	0.541	0.491	0.6	0.00
3	6.5	7.5025	5	10.2451	0.5325	7.505	5	10.26	0.5350	3	6.5	0.0025	6.5	-1.54	0.0302	1.1296	0.890	-0.65	0.541	0.491	0.65	0.00
3	7.0	7.5025	5	10.2720	0.5379	7.505	5	10.215	0.5259	3	7.0	0.0120	7.0	-1.43	0.0305	1.1296	0.864	-0.70	0.541	0.491	0.7	0.00
3	7.5	7.5025	5	10.1775	0.5190	7.505	5	10.038	0.4905	3	7.5	0.0285	7.5	-1.33	0.0294	1.1296	0.834	-0.75	0.541	0.491	0.77	0.02
3	8.0	7.5025	5	10.2412	0.5317	7.505	5	10.126	0.5081	3	8.0	0.0357	8.0	-1.25	0.0308	1.1296	0.824	-0.80	0.541	0.491	0.8	0.00
3	8.5	7.5025	5	10.3690	0.5573	7.505	5	10.136	0.5101	3	8.5	0.0472	8.5	-1.18	0.0316	1.1296	0.806	-0.85	0.541	0.491	0.85	0.00
3	9.0	7.5025	5	10.2900	0.5415	7.505	5	10.028	0.4885	3	9.0	0.0530	9.0	-1.11	0.0307	1.1296	0.793	-0.90	0.541	0.491	0.89	-0.01
3	9.5	7.5025	5	10.2412	0.5317	7.505	5	9.9384	0.4706	3	9.5	0.0611	9.5	-1.05	0.0302	1.1296	0.777	-0.95	0.541	0.491	0.95	0.00
3	10.0	7.5025	5	10.2347	0.5317	7.505	5	9.9088	0.4647	3	10.0	0.0657	10.0	-1.00	0.0301	1.1296	0.769	-1.00	0.541	0.491	0.99	-0.02
3	12.0	7.5025	5	10.6274	0.6090	7.505	5	10.113	0.5056	3	12.0	0.1034	12.0	-0.83	0.0345	1.1296	0.726	-1.20	0.541	0.491	1.22	0.01
3	14.0	7.5025	5	10.6150	0.6065	7.505	5	10.091	0.5012	3	14.0	0.1053	14.0	-0.71	0.0344	1.1296	0.722	-1.40	0.541	0.491	1.24	-0.16
3	16.0	7.5025	5	10.3377	0.5510	7.505	5	9.8854	0.4600	3	16.0	0.0910	16.0	-0.63	0.0313	1.1296	0.730	-1.60	0.541	0.491	1.19	-0.41
6	1.0	7.5816	5	10.4451	0.5727	7.5846	5	10.942	0.6714	6	1.0	0.0987	1.0	-10.00	0.0346	1.123	1.054	-0.10	0.549	0.515	0.46	0.36
6	2.5	7.5816	5	10.2457	0.5328	7.5846	5	10.693	0.6216	6	2.5	0.0400	2.5	-4.00	0.0322	1.123	1.049	-0.25	0.549	0.515	0.46	0.21
6	4.0	7.5816	5	10.2007	0.5238	7.5846	5	10.508	0.5847	6	4.0	0.0499	4.0	-2.50	0.0316	1.123	1.001	-0.40	0.549	0.515	0.51	0.11
6	4.5	7.5816	5	10.3428	0.5522	7.5846	5	10.575	0.5980	6	4.5	0.0450	4.5	-2.22	0.0334	1.123	0.969	-0.45	0.549	0.515	0.55	0.10
6	5.0	7.5816	5	10.1329	0.5103	7.5846	5	10.338	0.5506	6	5.0	0.0440	5.0	-2.00	0.0308	1.123	0.966	-0.50	0.549	0.515	0.56	0.06
6	5.5	7.5816	5	10.0813	0.4999	7.5846	5	10.235	0.5290	6	5.5	0.0290	5.5	-1.82	0.0302	1.123	0.946	-0.55	0.549	0.515	0.59	0.04
6	6.0	7.5816	5	10.1150	0.5067	7.5846	5	10.235	0.5300	6	6.0	0.0233	6.0	-1.67	0.0306	1.123	0.934	-0.60	0.549	0.515	0.6	0.00
6	6.5	7.5816	5	9.9927	0.4822	7.5846	5	10.016	0.4830	6	6.5	0.0041	6.5	-1.54	0.0291	1.123	0.899	-0.65	0.549	0.515	0.66	0.01
6	7.0	7.5816	5	10.0114	0.4860	7.5846	5	9.9995	0.4830	6	7.0	0.0030	7.0	-1.43	0.0294	1.123	0.885	-0.70	0.549	0.515	0.69	-0.01
6	7.5	7.5816	5	10.1066	0.5050	7.5846	5	10.044	0.4918	6	7.5	0.0131	7.5	-1.33	0.0305	1.123	0.866	-0.75	0.549	0.515	0.73	-0.02
6	8.0	7.5816	5	10.1975	0.5232	7.5846	5	10.062	0.4955	6	8.0	0.0277	8.0	-1.25	0.0316	1.123	0.841	-0.80	0.549	0.515	0.8	0.00
6	8.5	7.5816	5	10.4282	0.5693	7.5846	5	10.199	0.5229	6	8.5	0.0465	8.5	-1.18	0.0344	1.123	0.813	-0.85	0.549	0.515	0.86	0.03
6	9.0	7.5816	5	10.2851	0.5407	7.5846	5	10.055	0.4940	6	9.0	0.0467	9.0	-1.11	0.0327	1.123	0.809	-0.90	0.549	0.515	0.89	-0.01
6	9.5	7.5816	5	10.2122	0.5261	7.5846	5	9.9465	0.4724	6	9.5	0.0537	9.5	-1.05	0.0318	1.123	0.794	-0.95	0.549	0.515	0.95	0.00
6	10.0	7.5816	5	10.1555	0.5148	7.5846	5	9.8649	0.4561	6	10.0	0.0587	10.0	-1.00	0.0311	1.123	0.783	-1.00	0.549	0.515	0.99	-0.01
6	12.0	7.5816	5	10.2884	0.5414	7.5846	5	9.9152	0.4661	6	12.0	0.0752	12.0	-0.83	0.0327	1.123	0.759	-1.20	0.549	0.515	1.11	-0.09
6	14.0	7.5816	5	10.1233	0.5083	7.5846	5	9.7173	0.4265	6	14.0	0.0810	14.0	-0.71	0.0307	1.123	0.738	-1.40	0.549	0.515	1.23	-0.17
6	16.0	7.5816	5	10.2759	0.5389	7.5846	5	9.8731	0.4577	6	16.0	0.0812	16.0	-0.63	0.0326	1.123	0.748	-1.60	0.549	0.515	1.17	-0.43

EC	Y	n1	A
3	1.13	0.491	0.541
6	1.123	0.515	0.549
9	1.146	0.522	0.551

7.4. Voorbeeld gewichtsverschil ponsjes

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
1	Y	1/Y	RWC 31	Δ G 31	RWC 32	Δ G 32	RWC 91	Δ G 91	RWC 92	Δ G 92
2	Bar	(1/MPa)								
3	4.0	-2.50	1.0121	0.0949	1.0370	0.0971	0.9960	0.0888	1.0204	0.0976
4	4.5	-2.22	0.9531	0.0630	0.9900	0.0728	0.9930	0.0840	1.0251	0.0967
5	5.0	-2.00	0.9406	0.0529	0.9620	0.0568	0.9770	0.0779	1.0051	0.0885
6	5.5	-1.82	0.9016	0.0290	0.9360	0.0422	0.9710	0.0721	0.9730	0.0639
7	6.0	-1.67	0.9031	0.0291	0.9480	0.0502	0.9670	0.0649	0.9719	0.0607
8	6.5	-1.54	0.8751	0.0136	0.8890	0.0141	0.9350	0.0535	0.9369	0.0492
9	7.0	-1.43	0.8605	0.0044	0.8910	0.0167	0.9200	0.0433	0.9381	0.0505
10	7.5	-1.33	0.8588	0.0034	0.8860	0.0136	0.8990	0.0343	0.9254	0.0420
11	8.0	-1.25	0.8529	-0.0001	0.8520	-0.0054	0.9040	0.0365	0.9009	0.0302
12	8.5	-1.18	0.8191	-0.0195	0.8260	-0.0198	0.8730	0.0183	0.8706	0.0184
13	9.0	-1.11	0.8144	-0.0223	0.8320	-0.0156	0.8350	0.0017	0.8628	0.0138
14	9.5	-1.05	0.7985	-0.0310	0.8070	-0.0324	0.8350	0.0017	0.8282	-0.0029
15	10.0	-1.00	0.7816	-0.0430	0.7950	-0.0371	0.8140	-0.0081	0.8317	-0.0015
16	12.0	-0.83	0.7706	-0.0464	0.7930	-0.0369	0.8010	-0.0151	0.7441	-0.0432
17	14.0	-0.71	0.7801	-0.0421	0.7590	-0.0582	0.7720	-0.0287	0.7526	-0.0387
18	16.0	-0.63	0.7010	-0.0856	0.7680	-0.0480	0.7370	-0.0460	0.7143	-0.0541
19	20.0	-0.50	0.7423	-0.0645	0.7530	-0.0601	0.7100	-0.0593	0.6982	-0.0652
20	25.0	-0.40	0.6963	-0.0867	0.7190	-0.0812	0.6820	-0.0769	0.7028	-0.0619
21	30.0	-0.33	0.6867	-0.0974	0.7090	-0.0811	0.6920	-0.0654	0.6851	-0.0675

7.5. Berekening waterpotentiaal



7.5. Speciaal geconstrueerde potjes voor zoutoplossingen

