

De plaats van de fotosynthese in het produktieproces

The place of photosynthesis in crop production

Summary see p. 645

BIBLIOTHEK

Landbouwproefstation

en Bodemkundig Instituut T. N. O.

SEPARAAT

No. 12453

E. VAN DER PAAUW

Landbouwproefstation en Bodem-
kundig Instituut TNO te
Groningen

581.132.2 : 581.145
631.547

DR. VAN DER PAAUW behandelde in zijn voordracht voor de cursus over fotosynthese de vraag of de fotosynthese als limiterend proces in de ontwikkeling van de plant kan optreden en welke gevolgen dit voor de produktie kan hebben.

Uit de literatuur en uit eigen onderzoek heeft SCHM. de indruk verkregen, dat dit slechts onder betrekkelijk extreme omstandigheden of als het proces langdurig door een bepaalde factor geremd wordt, mogelijk zal zijn. Dergelijke storingen zouden vooral een nadelige invloed kunnen hebben in het begin van de ontwikkeling van de planten.

Overigens blijkt dat ruime variatie in chlorofylgehalte, in voedingscondities en watervoorziening, in CO₂-concentratie, in lichtintensiteit en temperatuur onder natuurlijke omstandigheden meestal geen belangrijke invloed op de fotosynthese hebben. Het normale functioneren van het fotosynthetisch apparaat is dus blijkbaar ruim verzekerd.

De fotosynthese wordt met recht een fundamenteel levensproces genoemd. Dit houdt nog niet in, zoals wel eens wordt aangenomen, dat de intensiteit, waarmee dit proces in de plant verloopt, bepalend is voor de ontwikkeling van de plant of, landbouwkundig uitgedrukt, voor het produktievermogen van het gewas. Belangrijke levensfuncties zijn namelijk vaak zeer goed tegen schadelijke invloeden beschermd en worden slechts zelden zodanig in hun werking belemmerd, dat hierdoor schade voor het organisme ontstaat. Een voorbeeld, dat dit verduidelijkt, is het menselijk hart, dat fundamentele betekenis heeft voor het voortbestaan van het individu, maar waarvan de functies met een dergelijke regelmaat verlopen, dat het slechts bij uitzondering voorkomt, dat dit orgaan in de uitoefening hiervan tekort schiet.

De vraag hoe het in dit opzicht met de fotosynthese gesteld is, is het probleem dat ons in deze voordracht zal bezig houden. *Kan m.a.w. de fotosynthese een limiterend proces in de ontwikkeling van de planten en de produktie van de gewassen zijn en zo ja, onder welke omstandigheden is dit dan het geval?*

Bij verscheidene landbouwkundige studies kan de vraag opkomen of de verschillen in produktievermogen, die wij b.v. onder invloed van de voeding of bij verschillende rassen van eenzelfde soort waarnemen, door ongelijkheid in fotosynthetisch vermogen zijn ontstaan. De tint van verschillend gevoede gewassen kan b.v. niet gelijk zijn, wat meestal op een verschillend gehalte aan bladgroen berust. Heeft dit invloed op de produktie?

Achtereenvolgens zullen een aantal factoren besproken worden, waarvan een

invloed op de intensiteit van de assimilatie mogelijk is en, als gevolg daarvan, misschien ook op de ontwikkeling van de gewassen en de produktie.

Het lijkt op het eerste gezicht niet zeer waarschijnlijk, dat het *chlorofylgehalte* vaak van doorslaggevende betekenis zal zijn. Bekend is dat aurea-variëteiten soms een welige groei vertonen. Dit is b.v. het geval bij de goudvlier, waarvan het chlorofylgehalte volgens WILLSTÄTTER UND STOLL (44) $1/30$ deel van het normale kan bedragen. Haver en rogge vertonen bij matig Mg-gebrek, samengaan met belangrijke reductie in chlorofylgehalte, niet altijd een belangrijke achterstand in ontwikkeling. In stalmest verbouwde aardappelen met lichtgroene tint, brengen vaak uitstekend op.

Een onderzoek met planten met uiteenlopend chlorofylgehalte werd door GABRIELSEN (11) verricht. In sterk licht verschilt de assimilatie meestal weinig (WILLSTÄTTER UND STOLL, 44), in zwak licht was er duidelijke afhankelijkheid van het gehalte aan bladgroen. Bij normaal groene planten is er echter zelfs in zwak licht geen verschil, ondanks een belangrijke variatie in gehalte aan bladgroen. Dit is alleen van belang bij aurea-variëteiten en jonge planten (waarschijnlijk dus ook bij planten, die wegens andere oorzaken een zeer laag chlorofylgehalte hebben), maar dan alleen nog maar in zeer zwak licht. De ecologische betekenis van de verschillen in het gehalte aan bladgroen wordt daarom door GABRIELSEN niet hoog geschat.

Bij een onderzoek van GASZNER UND GOEZE (13, 14) over de invloed van kali en andere factoren op de assimilatie van bladen van jonge tarwe- en roggeplanten werd daarentegen wel een duidelijke samenhang tussen de intensiteit van de fotosynthese en het chlorofylgehalte gevonden. Bovendien bestond er een sterke samenhang van deze beide met de intensiteit van de transpiratie en met het eiwitgehalte. Het bleek hierbij onverschillig op welke wijze verschillen in gehalte waren ontstaan: onder invloed van een gevarieerde K- of N-voeding of door verschillende belichtingsduur bij het opkweken. Deze onderzoekers menen niettemin aan het chlorofylgehalte geen invloed op de assimilatie te mogen toekennen. Bij veroudering van het blad treedt namelijk een teruggang van de assimilatie op, zonder dat het gehalte aan bladgroen verandert. Geheel overtuigend is deze gevolgtrekking niet. Uit het feit, dat de fotosynthese bij constant gehalte varieert, mag o.i. niet worden afgeleid, dat het geen beperkende factor zou zijn, als het zelf in geringe concentratie aanwezig is.

De gevonden correlaties zouden volgens GASZNER UND GOEZE op de volgende wijze kunnen worden verklaard. Het chlorofylgehalte wordt bepaald door het eiwitgehalte; de concentratie van het chlorofyl in de sluitcellen van de huidmondjes bepaalt de mate, waarin deze laatste zich openen. Hierdoor wordt zowel de intensiteit van de assimilatie als van de transpiratie bepaald.

Zolang echter niet aangetoond is, dat het reactievermogen van de huidmondjes door het chlorofylgehalte van de sluitcellen bepaald wordt (welke hypothese dus tevens inhoudt, dat de intensiteit van de assimilatie bovendien van het chlorofylgehalte afhankelijk is), lijkt deze veronderstelling vrij zwak gefundeerd. Afgezien hiervan wijst de paralleliteit van assimilatie en transpiratie er wel op, dat beide processen door de huidmondjes gereguleerd worden. Bij deficientieverschijnselen treedt volgens DESAI (6) inderdaad een verzwakt reactievermogen van de sluitcellen op. Het zou betekenen, dat de CO_2 -concentratie in een zwakke lucht-

stroom en bij sterk licht de beperkende factor is, wat zeer wel mogelijk kan zijn. Planten, die o.a. in chlorofylgehalte verschillen, blijken dus onder dergelijke omstandigheden verschillend te assimileren. Het is mogelijk, dat dit ook onder natuurlijke omstandigheden (CO_2 -beperking) het geval is. De mogelijkheid, dat het chlorofylgehalte hierbij een rol speelt, is dus niet uitgesloten. Hierop wijst dat het chlorofylgehalte sterker met de assimilatie dan met de transpiratie gecorreleerd is.

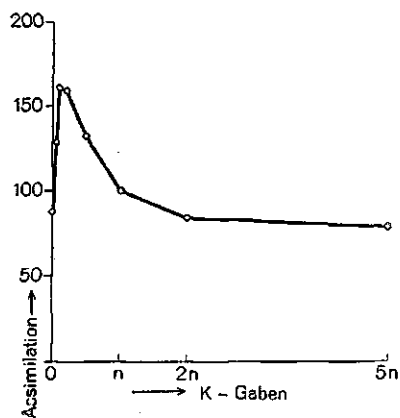


FIG. 1 INVLOED VAN DE VOEDING MET KALI OP DE FOTOSYNTHESE VAN JONGE TARWEBLADEN, VOLGENS GASZNER UND GOEZE (12, 13).

Kali heeft, volgens GASZNER UND GOEZE, ook indirect invloed op de assimilatie, omdat het op de N-huishouding invloed heeft. Het is van belang deze invloed nader te beschouwen (fig. 1). Deze werking van toenemende concentratie van K in de voedingsoplossing op de intensiteit van de fotosynthese wordt weergegeven door een optimumkromme. Bij een betrekkelijk lage K-concentratie is de assimilatie optimaal. Deze relatie vindt een opvallende parallel in het verband, dat op proefvelden gevonden wordt tussen de K-voeding van het gewas en de opbrengst (fig. 2).

De opbrengst aan zetmeel of droge stof van aardappelen is vaak op een overeenkomstige wijze van de kalivoorziening afhankelijk; hetzelfde geldt voor de korrel-

opbrengsten van zomertarwe en zomergerst. Het is daarom geenszins onaanvaardbaar, dat de verschillen in opbrengst van deze gewassen onder invloed van een verschillend assimilatievermogen zijn ontstaan.

Dat kalium niet via veranderingen in het chlorofylgehalte werkt, blijkt uit onderzoek van PIRSON (36, 37, 38). Na toevoeging van kali aan planten met kaligebrek treedt zeer snel herstel op tot de oorspronkelijke intensiteit. Dit herstel gaat veel sneller dan wijzigingen in het gehalte aan chlorofyl. Als het

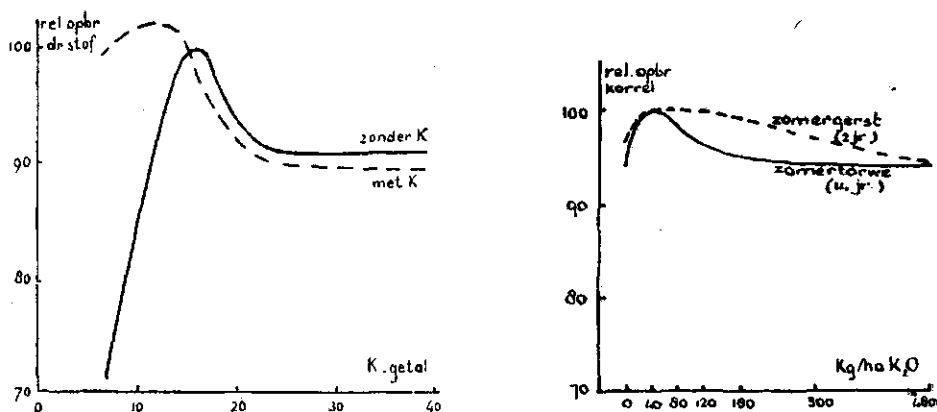


FIG. 2 INVLOED VAN DE KALITOESTAND (K-GETAL) VAN DE GROND OP DE OPBRENGST AAN DROGE STOF VAN AARDAPPELEN MET EN ZONDER K-BEMESTING (LINKS), VOLGENS VAN DER PAAUW (32) EN VAN DE KALIBEMESTING OP DE KORRELOPBRENGST VAN ZOMERTARWE (GEM. VAN 14 PROEFJAREN) EN ZOMERGERST (GEM. VAN 2 JAREN) OP EEN PROEFVELD.

K-gebrek zeer hevig is, is het herstel niet volkomen, maar de beperking van de assimilatie door het geringe chlorofylgehalte is volgens PIRSON toch vermoedelijk schijn. Hij wijst erop, dat ook andere storingen van de stofwisseling zijn opgetreden. Het gaat evenwel z.i. te ver om aan kali slechts een indirecte invloed toe te schrijven. Kali heeft waarschijnlijk invloed op de colloïdale structuren van cytoplasma en chloroplast. Van belang is, dat toevoeging van Rb, en van Cs ten dele, in geval van kaligebrek een zelfde effect kan hebben als toevoeging van kalium.

N, P en K

GREGORY AND RICHARDS (15) onderzochten de assimilatie van de zich in verloop van tijd vormende bladen van gerst bij verschillende N-, P- en K-voeding. Belangrijk verschil in N- en P-voeding (vermoedelijk ook samengaan met verschil in chlorofylgehalte) had geen invloed op de fotosynthese. Bij K-gebrek werd echter een teruggaan geconstateerd bij het 5e en 6e blad, die min of meer geel van kleur waren. De verklaring, die van deze verschillen gegeven wordt is, dat de uitstoeling van granen door de factoren N en P beheerst wordt, waardoor bij gebrek de uitwerking tot stilstand komt en het gehalte in het blad niet tot een extreme waarde daalt. Dit is echter bij K-gebrek anders, daar de uitstoeling onder invloed van overmaat N en P voortgaat, zodat tenslotte bladen met een zeer laag K-gehalte worden gevormd. Een dergelijk verschijnsel kan een achterstand van het gewas in de jeugd veroorzaken en blijvende gevolgen voor de oogst hebben. Het moet evenwel opgemerkt worden, dat deze verklaring o.i. niet geheel door de chemische bepalingen van het K-gehalte in het loof lijkt te worden bevestigd. De laagste gehalten zijn namelijk in het 7e en 8e blad aangetroffen, hoewel de assimilatie hiervan weer normaal was.

LUNDEGARDH (27) en SCHULTE (39) vonden evenmin verminderde assimilatie bij gebrek aan de voornaamste voedingsstoffen. Daarentegen vermelden MÜLLER UND LARSEN (29) een belangrijke depressie bij K- en N-gebrek van mosterd, welke niet door verschillen in chlorofylgehalte of verschillende openingswijdte van de huidmondjes bepaald is. De uitkomsten zijn dus niet geheel eensluidend. Te verwonderen valt dit niet, daar de proefomstandigheden vaak aanmerkelijk verschillen. In het door MÜLLER UND LARSEN beschreven geval was er zeker sprake van ernstige deficiëntie. De belangrijke conclusie kan o.i. worden getrokken, dat herhaaldelijk geen verschil in intensiteit van fotosynthese werd gevonden, ondanks belangrijke verschillen in voedingstoestand.

Een bijzonder belang kan worden toegekend aan het element Mg, dat zelf een bestanddeel van het bladgroen uitmaakt. FLEISCHER (9) vond bij *Chlorella* bij Mg-gebrek een belangrijke vermindering van de assimilatie, voordat het chlorofylgehalte verminderde; als dit laatste afnam, vond een verdere teruggang plaats. Eerstgenoemde daling was grotendeels reversibel. Het is o.i. nog onzeker of de verdere daling geheel aan de afname van het chlorofyl moet worden toegeschreven. Dat matig Mg-gebrek door middel van een aantasting van het fotosynthetische apparaat invloed zou doen gelden, lijkt dus niet waarschijnlijk. Bovendien werden deze uitkomsten van FLEISCHER niet door VAN

HILLE (18) en SCHULTE (39) bevestigd; zij vonden geen invloed van Mg-gebrek op de assimilatie.

Andere elementen, waaraan een functie bij de fotosynthese wordt toegeschreven, zijn o.a. Mn en P. PIRSON (36, 38) vond bij Mn-gebrek na toevoeging van Mn een zeer snel herstel van de fotosynthese. Ook GERRETSEN heeft een belangrijke invloed van Mn gevonden. Verminderde assimilatie zou z.i. verantwoordelijk zijn voor het optreden van de Veenkoloniale haverziekte (vgl. zijn voordracht).

Snel herstel van de assimilatie treedt ook op bij toevoeging van P in geval van P-gebrek. LINDEMAN (26) vond een evenredigheid tussen de hoeveelheid organisch gebonden P en de intensiteit van de fotosynthese. Dit wijst er op, dat P een rol bij de fotosynthese vervult. Wij vermeldde echter hierboven, dat P-gebrek niet steeds met een geringere assimilatie gepaard gaat, zodat dit wellicht pas bij ernstige deficiëntie van belang wordt.

Het zal overigens niet altijd eenvoudig zijn om een specifieke werking van een element op de assimilatie van een indirecte werking te onderscheiden. Zelf (33) vond ik b.v. een onmiddellijke krachtige reactie van de assimilatie van *Elodea* op toevoeging van *Fe*, *Mn*, *Cu*, *Zn* en *Mo-zouten*, die wellicht in dit geval geen specifieke invloed hadden.

Indien er al geen twijfel kan bestaan, dat een gebrek aan voedingsstoffen soms tot een verminderde assimilatie kan leiden, bestaat er nog geen zekerheid dat dit gevolgen voor de produktie zal hebben. Een aanwijzing, dat dit wel eens het geval kan zijn, zou de hierboven genoemde, door GASZNER UND GOEZE gevonden, invloed van K op de assimilatie kunnen zijn, waarvan analoge gevallen van invloed van K op de opbrengst bekend zijn (fig. 1 en 2).

Tabel 1 Relatieve produktie van droge stof op 2 proefvelden met aardappelen, uitgedrukt per gram blad bij volledige en onvolledige voeding (NPK = 100)

Periode	Pr 1294			Pr 1295		
	NPK	zonder N	zonder P	NPK	zonder N	zonder P
22/6- 5/7 ..	100	100	53	100	94	76
5/7-19/7 ..	100	120	109	100	108	67
19/7- 2/8 ..	100	123	119	100	120	95
2/8-16/8 ..	—	—	—	100	175	132
Opbrengst knollen q/ha .	254	112	191	282	125	216

Het volgende wijst echter op het tegendeel.

Op twee proefvelden met aardappelen, die ernstig stikstof- resp. fosfor-gebrek vertoonden, werden periodiek bepalingen gedaan van de opbrengst aan droge stof en aan bladsubstantie. Daarbij bleek, dat de assimilatie zeker niet gedurende de gehele ontwikkeling geringer is geweest (tabel 1). Al zijn de omstandigheden van een vol ontwikkeld en een schraal gewas niet geheel ver-

gelijkaar, toch kan wel worden vastgesteld, dat de deficiënte planten per gewichtseenheid blad niet voortdurend minder krachtig assimileerden dan de volledig gevoede. Soms assimileren zij zelfs sterker. Vooral voor de bladgroen-arme planten met N-gebrek is dit zeer opvallend.

De geringere produktie moet aan het kleinere bladoppervlak worden toegeschreven. In vroege ontwikkelingsstadia is de produktie, vooral bij P-gebrek, wel geremd. Er treden dan storingen op, die mogelijk samenhangen met een geringer vermogen van het fotosynthetisch apparaat. Het is echter nog geenszins zeker dat dit de oorzaak is van de geringere produktie. Deze vroege storingen, waarvan geen herstel mogelijk is, omdat het tekort blijft voortduren, zijn verantwoordelijk voor de grote verschillen in produktie.

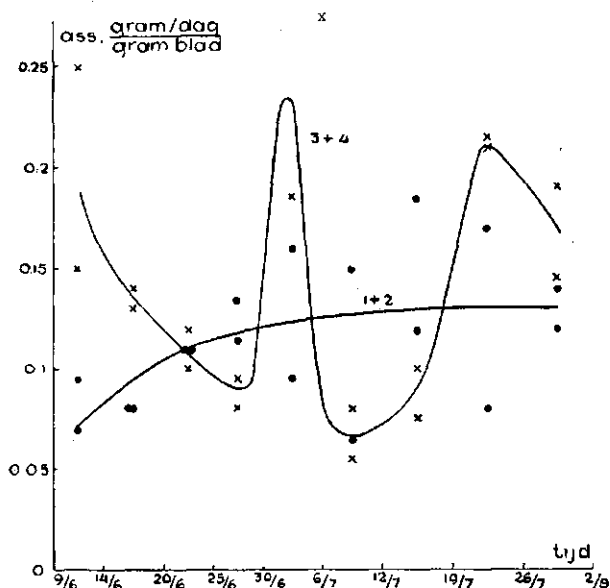


FIG. 3 INVLOED VAN DE FOSFAATVOORZIENING OP DE PRODUKTIE VAN DROGE STOF VAN AARDAPPELEN OP EEN PROEFVELD OP ZANDGROND, VOLGENS VAN DER PAAUW (34). 1 + 2 en stippen slechte; 3 + 4 en kruisjes goede fosfaatvoeding.

Een andere proef, waarbij over kortere perioden gemeten werd (fig. 3), toonde, dat de produktie bij ernstig P-gebrek inderdaad aanmerkelijk geringer was dan de produktie bij volledige voeding. Deze laatste schommelde echter belangrijk, wat aan droogteperioden moet worden toegeschreven. Deze hadden op de groei van het zwaar ontwikkelde gewas een nadeligere invloed dan op het lichtere, P-deficiënte gewas. De gemiddelde stofproduktie per eenheid blad is dus weinig verschillend geweest. Zelfs al zou hier dus een verschil in een intensiteit van de fotosynthese hebben bestaan, dan is de invloed hiervan op de produktie toch weer door andere factoren te niet gedaan. Een dergelijk voorbeeld is typerend voor de sterke nivellering van tijdelijke verschillen, die men onder natuurlijke omstandigheden vaak ziet optreden. Van een gemiddeld verschil in fotosynthetische activiteit kan in latere groeistadia nauwelijks worden gesproken. Een sterk gestoorde stofwisseling in het begin, die later niet meer gecompenseerd is, is de oorzaak van de verschillen in produktie.

Een tekort aan water kan bij optredende verwelking en sluiting van de huidmondjes de assimilatie sterk verminderen. Op zichzelf behoeft watertekort echter geen verminderde assimilatie te betekenen. Integendeel blijkt (4, 40), dat bij watertekort opgekweekte planten sterker kunnen assimileren. Zelf (37) vond ik, dat op deze wijze behandelde haverplanten bij gelijke vochtvoorziening tot $1\frac{1}{2}$ maal zo sterk konden assimileren als met ruim water opgegroeide planten. Zelfs onder zeer droge omstandigheden was de lengtegroei van het blad na enige tijd sterker dan normaal.

Deze sterkere assimilatie wordt door SIMONIS (40) toegeschreven aan een structurele verandering van het protoplasma. De verminderde produktie bij tekort aan water moet dus zeker niet aan een verstoring van het fotosynthetische mechanisme worden toegeschreven.

De CO_2 -concentratie, de lichtintensiteit en de temperatuur zijn belangrijke controlerende factoren van de fotosynthese. In hoeverre kan de produktie lijden, doordat de fotosynthese onder invloed van deze factoren is tekort geschoten?

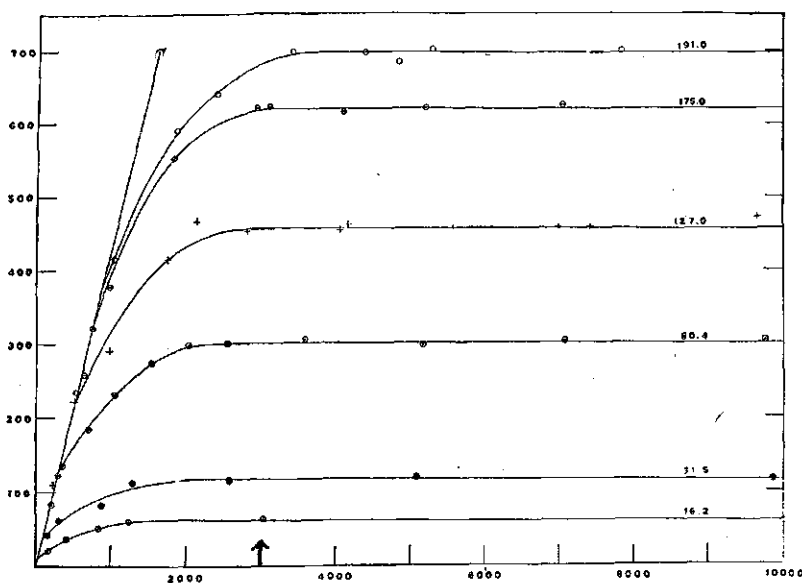


FIG. 4 INVLOED VAN CO_2 -CONCENTRATIE EN LICHTINTENSITEIT OP DE FOTOSYNTHESE VAN TARWE-
BLADEN, VOLGENS HOOVER, JOHNSTON AND BRACKET (20). Abscis CO_2 -conc., 10000 =
0,4 %; parameters lichtintensiteit, hoogste intensiteit is 0,068 watts/cm² ($\pm \frac{1}{4}$ volle
zon); ordinaat fotosynthese, 100 = 2,5 cm³/min.

HOOVER, JOHNSTON AND BRACKET (20) onderzochten de assimilatie van tarwe onder invloed van CO_2 en licht (fig. 4). Bij een temperatuur van 22° wordt de assimilatie door deze beide factoren bepaald. Bij de sterkste lichtintensiteit ($\frac{1}{4}$ van volle zonneschijn) is de normale CO_2 -concentratie van de lucht niet meer voldoende. Uit de figuur blijkt, dat CO_2 of licht, en waarschijnlijk ook

de temperatuur, de assimilatie zeker onder natuurlijke omstandigheden kunnen beperken.

Dat de CO_2 -concentratie beperkend kan zijn, blijkt uit het door verschillende onderzoekers waargenomen parallel gaan van stomatawijdte en assimilatie. Volgens STALFELT (41) is de CO_2 -concentratie alleen bij nauwe opening de beperkende factor. Iets dergelijks kan o.a. bij onvoldoende vochtvoorziening optreden.

Een bezwaar, dat tegen extrapolatie van deze uitkomsten op natuurlijke omstandigheden kan worden ingebracht, is de zwakte van de luchtstroom (4 m/min.), waarin deze waarnemingen zijn verricht. DENEKE (5) vond een zeer aanzienlijke toename van de assimilatie als de snelheid van de luchtstroom tot 50 à 100 m/min. werd opgevoerd; speciaal bij geringe snelheid is deze invloed groot. De CO_2 -concentratie is daarom vermoedelijk slechts in bepaalde gevallen de beperkende factor, b.v. bij windstilte (ook in kassen) en bij weinig geopende stomata.

De temperatuur is als zodanig niet van belang, daar waargenomen is, dat dennenaalden zelfs bij -40°C kunnen assimileren, terwijl landbouwgewassen in de polaire zone bij 5°C een zeer krachtige assimilatie vertonen. Ongetwijfeld is de gevoeligheid van verschillende gewassen zeer ongelijk en het lijkt niet onmogelijk, dat de assimilatie van min of meer subtropische gewassen, zoals mais en bieten, in ons klimaat geremd is. Het is in dit verband interessant, dat FRANKENA (10) wel een duidelijke correlatie kon vaststellen tussen de suikerproductie van bieten met de augustustemperatuur in Groningen, maar niet in Zeeland. De mogelijkheid, dat de assimilatie tekort is geschoten, is aanwezig.

Assimilatiemetingen onder natuurlijke omstandigheden hebben ons een heel ander inzicht gegeven in de betekenis van deze uitwendige factoren dan het onderzoek in het laboratorium.

KOSTYTCHEW en medewerkers (22, 23, 24, 25) vonden een zeer onregelmatig dagverloop van de fotosynthese. Deze onderzoeken zijn met veel kritiek ontvangen, wat o.i. moet worden toegeschreven aan het onverwachte van de verkregen uitkomsten en de vergaande

conclusies en vrij ongemotiveerde hypothesen, die hieraan werden verbonden. In een tijd, waarin men de fotosynthese in het laboratorium begon te beheersen, voelde men er uiteraard weinig voor deze als een hoogst gecompliceerd prikkelproces (KOSTYTCHEW) te beschouwen. Bovendien verloren deze onderzoekers de mogelijkheid van normale bepalingfouten uit het oog en schreven zij grote waarde toe aan zeer extreme bepalingen (ongekend sterke assimilatie, sterke CO_2 -afgifte in licht). Enkelen (3, 21) kregen bij soortgelijk onderzoek geen bevestiging. Het gaat o.i. echter veel te ver, om aan deze onderzoeken weinig waarde toe te kennen, al mogen er enige experimentele fouten gemaakt zijn. Hiervoor pleiten niet alleen de goede overeenstemming van gelijktijdig uitgevoerde bepalingen (fig. 5), maar ook de veel regelmatigere uitkomsten, die in het gelijkmatige klimaat van de polaire zone zijn verkregen, wat aangeeft, dat met de gebruikte methode ook zeer wel regelmatige uitkomsten kunnen worden gevonden. Verder verkregen verscheidene latere

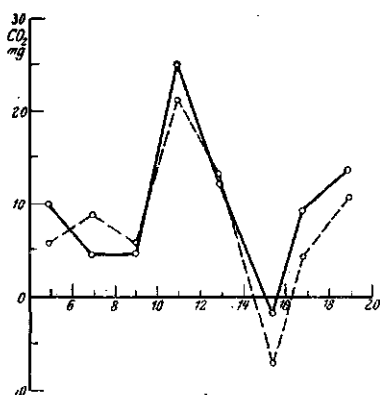


FIG. 5 VERLOOP VAN DE FOTOSYNTHESE VAN 2 BLADEN VAN *ONOSMA DICHROANTHUM* IN HET VRIJE VELD GEDURENDE EEN DAG, VOLGENS KOSTYTCHEW EN KARDO-SYSSOIEWA (11).

onderzoekers (1, 2, 7, 8, 16, 17, 28, 30, 42, 43) overeenkomende resultaten bij zeer uiteenlopende plantensoorten en onder verschillende condities, ook bij gebruik van een andere apparatuur (van BOYSEN JENSEN).

De assimilatie vertoont op een dag volgens KOSTYTCHEW vaak verschillende maxima en minima, zoals ook door fig. 5 is aangegeven. Deze zijn niet bepaald door de stomata, die geopend blijven, noch door de uitwendige factoren licht en temperatuur, waarmee slechts een ver verwijderd verband bestaat.

Behalve BOYSEN JENSEN UND MÜLLER (3) vond ook KJÄR (21), meestal een regelmatig, door uitwendige factoren duidelijk bepaalde assimilatie van mosterd. Niettemin werd tweemaal een sterke middagdepressie gevonden op warme dagen. WAUGH (43) vond bij appelbladen zowel het een als het ander en dezelfde ervaring had STALFELT (42) bij haver, die onder gematigde omstandigheden meestal een positieve correlatie met uitwendige factoren vond, maar onder iets extremere een negatieve. De invloed van de stomatawijdte werd bij deze bepalingen geëlimineerd. HEINICKE AND CHILDERS (17) achten de invloed van uitwendige factoren bij appelbladen geringer dan die van inwendige. Andere auteurs zijn het er over eens, dat de invloed van een bepaalde factor meestal slechts voor korte tijd en alleen als deze factor extreem in het minimum verkeert, te onderkennen is¹.

Een interessant onderzoek is verder verricht door FILZER (8), die de intensiteit van de assimilatie aan verschillende zijden van bomen of struiken heeft nagegaan, waarbij belangrijke verschillen in het verloop werden vastgesteld (fig. 6). FILZER bepaalde verder de assimilatie van deze bladen onmiddellijk nadat ze afgesneden waren, onder constante voorwaarden in het laboratorium. Het merkwaardige resultaat werd verkregen, dat soortgelijke variaties werden gevonden (fig. 7). Hieruit blijkt, dat de onder invloed van de tevoren inwerkende factoren ontstane „stemming” van het blad, voornamelijk voor de grootte van de assimilatie bepalend was. Op grond van deze uitkomsten sluit FILZER zich aan bij de voorstellingen van KOSTYTCHEW.

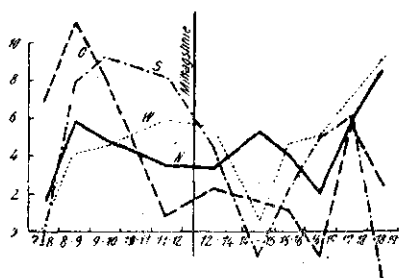


FIG. 6 VERLOOP VAN DE ASSIMILATIE OP EEN ZONNIGE DAG BIJ BLADEN AAN N-, O-, Z- EN W-KANT VAN EEN STRUIK VAN *Polygonum cuspidatum* IN HET VRIJE VELD, VOLGENS FILZER (8).

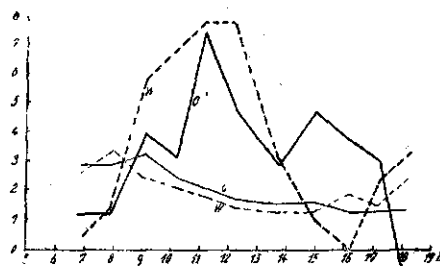


FIG. 7 FOTOSYNTHESE VAN BLADEN VAN *Polygonum cuspidatum* VAN DE O- EN DE W-KANT VAN EEN PLANT OP VERSCHILLENDE TIJDEN VAN DE DAG, NA AFSNIJDEN ONDER CONSTATE VOORWAARDEN GEMETEN. DE LIJNEN GEVEN DE VERANDERINGEN IN DE „STEMMING” VAN HET BLAD AAN, DUNNE LIJNEN GEVEN DE OPENINGSWIJDE VAN DE STOMATA. VOLGENS FILZER (8).

De uitwendige factoren hebben dus invloed, maar veel meer een middellijke dan een directe, zodat de invloed ook negatief kan zijn. STALFELT (42) constateerde bij mossen een geheel reversibele remming door licht, welke hij aan een wijziging van de plasmastructuur toeschrijft.

¹ Een bezwaar tegen de genoemde ecologische onderzoekingen is, dat een behoorlijke analyse van de samenwerkende factoren, zoals die volgens de landbouwkundige methode van de polyfactoranalyse (W. C. VISSER) gegeven is, ontbreekt. Een dergelijke bewerking is door mij (31) vroeger gegeven, naar aanleiding van uitkomsten van DRAUTZ (7), verkregen met *Hortensia* in een kas.

Uit de ecologische onderzoeken komt dus overwegend naar voren, *dat de invloed van de factoren CO₂-concentratie, licht en temperatuur slechts van beperkte betekenis is*, zodat bij de grote variatie, die vooral beide laatstgenoemde factoren op verschillende dagen vertonen, evenmin een grote invloed op de totale assimilatie en de produktie kan worden verwacht. Alleen als een factor lange tijd zeer overwegend limiteert (koude, weinig licht), zal met deze mogelijkheid rekening moeten worden gehouden.

Is deze conclusie nu niet strijdig met de landbouwkundige ervaring, dat de opbrengsten van gewassen in verschillende jaren sterk uiteenlopen en dat de meteorologische omstandigheden hierop een grote invloed hebben? Afgezien van het feit, dat deze factoren niet alleen op de fotosynthese, maar ook op andere processen invloed zullen hebben, moet deze vraag toch ontkennend beantwoord worden. Opbrengsten variëren namelijk veel minder dan men zich voorstelt, mits verschillende opbrengstbepalende factoren voldoende in de hand worden gehouden. Bij goede bemesting worden de fluctuaties sterk vermindert. Variaties in de hoeveelheid stikstof, die jaarlijks door de grond ter beschikking wordt gesteld, en in de vochtvoorziening spelen, evenmin als de bemesting, die steeds ruim is, en de cultuurwijze, op nieuwe dalgrond een rol van betekenis. Het is daarom opvallend, dat de jaarlijkse opbrengsten van aardappelen op deze grondsoort vrij gelijk zijn (tabel 2). Alleen als er calami-

Tabel 2 Zetmeelopbrengsten van aardappelen (q/ha) bij 2 vergelijkbare proefvelden op een nieuwe dalgrond bij ruime bemesting en goede verzorging in verschillende jaren.

Jaar	Pr 87	Pr 935	Jaar	Pr 87	Pr 935
1935	74	—	1947	74	78
1937	72	—	1948	—	76
1939	78	—	1949	82	75
1941	74	—	1950	—	70
1943	74	—	1951	60	70
1945	74	—	1952	—	60

teiten voorkomen, zoals late nachtvorst en plagen, kunnen afwijkingen ontstaan. Men ziet dit in 1952, toen de aantasting door fytoftora zeer sterk was. Aangezien verscheidene factoren in verschillende jaren nooit gelijk inwerken, zal een deel van de variatie hierop teruggebracht kunnen worden. Er blijft dus niet veel speling meer over voor een invloed van meteorologische factoren. De invloed, die deze mogelijk op de assimilatie hebben, wordt blijkbaar in sterke mate genivelleerd en doet weinig invloed op de produktie gelden.

Samenvattend blijkt, dat het geenszins vanzelfsprekend is, dat de produktie door de intensiteit van de fotosynthese wordt bepaald. Het is het doel van deze voordracht geweest dit als probleem te stellen. Men zou zelfs geneigd kunnen zijn om, evenals KOSTYTCHEW (25), te concluderen, dat het fotosynthetisch apparaat zo machtig is, dat het meestal gemakkelijk in alle behoeften kan voorzien, ware het niet dat soms een in gebreke blijven toch mogelijk of waarschijnlijk is. Het lijkt er echter op, dat in vele gevallen andere factoren

of processen een grens stellen aan de optimale ontwikkeling en de opbrengst van de gewassen.

SUMMARY : THE PLACE OF PHOTOSYNTHESIS IN CROP PRODUCTION

The problem is discussed whether the photosynthetic process may limit development and production of crops under certain conditions.

Probably this may be the case under rather extreme conditions or when the assimilatory activity has been limited partially by a certain factor for a long time. It may be of special importance if the first development of the plants has been affected in this way.

However considerable variations in chlorophyll content, fertilizing conditions, water supply, CO₂ concentration, temperature and light intensity under natural conditions seem to be without depressing effect. Apparently the normal functioning of the photosynthetic process is largely secured.

LITERATUUR

- 1 BEILER, A. : *Jahrb. w. Bot.* 87 (1939) 356.
- 2 BOSIAN, G. : *Z. f. Bot.* 26 (1936) 209.
- 3 BOYSEN JENSEN, P. u. D. MÜLLER : *Jahrb. w. Bot.* 70 (1929) 493 en 503.
- 4 CHILDERS, N. F. AND G. W. SCHNEIDER : *Proc. Amer. Soc. Hort. Sc.* 37 (1940) 365.
- 5 DENEKE, H. : *Jahrb. w. Bot.* 74 (1931) 1.
- 6 DESAI, M. C. : *Plant Phys.* 12 (1938) 253.
- 7 DRAUTZ, R. : *Jahrb. w. Bot.* 82 (1936) 171.
- 8 FILZER, P. : *Jahrb. w. Bot.* 86 (1938) 228.
- 9 FLEISCHER, W. E. : *Journ. Gen. Physiol.* 18 (1935) 573.
- 10 FRANKENA, H. J. : Een statistisch onderzoek naar den invloed van het weer op de opbrengst en het gehalte van suikerbieten in Nederland. Diss. Wageningen (1932).
- 11 GABRIELSEN, E. K. : *Physiol. Plant.* 1 (1948) 5.
- 12 GASZNER, G. u. G. GOEZE : *Planta* 20 (1933) 391.
- 13 — — — : *Z. f. Bot.* 27 (1934) 257.
- 14 — — — : *Pflanzenern. D. u. B.* A 36 (1934) 61.
- 15 GREGORY, F. C. AND F. J. RICHARDS : *Ann. Bot.* 43 (1929) 119.
- 16 GUTTENBERG, H. VON u. H. BUHR : *Planta* 24 (1935) 163.
- 17 HEINECKE, A. J. AND N. F. CHILDERS : *Proc. Am. Soc. Hort. Sc.* 33 (1935) 155.
- 18 HULLE, J. C. VAN : *Rec. trav. bot. néerl.* 35 (1938) 680.
- 19 HIRAMATSU, K. : *Sc. Rep. Tôhoku Imp. Univ.* 4th Ser. 7, 2 (1932) 239.
- 20 HOOVER, W. H., E. S. JOHNSTON AND F. S. BRACKET : *Smith. Misc. Coll.* 87 (1933) 16.
- 21 KJÄR, A. : *Planta* 26 (1937) 595.
- 22 KOSTYTCHEW, S. EN MEDEWERKERS : *Planta* 5 (1928) 696.
- 23 — — : *idem* 11 (1930) 117.
- 24 — — : *idem* 11 (1930) 144.
- 25 — — : *idem* 13 (1931) 778.
- 26 LINDEMAN, W. : Over de betekenis van fosphaat in de fotosynthese van *Lemna minor* L. Diss. Amsterdam (1952).
- 27 LUNDEGARDH, H. : *Flora* 121 (1927) 273.
- 28 MARTHALER, H. : *Jahrb. w. Bot.* 87 (1939) 267.
- 29 MÜLLER, D. u. LARSEN : *Planta* 23 (1935) 501.
- 30 NEUWOHNER, W. : *Planta* 28 (1938) 644.
- 31 PAAUW, F. VAN DER : *Vakbl. v. Biol.* 24. 9 (1943) 107.
- 32 — — : *Versl. landbouwk. Onderzoek.* 51 (10) A (1945) 191.
- 33 — — : *Rec. trav. bot. néerl.* 41 (1948) 739.

- 34 — — : *Versl. landbouwk. Onderzoek.* 54. 3 (1948).
- 35 — — : *Plant and Soil* 1 (1949) 303.
- 36 PIRSON, A. : *Z. f. Bot.* 31 (1937) 193.
- 37 — — : *Planta* 29 (1939) 231.
- 38 PIRSON, A. u. G. WILHELMI : *Z. f. Naturforsch.* 5 b (1950) 211.
- 39 SCHULTE, E. : *Bodenk. u. Pflanzenern.* 26 (1942) 246.
- 40 SIMONIS, W. : *Planta* 35 (1948) 188.
- 41 STALFELT, M. G. : *Planta* 23 (1935) 715.
- 42 — — : *idem* 30 (1939) 384.
- 43 WAUGH, J. G. : *Plant Phys.* 14 (1939) 463.
- 44 WILLSTÄTTER, R. u. A. STOLL : *Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure.* Berlin 1918.

DISCUSSIE

R. H. VISSER : Ik ben het eens met spreker dat de grootte en het aantal der huidmondjes wel van belang is voor de assimilatie. Een der medewerkers van dit laboratorium meent echter, dat dit er niet toe doet, daar de CO₂-opname toch wel door de epidermis gaat.

Ik heb vele jaren op verschillende plaatsen, diverse grondsoorten en met vele rassen suikerbieten huidmondjes per mm² geteld en vond steeds, dat het ras met de hoogste suikeropbrengst/ha de meeste huidmondjes heeft en het ras dat steeds onderaan staat in productie, heeft het minste aantal per mm².

INLEIDER : Het lijkt onwaarschijnlijk, dat het aantal en de grootte van de huidmondjes binnen ruime grenzen een invloed van betekenis heeft. De gevonden correlatie tussen aantal huidmondjes en het produktievermogen van suikerbietenrassen moet waarschijnlijk als een toeval worden beschouwd.

J. W. HERINGA : Bij eigen onderzoek liep de assimilatie bij *Citrus* en *Nicotiana rustica* terug met de assimilatieduur. Hierbij was geen vermindering van verdamping te constateren, waardoor het onwaarschijnlijk is dat de huidmondjes dicht gingen. Er moeten dus andere invloeden zijn, b.v. dikte en eigenschappen van cuticula of aantal en grootte van huidmondjes.

INLEIDER : Door verscheidene onderzoekers is gevonden, dat de assimilatie onafhankelijk van de stomata varieert. Omtrent de oorzaken hiervan bestaan verschillende opvattingen : aangenomen wordt b.v. een gewijzigde structuur van het plasma.