

Enkele fysiologische aspecten in verband
met de groei van de plant

dr. J.F. Bierhuizen

BIBLIOTHEEK DE HAAFF

Droevendaalsesteeg 3a

Postbus 241

6700 AE Wageningen

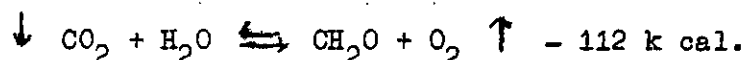
Het is bekend, dat vele milieufactoren de groei beïnvloeden. Onder groei kan men verstaan, celdeling, celstrekking, droge stof toename, vers gewicht toename etc. De invloed van een bepaalde milieufactor kan voor het ene groeiproces groter zijn dan voor het andere. Zo beïnvloedt de temperatuur de celdeling en -strekking in hoge mate doch niet de droge stof produktie. De laatste kan echter indirect via een vergroting van het bladoppervlak beïnvloed worden.

Achtereenvolgens zal de invloed van milieufactoren op de fotosynthese snelheid bij eencellige algen en bij hogere planten en op de groei besproken worden.

De fotosynthese bij eencellige algen

Er is veel onderzoek uitgevoerd met eencellige algen, doordat het proefmateriaal snel is op te kweken (2 à 3 dagen) en een grote mate van reproduceerbaarheid vertoont.

De fotosynthese wordt dikwijls vereenvoudigd als volgt weergegeven:



De reactie is omkeerbaar en wordt dan ademhaling genoemd. Primair bij de fotosynthese is van belang a licht, b substraat CO_2 en (H_2O) en c temperatuur.

- a. Het proces is sterk endogeen en de benodigde energie hiervoor wordt verkregen, doordat het chlorofyll licht absorbeert en deze energie kan overdragen waardoor CO_2 wordt gereduceerd. In figuur 1 is het absorptie spectrum van het chlorofyll voor verschillende bladdikten weergegeven. De absorptie is in het blauw en het rood het grootst. Bij dikke bladeren en ook bij verschillende bladeren onder elkaar zal echter ook het groen volledig geabsorbeerd worden. Het is duidelijk, dat van het zonnenspectrum (fig.2) slechts 40% werkzaam is voor de fotosynthese. Het infrarood (60%) wordt voor een groot deel door cellwanden en protoplasma en vooral door het water geabsorbeerd. Deze

65/0361/30



0000 0672 2371

1785470

energie wordt in warmte of verdamping omgezet. Een belangrijk praktische consequentie zou kunnen zijn, dat men door blauw glas of blauw gekleurde vloeistoffen op kassen (fig.3) het infrarood en daardoor de verdamping sterk zou kunnen verminderen doch niet de zichtbare voor de fotosynthese actieve lichtenergie.

Het spectrum van een uitstralend lichaam wordt in belangrijke mate bepaald door de oppervlakte temperatuur. Volgens de wet van Wien $\lambda_m = \frac{2900}{T}$; T (absolute temperatuur) verschuift het maximum naar kleinere golflengten bij een hogere oppervlakte temperatuur (fig.4) Terwijl de totaal uitgestraalde energie sterk toeneemt namelijk volgens de wet van Stefan-Boltzmann met $E = cT^4$. Verder is de lichtintensiteit evenredig met de sterkte van de lichtbron en omgekeerd evenredig met het kwadraat van de afstand tot de lichtbron.

Hieronder volgen enkele gegevens over veel gebruikte eenheden:

1 lumen is de lichtstroom, die per seconde wordt uitgezonden door 1 kaars in een eenheidskegel met een straal van 1 m.

1 lux is de verlichtingssterkte op een oppervlak, waarop per m² een lichtstroom van 1 lumen valt. Dus:

1 lux = 1 lumen m⁻² 1 foot candle (fc) = 10,8 lux

1 Watt = 650 lumen 1 joule = 0,24 cal.

bij $\lambda 555 \text{ m}\mu$ 1 W = 1 joule sec⁻¹

1 W = 10⁷ erg sec⁻¹ 1 joule = 10⁷ erg

1 lux = 4,0 erg sec⁻¹ cm⁻² (zonlicht)

= 4,2 idem (gloeilampen)

= 3,5 idem (kwiklamp)

= 2-14 idem (TL-buizen)

zie Gaastra p.24

Uit de hoeveelheid geabsorbeerd licht en de snelheid van de fotosynthese kan het rendement van de energie omzetting berekend worden.

In de literatuur wordt veel met lichtquanten (ong.40 kcal) gewerkt.

Er zijn hypothesen, dat 4 lichtquanten voldoende zijn voor reductie van 1 mol CO₂, dus met een rendement van $\frac{112}{160} \times 100 = 70\%$, met

6 lichtquanten $\frac{112}{240} \times 100 = 47\%$ en met 8 lichtquanten $\frac{112}{320} \times 100 =$

= 35% onder optimale omstandigheden. Een rendement van 20 - 35%

wordt door de meeste onderzoekers waargenomen, zodat een hypothese

met 8 lichtquanten het meest waarschijnlijk is.

- b. Uit de fotosynthese formule blijkt dat CO_2 en H_2O als substraat nodig zijn. In sommige gevallen bij Crassulacaea worden organische zuren inplaats van CO_2 gereduceerd. Het mechanisme is in werkelijkheid veel complexer dan hier wordt weergegeven. Doordat de proeven met algen altijd in oplossingen zijn uitgevoerd is het effect van water niet rechtstreeks bestudeerd. Uit proeven met zwaar water en met osmotische oplossingen is wel gebleken dat water over het algemeen geen limiterende faktor bij de fotosynthese is. Het koolzuur daarentegen is van veel groter belang; voor 1 mol $\text{CO}_2 = 22,4$ ltr, bij een CO_2 gehalte van 0,03% in lucht wordt 75 m^3 lucht volledig gebruikt, terwijl hiervoor 1 mol $\text{H}_2\text{O} = 16$ cc water voor nodig is. Indien het gereduceerde produkt niet snel genoeg afgevoerd kan worden, kan hierdoor ook de fotosynthese verminderen. Gebreks verschijnselen van stikstof, kalium, water etc. vertonen dikwijls een hoog zetmeelgehalte (blauwkleuring met jood-jood kalium). In sommige gevallen is de afvoer van suikers gestagneerd.
- c. Chemische processen welke met behulp van enzymen verlopen zijn sterk afhankelijk van de temperatuur. Volgens de wet van Van 't Hoff verloopt zo'n proces bij een verhoging van 10°C ongeveer 2 à 3 maal zo snel. De diffusie is daarentegen veel minder temperatuur afhankelijk en verandert volgens $k_2 = k_1 \left(\frac{T_2}{T_1}\right)^2$. T absolute temperatuur en k diffusie coëfficiënt, zodat bij een verhoging van 10°C zulk een proces ongeveer 1,10 maal zo snel verloopt.

Uit het voorgaande blijkt dat primair licht, temperatuur en koolzuur bij de fotosynthese van belang zijn. Door Blackman en later door vele andere onderzoekers is de theorie van de limiterende factoren bij de fotosynthese getest. Indien een bepaalde faktor in het minimum is, zal alleen een verhoging van die faktor een grotere fotosynthese snelheid veroorzaken tot een maximum waarbij een andere faktor in het minimum is gekomen. De overgang van minimum naar verzadiging is bij algen veel scherper te onderscheiden dan bij hogere planten. In figuur 5 en 6 is de invloed van CO_2 , licht en temperatuur op de fotosynthese in verband met de "limiting factors" weergegeven.

Indien de temperatuur de fotosynthese limiteert wordt een Q_{10} (temperatuursverhoging van 10°C) van 2 à 3 waargenomen (fig.5).

Onderzoek met intermitterend licht heeft het inzicht over de aard van

het chemische, ook wel donkerproces genoemd, vergroot. Ook met remstoffen welke specifiek het chemische proces (HCN) of ook de overdracht van licht-energie(urethaan)beïnvloeden is veel onderzoek verricht (fig.7).

In het kort zullen nog enkele fysische en chemische meettechnieken toegelicht worden.

De CO_2 opname en O_2 afgifte kan manometrisch zogenaamde "Warburg methode" gemeten worden. Door algen in een carbonaat-bicarbonaat buffer te suspenderen hetgeen een constante CO_2 spanning veroorzaakt, is de O_2 afgifte te meten. Andere mogelijkheden zijn hierbij KOH in een zijvaatje (bij ademhalingsmetingen), gebruik van verschil in oplosbaarheid CO_2 en O_2 etc. Deze techniek is bijzonder nauwkeurig, terwijl in twaalf-voud gewerkt kan worden. Zij is niet voor hogere planten bruikbaar (fig.9).

Het warmtegeleidings-vermogen van gassen is verschillend. Bij een diaferometer is een platina draad in glas ingesmolten. Deze draad wordt door een stroom verhit. Bij gassen met een hoog warmtegeleidings-vermogen zal de draad meer warmte afstaan, dit gaat gepaard met een weerstands of spanningsverandering en wordt meestal via een wheatstone brug gemeten, de concentratie is hieraan evenredig (fig. 10).

Doorleiden van CO_2 in loog geeft verandering van het geleidingsvermogen. Deze meting kan momenteel ook voor continu gebruik en registratie gebruikt worden, door regelmatige verversing van loog. De meting is alleen mogelijk bij lage CO_2 concentraties, beneden 0,1% CO_2 .

Met behulp van isotopen en de toepassing van papierchromatografie zijn enorme successen bereikt wat betreft de synthese van suikers, eiwitten etc.

Koolzuur en ook andere gassen absorberen specifieke golflengten in het infrarood. Hierbij wordt gebruik gemaakt van een differentie methode, waardoor de gevoeligheid zeer groot is en op elk traject gemeten kan worden (fig.10a).

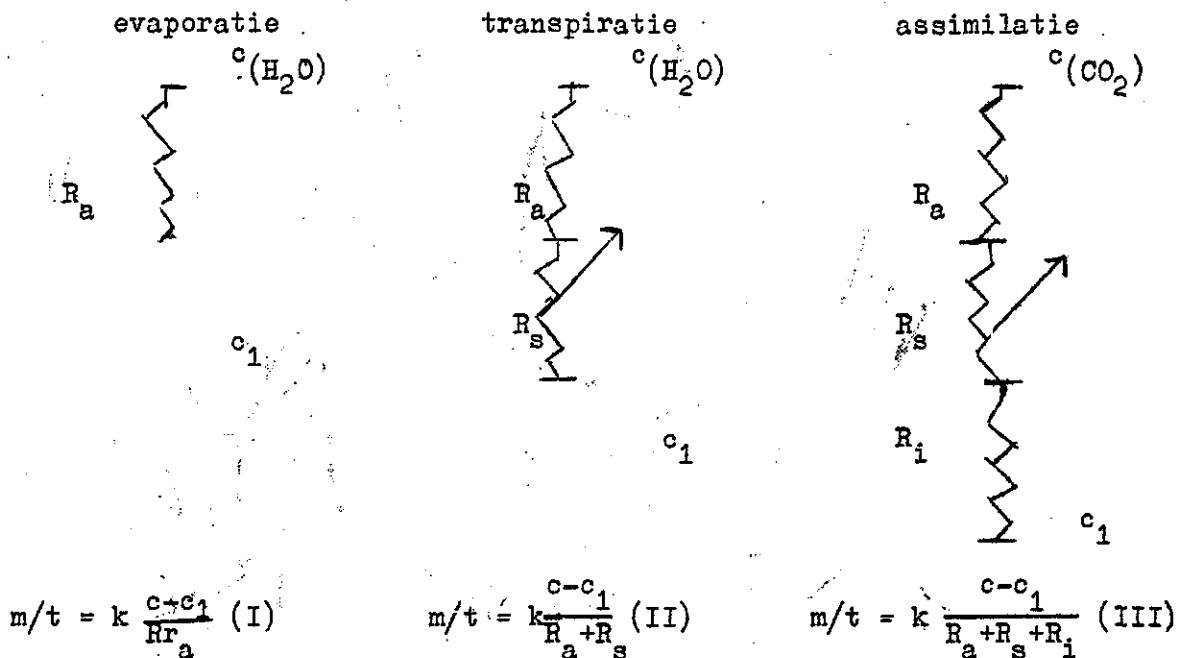
Bij de zuurstofmeting kan men gebruik maken van de eigenschap dat dit gas paramagnetisch is. Het paramagnetisme daalt bij een stijgende temperatuur (fig.11).

De fotosynthese snelheid en de transpiratie bij hogere planten

Uit proeven met algen is gebleken, dat licht, koolzuur en temperatuur primair de fotosynthese snelheid bepalen. In de praktijk is het CO_2 gehalte

0,03% en wisselen straling en temperatuur gedurende de dag en over het gehele jaar. Uit proeven van Böhning en Burnside en die van Gaastra blijkt dat licht de limiterende faktor is en bij lichtverzadiging het CO₂ de limiterende faktor wordt (fig.12 en 13). De diffusie van koolzuur is hierbij van groot belang terwijl ook de huidmondjes door openen en sluiten de diffusieweerstand sterk kunnen variëren. In analogie reageert hierop ook de transpiratie. Door Bange, Penman en Schofield, Milthorpe en Gaastra zijn over deze diffusie-weerstanden berekeningen uitgevoerd.

Voor de diffusie geldt de wet van Fick $\frac{m}{t} = k \frac{(c-c_1)O}{l}$ welke analoog is aan de stromingswet van Darcy en van Ohm. In navolging van de laatste wordt $\frac{1}{O}$ door een totale diffusie weerstand R vervangen. Deze R kan men nu splitsen in R_a, R_s en R_i:



Hierin is:

m/t de snelheid van watordampafgifte (I en II) of CO₂ opname (III)
 c in I en II de maximum dampspanning bij de temperatuur van het verdampend oppervlak

c₁ in I en II de dampspanning van de omringende lucht

c-c₁ het dampspanningsdeficit

c in III wordt meestal op 0,03% CO₂ gebaseerd

c₁ in III " " " 0% CO₂ "

R_a, R_s en R_i zijn diffusieweerstanden

k diffusie coëfficiënt welke voor waterdamp op 0,24 en voor CO₂ op 0,14 cm²/sec is gesteld.

De evaporatie van een nat oppervlak bij een constante $(c-c_1)$ hangt alleen af van R_a ; de transpiratie van R_a en R_s , waarvan de laatste afhankelijk is van de grootte van de opening van de stomata; de assimilatie van R_a , R_s en R_i .

R_a hangt van de windsnelheid af en kan bij alleenstaande planten reeds bij een geringe windsnelheid zeer snel dalen. Bij een gesloten vegetatie zal deze daling minder snel zijn.

R_s wordt door 2 factoren beïnvloed: bij een toename van de straling gaan de huidmondjes open tot een maximale opening wordt bereikt bij circa 0,1 à 0,2 cal cm⁻² min⁻¹ (literatuur en eigen onderzoek). Onafhankelijk hiervan beïnvloedt het vochtgehalte van de plant de huidmondjesopening; zeer hoog vochtgehalte - huidmondjes dicht; iets lager - maximale opening; verdere verlaging - geleidelijke sluiting.

Door Bange werd uit proeven een berekening gemaakt over de verhouding van R_a en R_s bij verschillende opening van de huidmondjes (fig.14). Onderstaande tabel geeft hiervan een overzicht.

huidmondjesopening	R_a	:	R_s
0	1	:	∞
0,5	1	:	10
1,0	1	:	2,5
5,0	1	:	1
maximale opening	1	:	0,4

Door Penman werd een berekening over R_i uitgevoerd. Hij kwam bij maximale opening tot een verhouding $R_a : R_s : R_i$ van 1 : 0,25 : 10 à 25. Men kan hieruit concluderen, dat een verandering van R_s door de straling en/of vochtgehalte van de plant van groter invloed kan zijn op de transpiratie dan op de assimilatie daar bij de laatste, R_i relatief groot is ten opzichte van R_a en R_s .

Voor de energiebalans kan ook een vergelijking opgesteld worden

$$R_a \sin \alpha = T + 2 e (t_p - t_1) \quad (IV)$$

Hierin is $R_a \sin \alpha$ de geabsorbeerde straling; R de absorptiecoëfficiënt welke voor planten 70 à 80% kan bedragen; $\sin \alpha$ = de invalshoek van de straling. Op 21 juni 12 uur, is de straling ongeveer 1 cal cm⁻² min⁻¹. De geabsorbeerde hoeveelheid is dan ongeveer 0,8 cal cm⁻² min⁻¹.

- T de transpiratie, deze is afhankelijk van R_a , R_s en $(c-c_1)$ en kan 1 tot 3 gr dm^{-2} uur^{-1} (in extreme gevallen soms tot 7 gr) bedragen. Omgerekend betekent dit een warmtehoeveelheid van 0,1 à 0,3 cal cm^{-2} min^{-1} .
- P de assimilatie, welke onder optimale omstandigheden 75 mg $\text{CO}_2 \text{dm}^{-2} \text{min}^{-1}$ kan bedragen. Omgerekend, met behulp van de verbrandingswarmte van suiker, is dit een warmtehoeveelheid van 0,03 cal cm^{-2} min^{-1} .
- A de ademhaling, deze kan 1/10 tot 1/4 van P bedragen: 0,003 - 0,008 cal cm^{-2} min^{-1} .

Hieruit blijkt dat P en A voor de energiebalans praktisch te verwaarlozen zijn. Indien R_a niet gelijk is aan T, zal de bladtemperatuur t_b van de temperatuur van de omringende lucht t_1 afwijken.

De grootte van deze afwijking wordt bepaald door de waarde van e (thermal emissivity, Austauschkoëffizient). Deze is empirisch bepaald en bedraagt in een windstille omgeving ong. 0,03 cal cm^{-2} min^{-1} en kan met enige wind tot het 100 à 1000-voudige bedrag toenemen. De relatief hoge waarde van e bij aanwezigheid van enige wind, zal dus over het algemeen geen grote afwijkingen tussen t_b en t_1 veroorzaken, wat in de praktijk ook is waargenomen. In extreme gevallen zal men echter in vergelijking II voor c de bladtemperatuur moeten nemen inplaats van de luchttemperatuur (fig.15). Figuur 16 geeft het verband tussen de temperatuur en c , waaruit te zien is dat bij 20° en hoger, de maximum dampspanning zeer snel stijgt. Uit deze figuur is duidelijk te zien, dat bij eenzelfde relatieve luchtvochtigheid, bijvoorbeeld 50%, bij hogere temperaturen toch een hogere verdamping op zal treden aangezien $c-c_1$ toeneemt.

Vergelijking van II, III en IV biedt de mogelijkheid om verschillen in waterbehoefte van een gewas te kunnen verklaren. Indien de bladtemperatuur (t_b) niet sterk van de luchttemperatuur (t_1) afwijkt, afhankelijk van IV, kan uit onderstaand schema een prognose gemaakt worden van de waterbehoefte onder verschillende klimatologische omstandigheden.

Verhoging van	R_a	R_s	$c-c_1$ voor H_2O	Transpiratie T $m/t = \frac{c-c_1}{k R_a + R_s}$	$c-c_1$ voor CO_2	Assimilatie F $m/t = \frac{c-c_1}{k R_a + R_s + R_i}$	Waterbchoefte T/P
relatieve luchtvochtigheid	-	-	<	<	-	-	<
temperatuur	-	-	>	>	-	-	>
windsnelheid	<	-	-	>	-	-	>
pF	-	>	-	<<		< indien R_s t.o.v. R_i groot wordt	>
straling van 0-0,2 cal cm^{-2}^{-1} boven	-	<		>	-	lineair met de straling	hoog daarna dalend
0,2 cal cm^{-2}^{-1}	-	-	> indien t_b hoger dan t_1	>	-	-	>

lichtabsorbtie

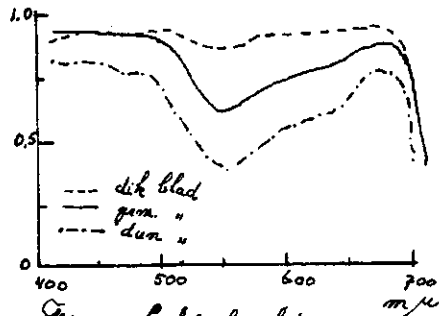


Fig. 1 Lichtabsorbtie van bladeren bij verschillende golflengte (uit Geastra)

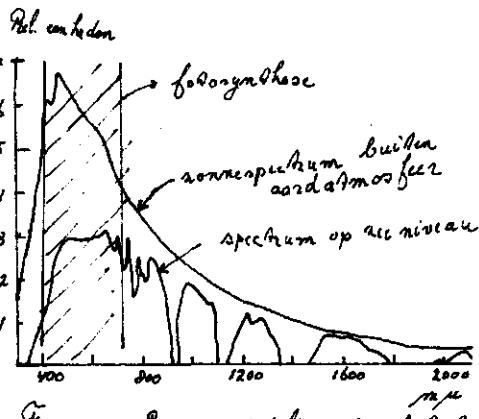


Fig. 2 Energie verdeling in het zonnespectrum. (uit Morris e.a.)

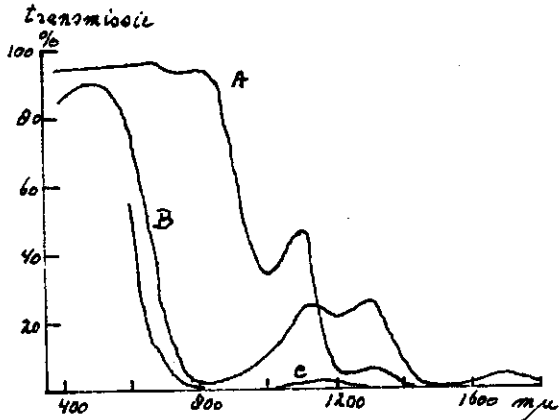


Fig. 3 Transmissie door water 1/2 cm (A), 5% koper sulfaat 1/2 cm (B), 2 1/2% koper sulfaat, 2 cm (C). (uit Morris e.a.)

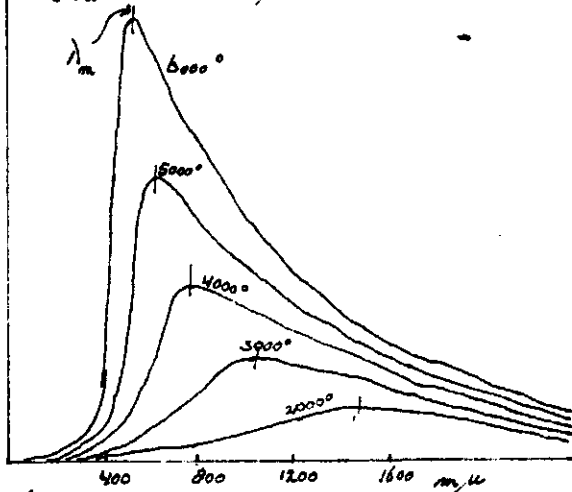


Fig. 4 Spectrum bij verschillende oppervlakte temperaturen van de lichtbron
 $\lambda_m = \frac{2900}{T}$ $E = e \times T^4$
 λ_m in μ $E =$ integraal van de curve.

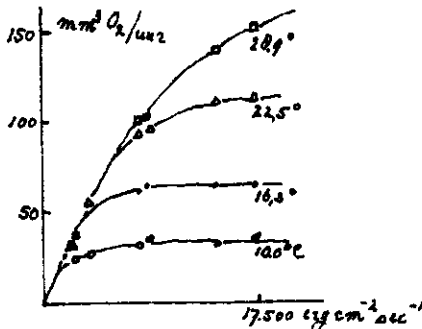


Fig. 5 Relatie tussen fotosynthese snelheid, lichtintensiteit en temperatuur bij Chlorella (uit Wassink e.a.)

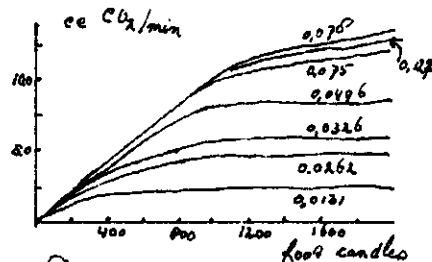


Fig. 6 Relatie tussen fotosynthese snelheid lichtintensiteit en koolzuur (in vol % bij 19°C (uit Hoortjens).

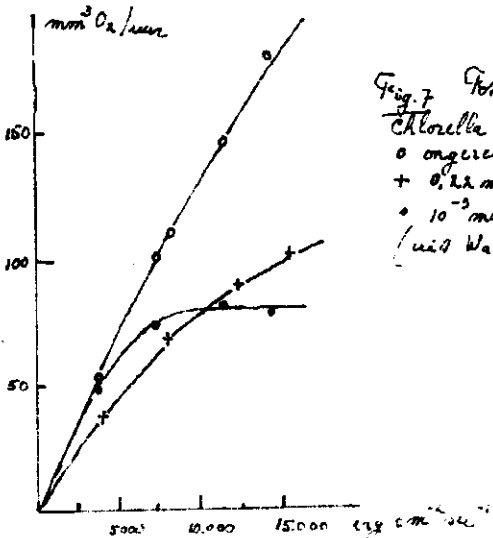


Fig. 7 Fotosynthese bij Chlorella
 o ongeamend
 + 0.22 mol/l ethylamine
 • 10⁻³ mol/l KCN
 (uit Wassink e.a.)

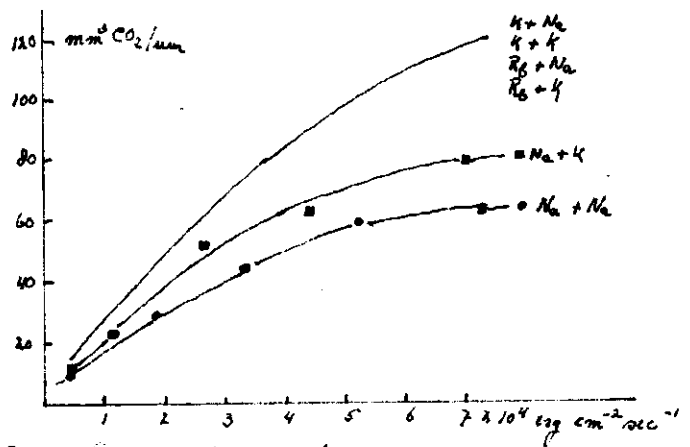


Fig. 8 Fotosynthese snelheid van Lemna minor gegruend op Na, K of K₂, waarna de oplossing is dan melong van Na of K

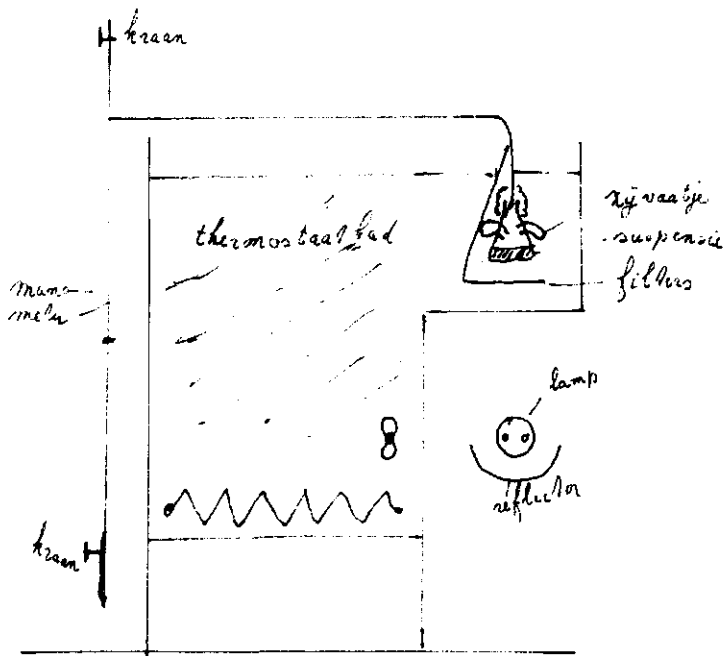


Fig. 7 Warburg apparaat.

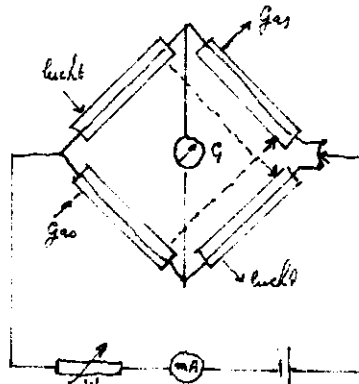


Fig. 10 Differentie meter met brug van Wheatstone schakeling (Wetstand platina draad is afh. van temperatuur)

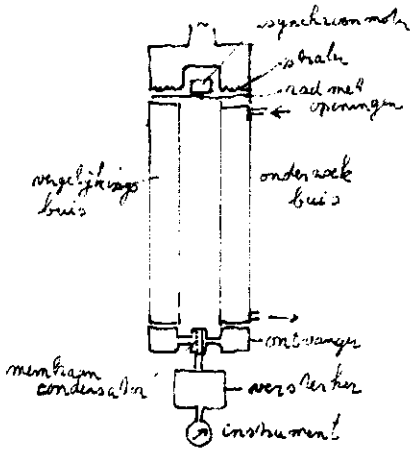


Fig. 10 Infrarood analyse apparaat.

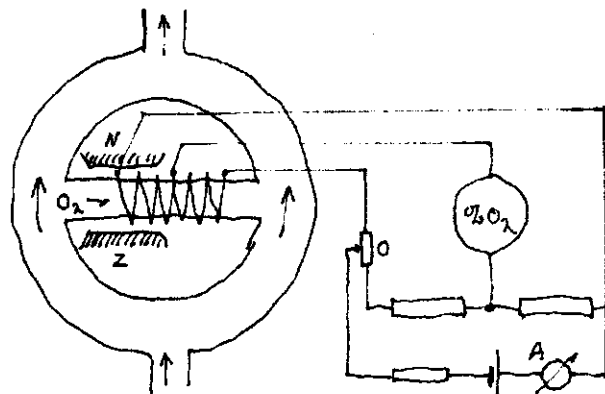


Fig. 11 Paramagnetische zuurstof bepaling

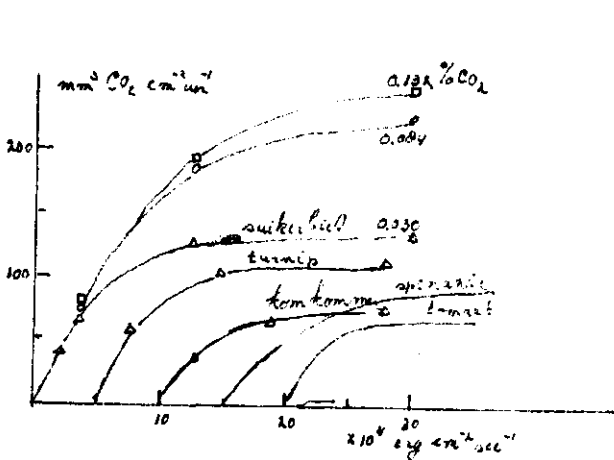


Fig. 12 Invloed lichtintensiteit en koolzuur op fotosynthese van suikerbiet. Fotosynthese van andere gewassen bij 0.03% CO₂ (steeds 1 schaal deel verschoven). Uit Gaartha.

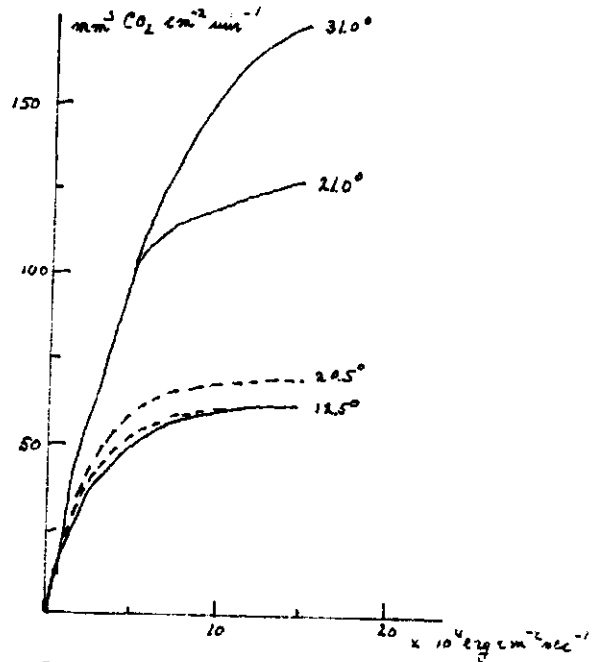


Fig. 13 Invloed lichtintensiteit en bladtemperatuur op de fotosynthese snelheid bij normaal gesplitste lijn 0.03% CO₂

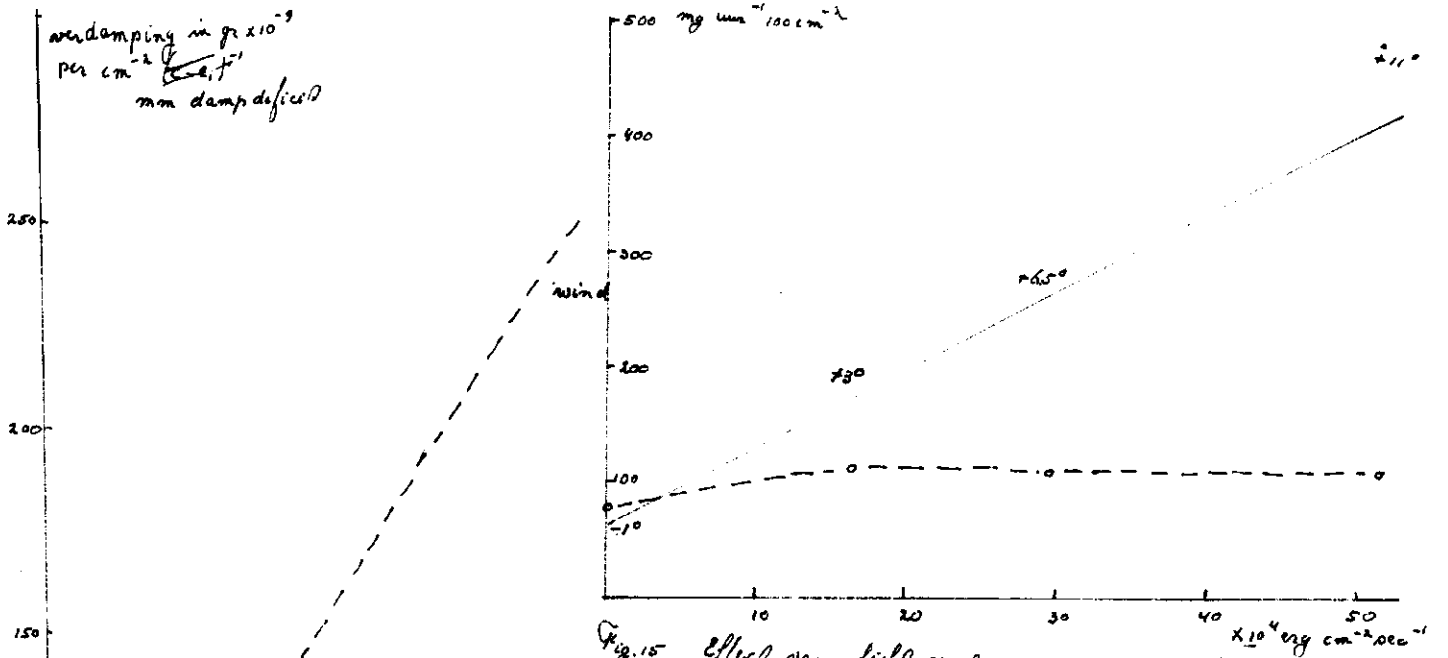


Fig. 15 Effect van licht op transpiratie en bladtemperatuur. (uit Keijzer, Botanica)

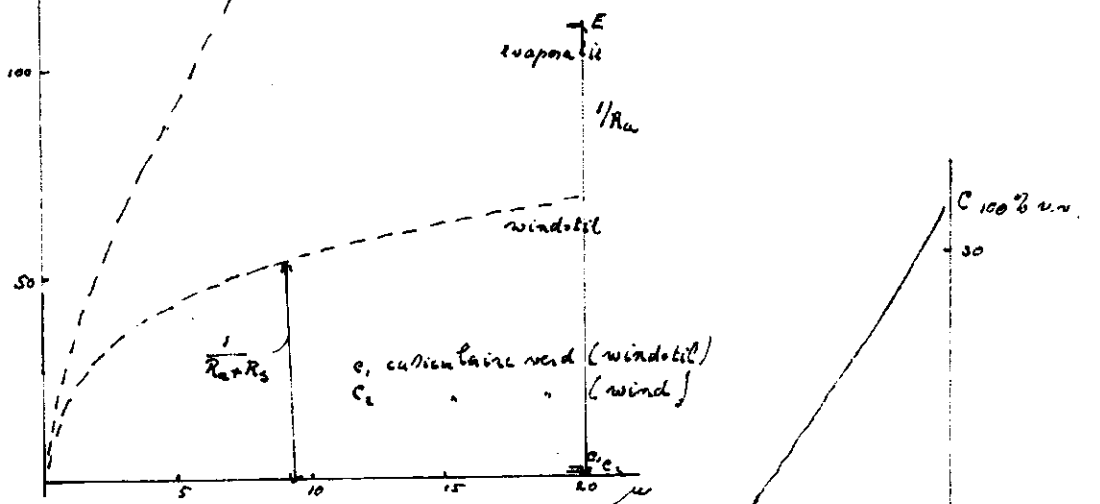


Fig. 14 Verdamping per eenheid oppervlakte, tijd en dampdeficit bij verschillende stomataire openingen bij wind en windstil. Luis Bunge.

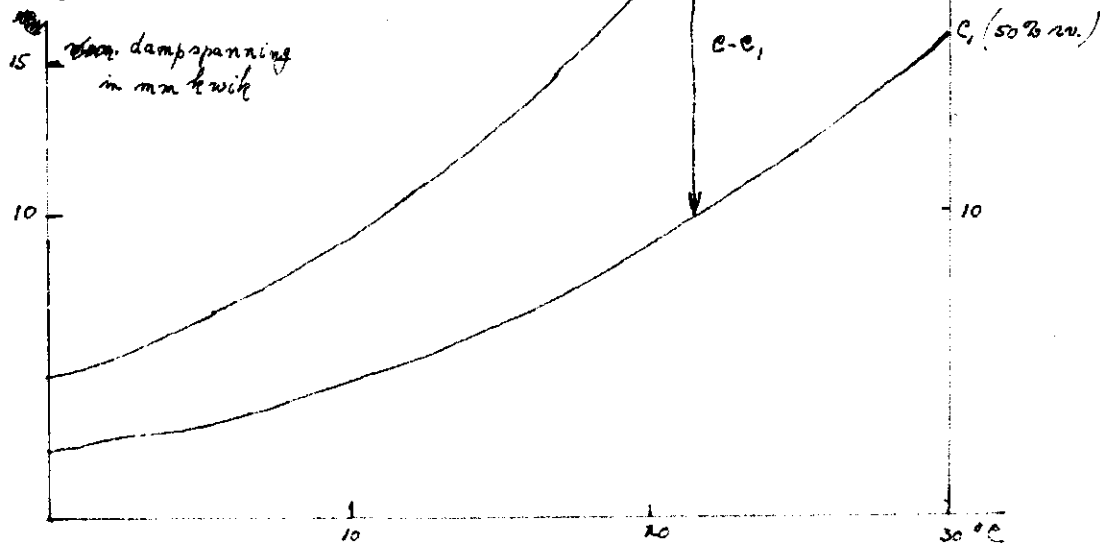


Fig. 16 Invloed van de temperatuur op de verzadigde waterdampspanning in mm kwik.

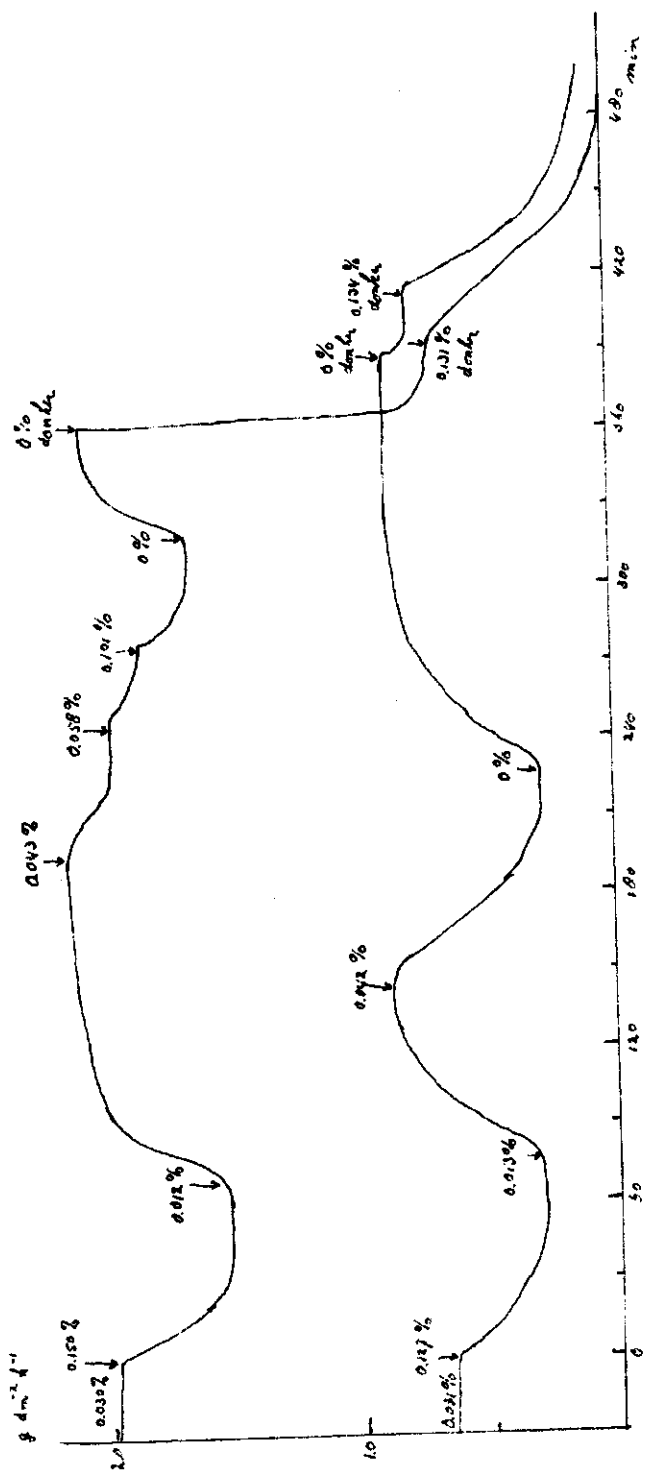


Fig. 17. Inhoud verandering CO₂ concentratie op het verloop van de transpiratie bij *Gaillardia*.
 (Bron: *De plant* 1937, 20, 21-22, 10-11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 100.)

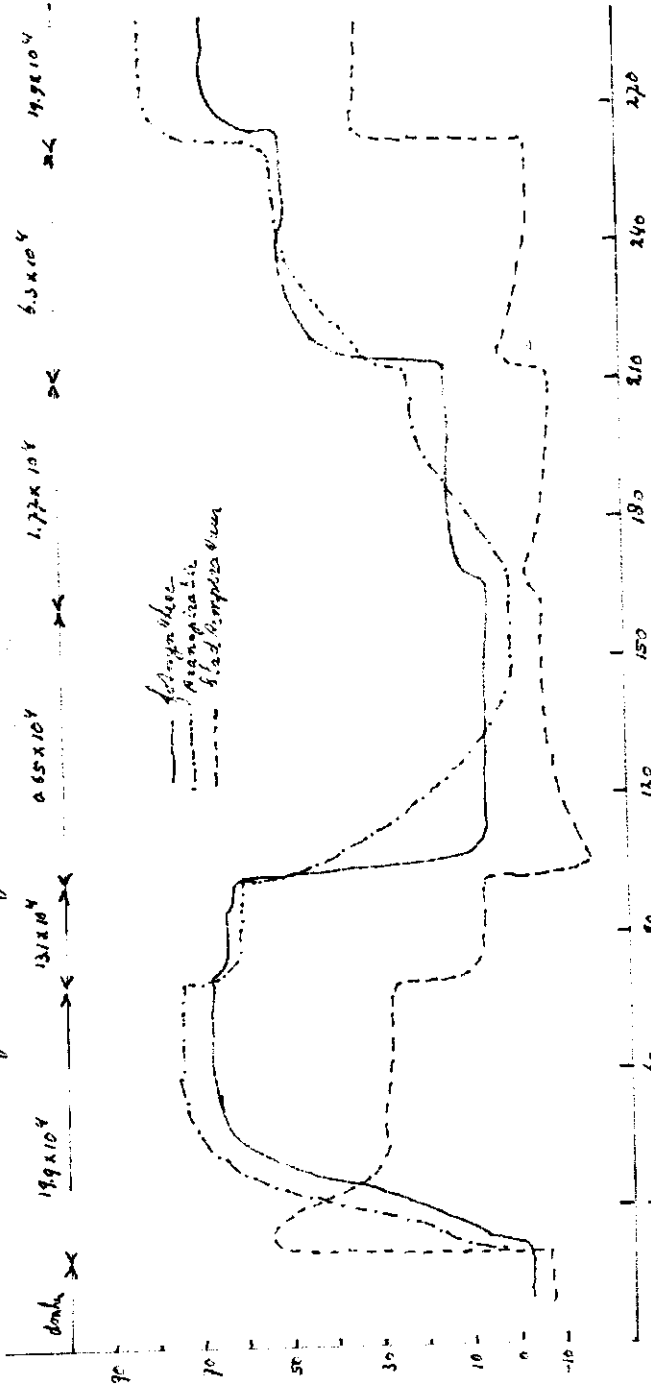


Fig. 18. Verloop van de transpiratie, transpiratie en bladtemperatuur bij *Monarda* van de *Chilensis* (L.) Link.
 (Bron: *De plant* 1937, 20, 21-22, 10-11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 100.)