

Energie- en koolstofhuishouding bij planten

F. W. T. PENNING DE VRIES

Afdeling Theoretische Teeltkunde van de Landbouwhogeschool, Wageningen

Energie- en koolstofhuishouding bij planten

F. W. T. PENNING DE VRIES

Afdeling Theoretische Teeltkunde van de Landbouwhogeschool, Wageningen

The energy and carbon balance in plants

Since much of the chemistry of conversion processes is known, it is possible to calculate the weight of a particular end product formed from 1.00 g substrate. The product may be a single amino acid, a protein or dry matter of plant; the substrate may be glucose or photosynthate. The amounts of CO₂ and O₂ involved in these processes were determined. From an estimated demand of energy for other active processes in cells, such as transport and maintenance, the weight of dry matter formed from 1.00 g substrate was calculated. The relationship between CO₂ exchange in light and darkness of growing and photosynthesizing organs at a given relative plant growth rate was also calculated. Such calculations are facilitated by the uniformity of synthetic processes and the efficient coupling between energy consumption and production.

Inleiding

In levende organismen spelen zich vele actieve processen af, zoals groeien, opnemen en uitscheiden van stoffen, warmteproductie, bewegen en transporteren. Deze actieve processen kenmerken zich door toevoer van energie vanuit het organisme zelf. Vandaar, dat de vraag naar het functioneren van de energiehuishouding van organismen een kernvraag is voor het begrijpen van levensverschijnselen. Energiehuishouding kan hierbij worden omschreven als het vrijmaken van chemische energie voor actieve processen, het consumeren hiervan in onderscheiden activiteiten en de koppeling tussen beide.

De uiterlijke tekenen van de energiehuishouding zijn het consumeren van substraat en meestal van zuurstof, het verrichten van actieve processen en het onvermijdelijke produceren van afvalstoffen als water, koolzuurgas en warmte. Het eenvoudigst vatbaar voor kwantitatief onderzoek is de gaswisseling. Hierover is in deze eeuw een schat van gegevens verzameld. De gaswisseling, ook wel respiratie of ademhaling genoemd, is echter niet de kern van de actieve processen die zich in levende organismen afspelen. Naast energieproductie, waarbij vaak CO₂ vrijkomt, zijn er ook andere processen in de plant, waarbij CO₂ wordt afgegeven of opgenomen. De belangrijkste hiervan zijn het verkorten van koolstofketens in syntheseprocessen en de vorming en afbraak van dicarbonzuren. Deze CO₂-moleculen hebben weinig of niets met energielevering te maken. Het meten van de gaswisselingsintensiteit geeft daarom geen directe maat voor het gebruik van

energie in de cel. Het bestuderen van die biochemische processen die in organismen aan activiteiten ten grondslag liggen, is een meer fundamentele benadering van de energiehuishouding dan het meten van de gaswisseling.

Meestal is een organisch substraat, zoals glucose, de leverancier van de vereiste energie. Vandaar dat de energiehuishouding en koolstofhuishouding in zeer veel processen innig verweven zijn. In dit artikel zal vooral aandacht worden geschonken aan de hoeveelheden substraat en energie, die een organisme nodig heeft om te groeien.

Energie- en substraatconsumptie in actieve processen

Opmerkelijk weinig onderzoek is er tot nu toe gedaan over de vraag hoeveel energie de verschillende processen in de cel vereisen (Handbuch der Pflanzenphysiologie, 1960). De gegevens die hierna vermeld staan, hebben dan ook een onvolledig en onnauwkeurig karakter.

Een proces dat energie vraagt en daarnaast ook nog veel substraat consumeert, is de opbouwstofwisseling, de grondslag van drogestofproductie van organismen. In dit proces worden moleculen van het substraat verkleind, zuurstof-, waterstof- en stikstofatomen worden toegevoegd of onttrokken en de nieuw gevormde moleculen worden aan elkaar gekoppeld tot structuren die de cel nodig heeft.

Andere substraatmoleculen worden afgebroken en geoxydeerd om energie en waterstof hiervoor te leveren.

Op grond van gedetailleerde biochemische kennis van syntheseprocessen kan theoretisch worden afgeleid hoeveel gram droge stof er van 1,00 gram substraat maximaal kan worden gevormd (Penning de Vries, 1972). Een eenvoudig voorbeeld

* Dit artikel berust op de tekst van een voordracht van drs. F. W. T. Penning de Vries in het kader van de 'Heterosis'-cursus voor technisch personeel van land- en tuinbouwinstellingen.

Substraat			Produkt (g)	Gevormde hoeveelheid CO ₂ (g)
totaal glucose (g)	waarvan vereist voor energie en waterstof (g)	benodigde hoeveelheid zuurstof (g)		
1,00	0,049	0,052	0,86 koolhydraten	0,07
1,00	0,05	0,13	1,43 organische zuren	-0,25
1,00	-0,07	0,035	0,36 vet	0,47
1,00	0,02	0,090	0,48 lignine	0,26
1,00*	0,35	0,030	0,47 eiwit	0,58
1,00**	0,04	0,074	0,70 eiwit	0,15
1,00*	0,25	0,081	0,57 nucleïnezuur	0,62
1,00**	-0,25	0,394	0,77 nucleïnezuur	0,33

* met NO₃⁻ en SO₄²⁻ ** met NH₃ en H₂S

van een dergelijke berekening zal hieronder worden gegeven. Tabel 1 geeft enige karakteristieke waarden van een aantal omzettingen weer, waarbij van het substraat glucose wordt uitgegaan. De hoeveelheid glucose die nodig is om energie of waterstof voor de omzettingen te leveren, is afzonderlijk gespecificeerd. Ook de betrokken hoeveelheden O₂ en CO₂ zijn gegeven.

De opgegeven waarden zijn vermoedelijk onafhankelijk van de temperatuur waarbij de omzetting plaats vindt, aangezien er geen aanwijzingen zijn dat chemische reacties anders verlopen bij hoge dan bij lage temperatuur.

Alle in tabel 1 genoemde producten zijn mengsels van verbindingen waarvoor ongeveer een gemiddelde samenstelling van een plant is gekozen. De samenstelling van elk mengsel bepaalt mede de opbrengst van de omzetting: van kostbare producten kan slechts weinig worden gevormd, van goedkope meer. Vetten en lignine blijken als groep duur te zijn; koolhydraten en organische zuren als groep goedkoop.

Bij de vorming van vet en nucleïnezuur met NH₃ uit glucose blijkt meer waterstof of energie vrij te komen dan er in het omzettingsproces wordt geconsumeerd. Dit overschot kan substraat voor andere reacties uitsparen.

Stikstof en zwavel worden als regel aan planten in geoxydeerde vorm aangeboden, zodat reductie moet plaatsvinden, voor deze atomen kunnen worden ingebouwd. Dat het reductieproces vrij veel substraat kost, blijkt uit tabel 1. Inbouw van mineralen wordt verondersteld de cel geen energie te kosten. De vorming van de ingewikkelde structuren die in cellen worden aangetroffen wordt verondersteld spontaan tot stand te komen als gevolg van de structuur en eigenschappen van de onderdelen (vooral eiwitten en vetten).

Tabel 2 geeft een gemiddelde samenstelling van een jonge maïsplant die onder gunstige omstandigheden is gegroeid. Sommige organismen (dieren, algen, bacterien) en organen (vruchten, zaden,

Tabel 1 Karakteristieke waarden voor een aantal omzettingen, uitgaande van het substraat glucose

Tabel 2 Gemiddelde procentuele samenstelling van een jonge maïsplant

koolhydraten	59
eiwitten	23
vetten en olieën	2,5
lignine	5
organische zuren	4
mineralen	6,5
totaal	100

knollen, hout) kunnen aanzienlijk van deze samenstelling afwijken. Overigens geeft het analyseren van organisch materiaal nog verschillende ernstige moeilijkheden. Met de gegevens van tabel 1 kan worden berekend dat 1,00 g plant met een samenstelling als gegeven in tabel 2 kan worden gevormd uit 1,38 g glucose en voldoende mineralen, waarbij dan 0,32 g CO₂ vrijkomt en 0,065 g O₂ nodig is. Bij deze berekening moet worden verondersteld dat andere processen niet of nauwelijks meespelen bij het bepalen van de vraag naar substraat. In snel groeiende weefsels blijkt dit inderdaad te kunnen worden gesteld (Penning de Vries, 1972).

De mineralen in tabel 2 herinneren eraan, dat deze berekening alleen volledig is, wanneer alle grondstoffen in de cel zijn. O₂, en ook afvalstof CO₂, diffundeert door de celmembraan, maar dit geldt niet voor glucose en mineralen. Beide worden in hoofdzaak actief opgenomen uit het milieu. Op theoretische gronden kan worden verwacht dat voor de opname van 1 g mineralen en 1 g glucose de energie uit globaal 0,05 en 0,026 g glucose per membraanpassage is vereist. Deze glucose wordt hiertoe met O₂ volledig verbrand tot CO₂ en H₂O.

Wanneer een jonge maïsplant in het donker groeit op een glucoseoplossing met nitraat, volgt uit het bovenstaande dat er 1,50 g glucose nodig is om 1,00 g droge stof te vormen, en dat hierbij 0,57 g

CO₂ en 0,20 g O₂ zijn betrokken. (Bij deze berekening werd aangenomen dat glucose en mineralen drie celmembranen passeren: twee in de wortel en een in de cel, waar ze worden gemetaboliseerd.) Een vergelijking tussen experiment en theorie toont dat een dergelijke biochemische benadering zinvol en redelijk accuraat is (Penning de Vries, 1972). Wanneer ammoniak tot stikstofbron dient, is 1,33 g glucose en 0,20 g O₂ nodig voor de vorming van 1,00 g droge stof en komt 0,32 g CO₂ vrij.

Voor groene planten in het licht mag deze berekening niet zonder meer worden toegepast. In het fotosyntheseprocess worden namelijk niet alleen suikers gemaakt, maar ook aminozuren. Beide worden naar de groeipunten getransporteerd. Omdat er al een aantal omzettingen hebben plaatsgevonden tijdens het fotosyntheseprocess en wat hier onmiddellijk op volgt, heeft het groeiprocess een wat hogere opbrengst per gram van het aangeboden substraat, dat uit suikers en aminozuren bestaat, dan per gram glucose. De belangrijkste van deze omzettingen is de reductie van nitraat tot ammoniak, welke onder goede groeiomstandigheden in het veld overdag in de groene cellen plaats vindt (Beevers en Hageman, 1969). Rekening houdend met de kosten van reductie, omzettingen en transport naar de groeipunten, kan theoretisch worden afgeleid dat van 2,03 g tijdens het fotosyntheseprocess vastgelegde CO₂ (hetgeen overeen komt met 1,39 g glucose, aminozuren en organische zuren) 1,00 g maïsplant kan worden gemaakt en totaal 0,31 g CO₂ weer wordt ontwikkeld (Penning de Vries, 1972). Ook experimenteel zijn dergelijke waarden aannemelijk gemaakt. De genoemde 2,03 g CO₂ is de som van de in het licht gemeten netto CO₂-assimilatie en de in het donker gemeten respiratie, kort na de lichtperiode, die lang genoeg moet zijn geweest om een evenwicht tussen de CO₂ assimilatie in het licht en de respiratie in het donker te bereiken. Dit evenwicht komt tot stand middels de aan de CO₂-assimilatiesnelheid aangepaste groeisnelheid.

Wanneer het proces van nitraatreductie gelijktijdig met het proces van CO₂-assimilatie verloopt, lijkt het alsof het eerste geen energie vraagt van de plant, zoals blijkt bij vergelijking van de hoeveelheden CO₂, die worden geproduceerd bij de vorming van 1,00 g droge stof van het maïsplantje in het donker op een glucoseoplossing met nitraat en een maïsplant in het veld in het licht.

Het is nog niet vastgesteld of onder bijvoorbeeld lichtarme of stikstofarme omstandigheden de nitraatreductie bij hogere planten kwantitatief elders kan gebeuren, zoals dat bijv. in de wortelknolletjes van vlinderbloemigen het geval is.

Uit de waarnemingen dat naast de CO₂-fixatie en -reductie in het fotosyntheseprocess ook reductie van nitraat en daarop aansluitende vorming van aminozuren plaatsvindt, moet worden besloten dat de energie-assimilatie tijdens het fotosyntheseprocess 10 tot 15 % groter is dan alleen uit reductie van de geassimileerde CO₂ zou worden berekend. Anderzijds worden tijdens de reductie van nitraat organische zuren gevormd door het opvangen van de bij reductie resterende negatieve lading, hetgeen vermoedelijk voor een belangrijk deel gebeurt door carboxylatie van pyrodruivezuur. De aldus vastgelegde maar niet gereduceerde CO₂ maakt ongeveer 10 tot 15 % van het totaal uit en heeft veel minder energie gekost aan het fotosyntheseprocess dan de gereduceerde CO₂. De extra kosten van het eerste proces en de besparing van het tweede heffen elkaar vrijwel op.

Ook plantenmateriaal heeft, eenmaal gevormd, onderhoud nodig. De aard van de onderhoudsprocessen is nog goeddeels onbekend, maar deze bestaan vermoedelijk vooral uit de heropbouw van afgebroken eiwitten, vooral enzymen, en de heropname van uit cellen weggelekte ionen. Van de intensiteit waarmee deze processen verlopen, is nog zeer weinig bekend. Uit experimenten komt naar voren, dat de energiebehoefte voor onderhoud van vegetatief weefsel, met een samenstelling als in tabel 2 gegeven, overeenkomt met de energie geleverd door de oxydatie van 0,015 g glucose per gram droge stof per dag (McCree, 1970; Penning de Vries, 1972). Deze snelheid neemt vermoedelijk toe, wanneer het gehalte aan eiwitten hoger is, en omgekeerd (Price, 1960), iets wat overigens uit de vermoedelijke aard van de onderhoudsprocessen kan worden verondersteld.

Het is een bekend verschijnsel dat bij beschadiging, stevig aanraken of schudden van bladeren en bij infecties de gaswisseling veel intensiever wordt dan bij onverstoord weefsel ('prikkel- en wondademhaling'). Het vermoeden bestaat, dat het in een groot aantal van deze gevallen stimulering van de (her)synthese betreft.

Een van de meest fascinerende uitingen van het leven, bewegingen, zijn bij planten dusdanig schaars en volgens globale berekeningen zo 'goedkoop', dat deze kostenfactor voor planten, kwantitatief gezien, mag worden verwaarloosd. In dit verband kan er nog op worden gewezen dat de mechanismen van protoplasmabeweging in cellen en van het transport in het floem nog vrijwel onbekend zijn.

Watertransport door de plant is een passief proces, dat slechts een actieve regulering door middel van huidmondjes kent. De energie die

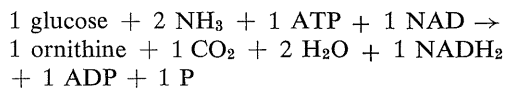
nodig is voor transport van water en verdamping, drukken derhalve niet als lasten op de huishouding van chemische energie en hoeven hier niet te worden beschouwd. Voor de (chemische) energie- en koolstofhuishouding kan daarom de groei van planten worden vereenvoudigd tot toename van droge stof.

Warmteproductie bij planten is meestal gering. Omdat de overdracht van energie van het ene molecuul op het andere nooit zonder 'morsen' plaatsvindt en dit verlies zich als termische energie manifesteert, is warmte bij alle actieve processen een afvalproduct.

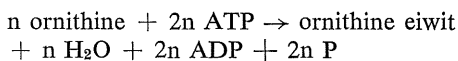
Bij snelle groei in een afgesloten ruimte kan de temperatuur meetbaar oplopen, zoals bij kiemen- en zaden en in geval voor hooibroei kan worden waargenomen. Slechts in de bloemen van enkele plantensoorten, zoals de aronskelk, lijkt de plant warmte te produceren om de warmte zelf.

Een syntheseproces nader beschouwd

De manier waarop de boven beschreven synthese-processen in concreto werden uitgewerkt, kan met een eenvoudig voorbeeld worden aangeduid. Stellen wij ons voor de synthese van een eiwit dat uitsluitend uit moleculen van het aminozuur ornithine is opgebouwd. Het aminozuur wordt uit glucose in een reeks van deelreacties gemaakt, die als volgt zijn samen te vatten:



Aan de hand van biochemische handboeken kan een dergelijke netto-reactievergelijking uit deelreacties worden opgesteld, onder andere met het uitstekende werk van Dagley and Nicholson (1970). De hierop volgende stap van polymerisatie van aminozuren tot eiwit kan worden weergegeven als:



In beide gevallen wordt in een van de deelreacties ATP gesplitst in ADP en P en wordt de hierbij vrijkomende energie gebruikt in het syntheseproces. Bij de vorming van het aminozuur uit glucose wordt waterstof afgestaan aan het co-enzym NAD.

Vrij goed is bekend wat de belangrijkste stoffen zijn waaruit een organisme is opgebouwd, langs welke syntheseswegen deze verbindingen worden gevormd en welke typen moleculen hierbij zijn betrokken. Voor het vaststellen van het totaal van behoeften en producten van alle synthese-reacties is daarom eigenlijk niet meer nodig dan het

optellen van de benodigde grondstoffen (zoals glucose, NH_3 en ATP in de synthese van ornithine) en afvalstoffen (zoals CO_2 , H_2O en NADH_2). Wanneer glucose en ammoniak de enige verbindingen zijn, die de groeiende cel ter beschikking staan, moeten alle andere benodigde verbindingen hiervan worden afgeleid. De afvalproducten van reacties worden, indien mogelijk, gebruikt in andere synthese-processen en anders zover mogelijk afgebroken en uitgescheiden. Onder aërobe omstandigheden ontstaat dan vrijwel altijd CO_2 en H_2O .

Het komt veel voor, dat de energie van ATP bij een reactie is vereist, maar ook de waterstof van NADH_2 wordt in veel reacties gebruikt. Deze verbindingen zijn maar in kleine hoeveelheden in de cellen aanwezig en moeten dus recirculeren.

Het vrijmaken van energie en waterstof

In cellen is de energie die wordt overgedragen van een substraatmolecuul naar een ander molecuul of proces, als regel gekoppeld aan het molecuul ATP. Daarnaast zijn er nog een aantal reacties waarbij energieoverdracht is gekoppeld aan materie-overdracht. Deze zijn vooral van belang bij de synthese van nieuwe moleculen. Beide vormen van direct bruikbare energie moeten binnen de cel worden gevormd, omdat uitwisseling tussen cellen niet mogelijk is.

De manier van energieproductie in planten, dieren en micro-organismen blijkt op vele punten overeenkomsten te tonen, hetgeen de studie van de energiehuishouding zeer vergemakkelijkt. Koolhydraten zijn de meest gebruikte substraten, met name glucose. Ook vetten en eiwitten kunnen worden benut; deze worden dan eerst omgezet in glucose of in een van zijn afbraakproducten. In veel handboeken over plantenfysiologie is in het hoofdstuk respiratie diepgaand de wijze beschreven, waarop in hogere planten bij het afbreken van substraatmoleculen ATP uit ADP en P in de glycolyse wordt gevormd, hoe NADH_2 uit NAD in de glycolyse en de citroenzuurcyclus of in de pentosefosfaatshunt wordt geproduceerd en hoe NADH_2 met O_2 kan worden geoxydeerd in de terminale ademhalingsketen tot NAD en H_2O , waarbij meestal 3 moleculen ATP worden gevormd per molecuul NADH_2 .

Een onderwerp dat de afgelopen vijf jaren veel aandacht ontving, is 'fotorespiratie', een proces dat tijdens het fotosyntheseproces verloopt en waarin 40 tot 60 % van de pas gevormde koolhydraten weer wordt geoxydeerd. Voor een verdere beschrijving wordt verwezen naar het recente artikel van Gietema en Flach (1971), waarin onder meer wordt gesteld dat fotorespiratie niet bijdraagt tot de energievoorziening van de cel.

Productie ten opzichte van consumptie

Als regel is de energieproductie van een cel goed afgestemd op zijn consumptie, d.w.z. dat de cel voortdurend zoveel energie aanmaakt als nodig is voor de processen die op dat moment aan de gang zijn.

De regeling van de productie naar behoefte verloopt in hoofdzaak via de ATP/ADP verhouding in de cel (Beevers, 1961; Cohen, 1968). Wanneer de cel meer ATP maakt dan is vereist, wordt deze verhouding hoog en is er een tekort aan ADP voor de reacties die deze verbinding nodig hebben om te verlopen. Onder andere een van de beginreacties van de glycolyse heeft ADP nodig. Een tekort remt zo de glycolyse en daardoor ook verdere productie van ATP en NADH₂. Dit mechanisme blijkt zeer fijn te regelen.

Over de nauwkeurigheid van regelen bij lagere organismen is weinig bekend. Het mechanisme lijkt minder efficiënt dan theoretisch mogelijk is, zoals Forrest en Walker (1971) uit een vergelijking van berekeningen en metingen van bacteriegroei besluiten. Soms is de oxydatie van NADH₂ met O₂ en het vormen van ATP uit ADP en P minder goed gekoppeld, zodat per NADH₂ molecuul minder dan 3 ATP moleculen ontstaan.

De invloed van externe factoren

Factoren die rechtstreeks op het mechanisme van energievoorziening of op de koppeling van vraag en aanbod ingrijpen, zijn: de hoeveelheid substraat, de O₂- en CO₂-spanning van het milieu, de capaciteit van het enzymstelsel en de aanwezigheid van remstoffen (die een bepaalde stap van een afbraakweg blokkeren) of ontkoppelaars (die alleen ATP vorming verhinderen).

Omdat cellen voor een belangrijk deel bestaan uit organische verbindingen die tot brandstof kunnen dienen van het energievoorzieningsproces, lijkt limitering van dit proces door substraattekort alleen in extreme gevallen voor te komen. Wanneer een plant lange tijd in het donker staat en slechts water krijgt toegediend, verbruikt het alle potentiële brandstof op en treedt vanzelfsprekend deze beperking op.

O₂-limitering is niet zeldzaam in grote organen of dikke weefsels. De energievoorziening kan dan worden voortgezet door over te schakelen op het fermentatieproces, waarin ATP wordt gevormd zonder verbruik van O₂. Gehalten van meer dan 40% van zowel O₂ als CO₂ in de lucht stimuleren de gaswisseling, mogelijk door het intensiveren van onderhoudsprocessen. Een CO₂-

gehalte in de lucht van 10% kan remmend werken op de CO₂-productie.

De capaciteit van het enzymstelsel is in de meeste gevallen niet beperkend voor de productie, omdat het systeem als regel een aanzienlijke overcapaciteit bezit en de cel het produktiesysteem naar behoefte kan uitbreiden. Weliswaar gaat een dergelijke vergroting vrij langzaam, zodat bij een plotselinge grote verhoging van de vraag naar energie het produktiesysteem de bottleneck kan zijn. Door het vergroten van de maximale enzymactiviteit heeft temperatuurverhoging een positief effect op de capaciteit van het enzymstelsel.

Remstoffen als cyanide en koolmonoxide, en ontkoppelaars als DNP worden in veel gevallen door de mens aan de plant toegediend. Mogelijk scheiden sommige (micro)organismen ze af. Veel remstoffen, zoals penicilline, zijn geen 'ademhalingsremstoffen' maar blokkeren een of meer belangrijke syntheseswegen en beïnvloeden de energiehuishouding dus niet rechtstreeks.

Verreweg de belangrijkste factor die de grootte van de energieproductie bepaalt, is de vraag naar energie. Hierop hebben een aantal uitwendige factoren een invloed.

Zeer belangrijk voor het tot stand komen van de groeisnelheid is de beschikbaarheid van substraat dat zowel de energie als de koolstofskeletten voor de omzettingen levert. De groeisnelheid is duidelijk positief gecorreleerd met de suikerconcentratie in de plant en een hoog 'reservegehalte' heeft dus de neiging de gaswisseling te stimuleren. Bij gebrek aan koolhydraten of overmaat aan eiwitten of vetten (bijv. in kiemende aardnoten) worden ook deze voor de energie- en koolstofvoorziening gebruikt. (Overlappenden van de mate waarin fracties beschikbaar zijn, blijken zich voor te doen, want zelfs 'doodgehongerde' planten bezitten nog een weinig opgeloste koolhydraten. Mogelijk zijn in de vacuole opgeloste koolhydraten niet voor energielevering of groei beschikbaar. Deze resterende suikers moeten tot de structurele verbindingen worden gerekend en niet tot de 'reserves', daarmee een eenvoudige definitie van 'reserves' onmogelijk makend).

Temperatuurstijging heeft in veel gevallen een verhoging van de groeisnelheid tot gevolg. Dit effect is zo duidelijk, dat velen gemeend hebben dat het een fysiologische eigenschap van weefsels is, dat de gaswisselingssnelheid in het traject van 15 tot 35 °C een Q₁₀ van 2 tot 3 heeft, d.w.z. dat bij elke 10 °C temperatuurstijging de snelheid met een factor 2 tot 3 toeneemt. Het is echter een indirect effect van de temperatuur. Waarschijnlijk beïnvloedt de temperatuur de intensiteit van onderhoudsprocessen en vermoedelijk kan hier van een Q₁₀ van 2 tot 3 worden gesproken.

De groeisnelheid kan worden beperkt door het watergehalte van de plant. Veel planten reageren reeds op een relatief watergehalte van 0,97 tot 0,90 met een vermindering van de groeisnelheid, gemeten in droge stof (exclusief een mogelijke accumulatie van reserves). Ook deze factor heeft daardoor een invloed op de intensiteit van de gaswisseling. Bij nog lagere watergehalten wordt vaak weer een stimulering van de gaswisseling waargenomen (Crafts, 1968), hetgeen kan duiden op een stimulering van onderhoudsprocessen.

Groeistoffen beïnvloeden vaak de snelheid van groei van organen of cellen, de celstrekking en in enige mate ook de samenstelling van het groeiende materiaal. De invloed van groeistoffen op de gaswisseling kan daarom zeker voor een groot deel worden teruggebracht tot de invloed van die stoffen op groeiprocesen (Audus, 1960).

De leeftijd als zodanig heeft geen invloed op de gaswisselingsintensiteit. Meestal zijn oudere bladeren en planten uitgegroeid en bezitten ze slechts een laag gehalte aan oplosbare eiwitten, zodat om die redenen het niveau van zowel de gaswisseling wegens groei, als die wegens onderhoud laag is.

Omdat tot nu toe geen belangrijke verschillen zijn geconstateerd tussen de biochemische syntheseswegen die worden bewandeld om hetzelfde produkt te verkrijgen bij verschillende plantensoorten en omdat de samenstelling van vegetatief weefsel meestal niet veel uiteenloopt, is er nauwelijks plaats voor een afhankelijkheid van de energiehuishouding en gaswisseling van de soort. Wel valt een verschil te verwachten wanneer produkten met een andere samenstelling worden gemaakt, zoals granen en aardappelen (zetmeelrijk), peulen (eiwitrijk) en aardnoten en zonnebloempitten (rijk aan lipiden).

Wanneer een plant gehouden wordt onder omstandigheden die zich niet wijzigen, wordt er in een aantal gevallen toch een schommeling van de gaswisselingsintensiteit gedurende de dag waargenomen. Deze endogene ritmen zijn tot nu toe onverklaard. Het betreft hier altijd een betrekkelijk geringe afwijking van de gemiddelde waarde.

Samenvatting

Daar omtrent de chemie van omzettingsprocessen veel bekend is, is het mogelijk het gewicht te

berekenen van een bepaald eindprodukt dat uit 1 gram substraat ontstaat. Zo'n produkt kan bijv. zijn een enkel aminozuur, een eiwit of een hoeveelheid geproduceerde droge stof, terwijl het substraat glucose kan zijn of door fotosynthese gevormde stoffen. De hoeveelheden koolzuur en zuurstof die bij deze processen betrokken zijn, kunnen worden bepaald. Veronderstellend een bepaalde energiebehoefte voor andere actieve processen in cellen, zoals transport en onderhoud, kan het gewicht aan droge stof worden berekend, dat uit 1 g substraat ontstaat. Ook is berekening mogelijk van het verband tussen koolzuuruitwisseling in licht en donker van groeiende en fotosynthetiserende organen bij een gegeven groeisnelheid. Dergelijke berekeningen worden gemakkelijk door de uniformiteit van de syntheseprocessen en de efficiënte koppeling tussen energieverbruik en -productie.

Literatuur

- Audus, L. J.: Effect of growth regulating substances on respiration. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Springer Verlag, Heidelberg 1960, 12, 2, 360—383.
- Beevers, H.: *Respiratory metabolism in plants*. Harper and Row, New York 1961.
- Beevers, H. & Hageman, R. H.: Nitrate reduction in higher plants. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 20 (1969) 495—522.
- Cohen, G. N.: *The regulation of cell metabolism*. Hermann, Paris 1968.
- Crafts, A. S.: Water deficits and its physiological processes. In: T. T. Kozlowski (Ed.), *Water deficits and growth plant*. Acad. Press, London 1968, pp. 85—124.
- Dagley, S. & Nicholson, D. E.: *An introduction to metabolic pathways*. Blackwell Scientific Publications, Oxford 1970.
- Forrest, W. W. & Walker, D. J.: The generation and utilisation of energy during growth. *Adv. Microbiol. Physiol. (Acad. Press, London)* 5 (1971) 213—274.
- Gietema-Groenendijk, E. & Flach, M.: Het L-syndroom, een overzicht van recent onderzoek in fotosynthese. *Landbouwkundig Tijdschrift* 83 (1971) 8: 276—285.
- Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Springer Verlag, Heidelberg 1960, vol. 12.
- McCree, K.: An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In: *Prediction and measurement of photosynthetic productivity*. Proc. IBP/PP Technical Meeting. Pudoc, Wageningen 1970, pp. 221—230.
- Penning de Vries, F. W. T.: *Respiration and growth*. In: *Crop processes in controlled environments*. (In press.).
- Price, C. A.: *Respiration and development of plant organs and tissues*. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Springer Verlag, Heidelberg 1960, 12, 2, 493—521.