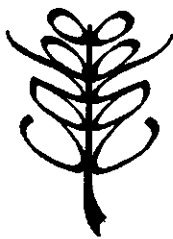


**Opslag en benutting van niet-structurele
koolhydraten in de vegetatieve delen tijdens
bloei en zaadvulling bij zaadgewassen
Een literatuur-oriëntatie**

W. van Dijk

**CABO-verslag nr. 116
1989**



272867

Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek
Postbus 14, 6700 AA Wageningen



INHOUDSOPGAVE

	Blz.
Samenvatting	1
1. Inleiding	3
2. Gehalte en absolute hoeveelheid aan niet-structurele koolhydraten in de tijd bij enkele zaadgewassen	5
3. Invloed van milieufactoren en voeding op opslag en benutting van niet-structurele koolhydraten	13
4. De bijdrage van tussentijds opgeslagen niet-structurele koolhydraten aan de uiteindelijke zaadopbrengst	15
5. Invloed van accumulatie van niet-structurele koolhydraten op de fotosynthesesnelheid	19
6. De invloed van enkele processen op de potentiële groeisnelheid van zaden	25
7. Invloed van gehalte aan niet-structurele koolhydraten op de zaadzetting	29
Literatuurlijst	34

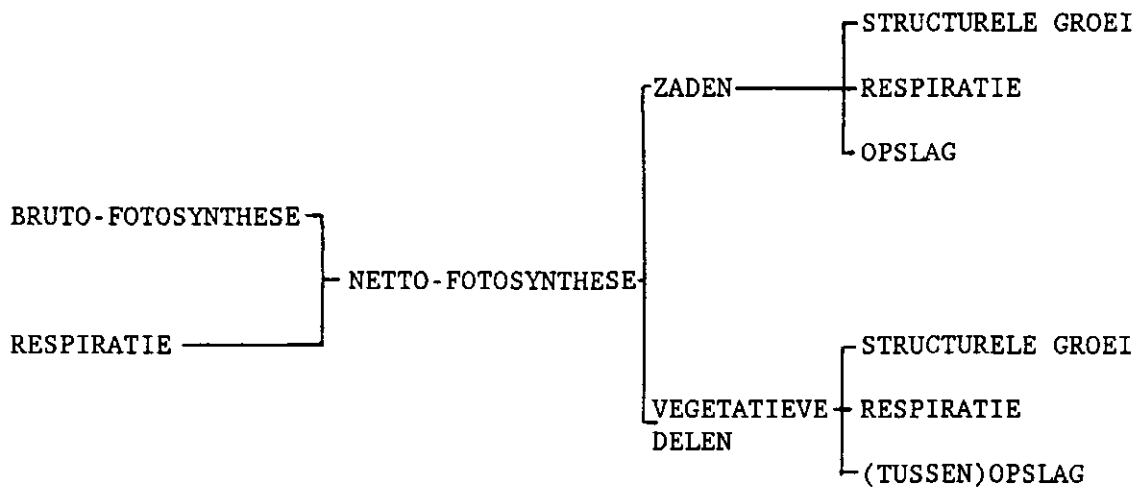
Samenvatting

Dit rapport kan worden beschouwd als een oriëntatie in de literatuur over de vorming, opslag en benutting van niet-structurele koolhydraten in de vegetatieve delen van de plant tijdens bloei en zaadvulling bij verschillende zaadgewassen. Achtereenvolgens komen aan de orde:

- * Verloop van het gehalte en de absolute hoeveelheid aan reservekoolhydraten tijdens bloei en zaadvulling bij enkele zaadgewassen.
- * Invloed van milieufactoren en voeding op de opslag en benutting van niet-structurele koolhydraten.
- * De bijdrage van tussentijds opgeslagen koolhydraten aan de uiteindelijke zaadopbrengst.
- * Invloed van de accumulatie van niet-structurele koolhydraten op de fotosynthesesnelheid.
- * De invloed van enkele processen op de potentiële groeisnelheid van de zaden.
- * Invloed van het gehalte aan niet-structurele koolhydraten op de zaadzetting.

1. Inleiding

De bij het fotosyntheseprocess gevormde assimilaten worden in de plant aangewend voor groei- en onderhoudsademhaling en als substraat gebruikt voor de vorming van eiwitten, lipiden, lignines en structurele koolhydraten ((hemi)cellulose). Is de produktie van assimilaten hoger dan de benutting ervan bij de zojuist genoemde processen dan zullen de op dat moment niet benutte assimilaten worden opgeslagen in de vegetatieve delen van de plant. De mate van accumulatie van deze reservekoolhydraten zal afhangen van enerzijds de vraag naar assimilaten (sinkomvang) en anderzijds van de produktie van assimilaten (fotosynthetische aktiviteit van groene delen). Dit is schematisch weergegeven in figuur 1.1.



Figuur 1.1. Schematische weergave van produktie en gebruik van assimilaten bij zaadgewassen.

Bij het schema weergegeven in figuur 1.1 kunnen de volgende opmerkingen worden geplaatst. Met "groei" wordt hier bedoeld de structurele groei, d.w.z. de vorming van structurele koolhydraten. In feite kan ook de opslag worden beschouwd als groei (toename in gewicht). Bij de opslag van niet-structurele koolhydraten in de vegetatieve delen is er veelal sprake van een tussenopslag, omdat deze koolhydraten voor een groot deel uiteindelijk terecht komen in de zaden.

De niet-structurele koolhydraten kunnen worden onderscheiden in de componenten zetmeel en wateroplosbare koolhydraten. De wateroplosbare koolhydraten kunnen onderverdeeld worden in polysacchariden enerzijds en mono-

en disacchariden (saccharose, fructose en glucose) anderzijds. Vindt de extractie plaats met ethanol dan worden hoofdzakelijk de laag-gepolymeriseerde suikers geëxtraheerd. Indien water als extractiemiddel wordt gebruikt dan worden eveneens de polysacchariden geëxtraheerd (Smith & Grotelueschen, 1966). Hierbij moet worden opgemerkt, dat dit alleen het geval is wanneer de extractie plaatsvindt met heet water. De polysacchariden (met name de fructanen) zijn slechts matig oplosbaar in water bij kamertemperatuur. Het is dus van belang duidelijk onderscheid te maken tussen ethanol-oplosbare en water-oplosbare koolhydraten.

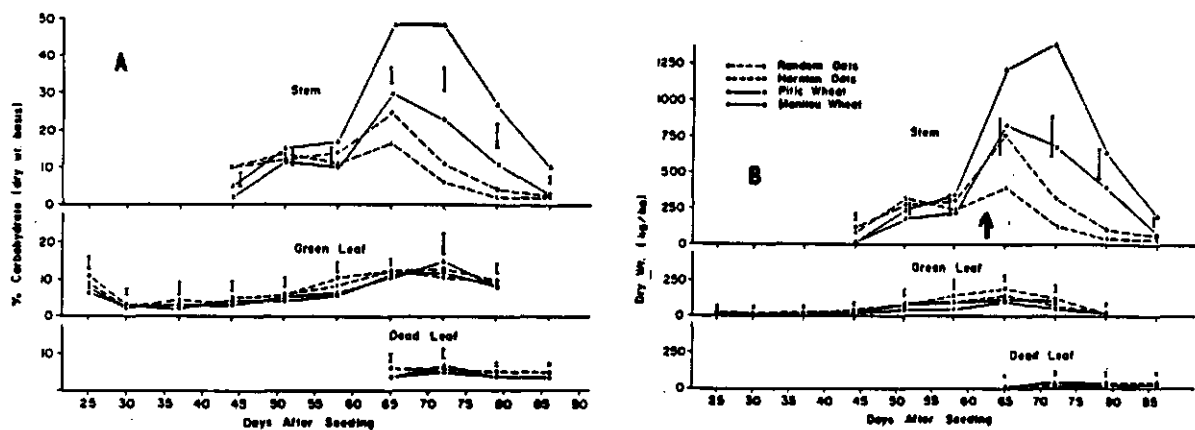
Het doel van dit rapport is een overzicht te geven wat in de literatuur bekend is over de vorming, opslag en benutting van niet-structurele koolhydraten in de vegetatieve delen van de plant tijdens bloei en zaadvulling bij verschillende zaadgewassen. Met nadruk dient vermeld te worden, dat het hier gaat om een globaal overzicht, d.w.z. dat het niet volledig is. Het moet dan ook meer beschouwd worden als een oriëntatie.

2. Gehalte en absolute hoeveelheid aan niet-structurele koolhydraten in de tijd bij enkele zaadgewassen

In dit hoofdstuk wordt het verloop van het gehalte aan niet-structurele koolhydraten besproken bij de zaadgewassen: granen, maïs, koolzaad en erwten. De periode, die hierbij in acht wordt genomen is de periode rondom bloei en zaadvulling.

GRANEN

In figuur 2.1 is het verloop van respectievelijk het gehalte en de absolute hoeveelheid aan niet-structurele koolhydraten (exclusief zetmeel) weergegeven in verschillende plantedelen bij verschillende tarwe- en haverrassen.



Figuur 2.1. Verloop gehalte (A) en absolute hoeveelheid (B) aan niet-structurele koolhydraten (exclusief zetmeel) in verschillende plantedelen bij twee tarwe- en haverrassen. Het pijltje geeft het tijdstip aan van bloei. (Bron: McCaig & Clarke, 1982).

Tijdens de periode van vlak voor de bloei tot aan de fase van snelle zaadgroei neemt het gehalte en de absolute hoeveelheid sterk toe in de stengel. Dit is niet het geval in het blad. Op het tijdstip van bloei blijkt ongeveer de helft van de maximale hoeveelheid niet-structurele koolhydraten aanwezig te zijn in de stengel. Dit bleek eveneens het geval te zijn in andere experimenten met tarwe (Stoy, 1979; Judel & Mengel, 1982). Tijdens

de zaadvullingsperiode nemen zowel het gehalte als de absolute hoeveelheid af als gevolg van translocatie naar de zaden. Er is sprake van duidelijke gewas- en rasverschillen in absolute hoeveelheid opgeslagen koolhydraten en snelheid en tijdstip van translocatie in de periode na de bloei.

Rasverschillen in hoeveelheden opgeslagen koolhydraten in de vegetatieve delen werden eveneens waargenomen door Lopatecki et al. (1962) en Stoy (1965). De stengel lijkt in het algemeen de belangrijkste plaats te zijn van tussenopslag van koolhydraten (Spiertz & Ellen, 1978; Spiertz & van de Haar, 1978; McCaig & Clarke, 1982; Judel & Mengel, 1982; Drossopoulos et al., 1987). Het gehalte in bladeren is vrij constant gedurende de periode van bloei en zaadvulling. Judel & Mengel (1982) en Vos (1981) vonden een toename van het gehalte aan wateroplosbare koolhydraten in het blad aan het eind van de zaadvullingsperiode. De auteurs concludeerden, dat dit mogelijk een gevolg was van het op dat moment nog fotosynthetisch actief zijn van de bladeren in combinatie met een afname van de zaadgroeisnelheid. Vos (1981) bepaalde ook de gehalten in de wortels van tarwe en nam een duidelijke toename waar van het gehalte aan wateroplosbare koolhydraten tijdens de zaadvullingsperiode. Ellen (pers. comm.) nam echter een afname waar in de wortels van gerst. De waargenomen toename door Vos (1981) is mogelijk een gevolg van hernieuwde wortelgroei van doorwasspruiten.

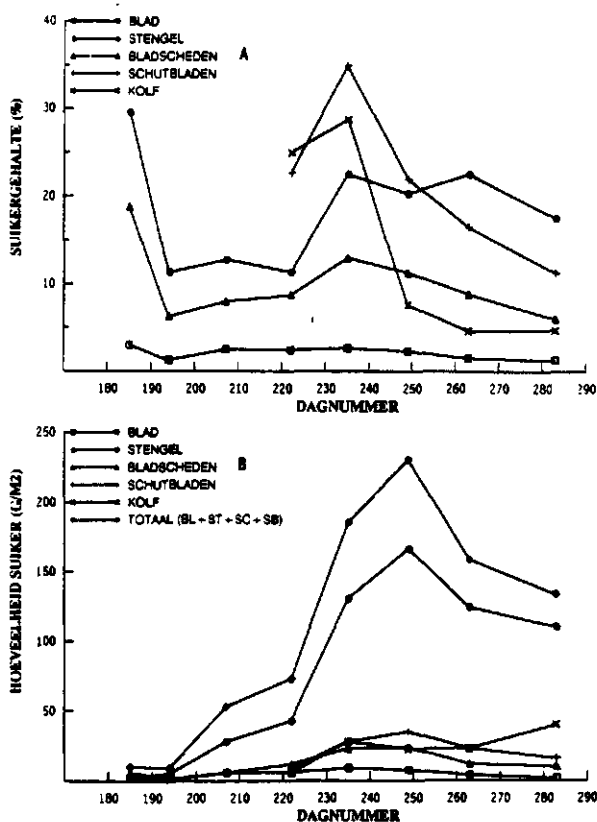
Judel & Mengel (1982) bepaalden de samenstelling van de niet-structurele koolhydraten bij tarwe en vonden, dat het aandeel van respectievelijk zetmeel, fructanen, saccharose, fructose en glucose respectievelijk 18, 48, 30, 3 en 1 % bedroeg in de stengel. Het merendeel van de niet-structurele koolhydraten bestaat dus uit hoger gepolymeriseerde sacchariden. Dit werd eveneens gevonden door Thome & Kühbauch (1985) en Blacklow et al. (1984) bij tarwe. Met betrekking tot de samenstelling van de niet-structurele koolhydraten bij andere graansoorten als gerst, haver en rogge kan opgemerkt worden, dat hierover minder eenvoudig gegevens waren te achterhalen in de literatuur.

MAÏS

Bij maïs is het van belang onderscheid te maken tussen de teelt van korrelmaïs en snijmaïs. In Nederland is de teelt van snijmaïs belangrijk. Bij deze teeltwijze wordt de maïs onrijp geoogst en vervolgens ingekuuld. Het belang van reservekoolhydraten voor de korrelopbrengst zal bij snijmaïs waarschijnlijk minder groot zijn dan bij korrelmaïs, daar bij de eerste de

korrelvulling wordt onderbroken. Met name in het laatste deel van de korrelvullingsperiode zal de koolhydratenreserve van belang zijn, omdat op dat moment de fotosyntheseactiviteit in het algemeen snel afneemt. Bij snijmaïs is het gehalte aan niet-structurele koolhydraten tevens van invloed op de verteerbaarheid van de stengel. Hoe hoger het gehalte, hoe hoger de verteerbaarheid. Daarnaast zijn als gevolg van de hogere gehalten aan niet-structurele koolhydraten de inkuilverliezen vaak hoger als gevolg van uitspoeling van de wateroplosbare koolhydraten.

In figuur 2.2 is het verloop van respectievelijk het gehalte en de absolute hoeveelheid aan wateroplosbare koolhydraten weergegeven in de verschillende plantedelen bij snijmaïs.



Figuur 2.2. Verloop gehalte (A) en absolute hoeveelheid aan wateroplosbare koolhydraten (B) in de verschillende plantedelen bij maïs in 1973 (Bron: Sibma, pers. comm.).

Het gehalte was het laagst in de bladeren en bleef vrij constant gedurende de ontwikkeling van de plant. Dit werd eveneens gevonden door Ceppi et al. (1987) en Bunting (1976). Hogere gehalten werden waargenomen in bladscheden, stengels en vooral de schutbladen. Tijdens de beginontwikkeling van de kolven is er sprake van een toename van het gehalte aan wateroplosbare koolhydraten in de meeste plantedelen behalve de bladeren.

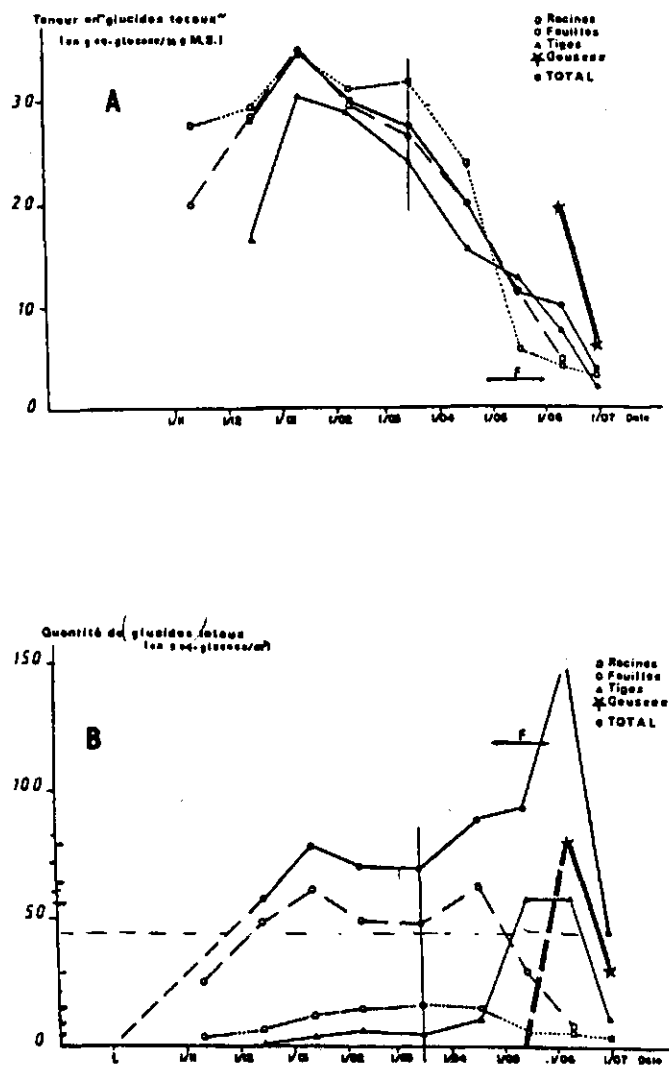
Tijdens de korrelvulling nemen de gehalten af. Ceppi et al. (1987) vonden, dat de omvang van de afname afhankelijk was van het gebruikte ras. Allison (1969) vond een sterkere afname van het stengelgewicht bij een toenemende populatiedichtheid. Uit figuur 2.2B blijkt, dat rondom het tijdstip van bloei ongeveer de helft van de maximale hoeveelheid wateroplosbare koolhydraten in de vegetatieve delen aanwezig is, wat overeenkomt met gewassen als tarwe en gerst. Bij maïs is de stengel veruit de belangrijkste plaats van accumulatie van niet-structurele koolhydraten (Daynard et al., 1969; Bunting, 1976; Deinum & Knoppers, 1979). Hoewel de gehalten ook in de schutbladen hoog kunnen zijn is door het veel lagere aandeel van de schutbladen in de totale hoeveelheid drogestof de hoeveelheid opgeslagen koolhydraten van minder belang (Deinum en Knoppers, 1979). Bij de bepaling van de totale hoeveelheid niet-structurele koolhydraten kan onderscheid gemaakt worden tussen wateroplosbare koolhydraten en zetmeel. Deinum & Knoppers (1979) vonden, dat het aandeel zetmeel in de totale hoeveelheid niet-structurele koolhydraten voor bladschijven, bladscheden, stengels en schutbladen respectievelijk 40, 46, 12, 42 % bedroeg op het moment van maximale hoeveelheid opgeslagen niet-structurele koolhydraten. In de stengel wordt dus relatief minder zetmeel opgeslagen.

KOOLZAAD

In figuur 2.3 is het gehalte en de absolute hoeveelheid aan niet-structurele koolhydraten weergegeven voor het koolzaadras Jet Neuf tijdens het groeiseizoen.

In tegenstelling tot de kleine granen en maïs liggen de gehalten aan niet-structurele koolhydraten voor de verschillende plantedelen niet ver uiteen (max. 30 à 35 %). Na half maart is er sprake van een sterke afname van het gehalte. In het geval van de stengel is dit vooral een gevolg van een verdunning door de sterke groei van de stengel. De absolute hoeveelheid niet-structurele koolhydraten in de stengel neemt toe in deze periode. Op het moment, dat de absolute hoeveelheid in de stengel toeneemt, neemt deze af in de bladeren en de wortels, wat een aanwijzing kan zijn voor redistributie van niet-structurele koolhydraten vanuit de bladeren en wortels naar de stengels. Bij koolzaad hebben naast de stengels eveneens de houwvanden een belangrijk aandeel in de totale hoeveelheid aanwezige niet-structurele koolhydraten in de vegetatieve delen van de plant (Quillere, 1986a/b/1987a). Tijdens de zaadvullingsperiode is er sprake van een duidelijke af-

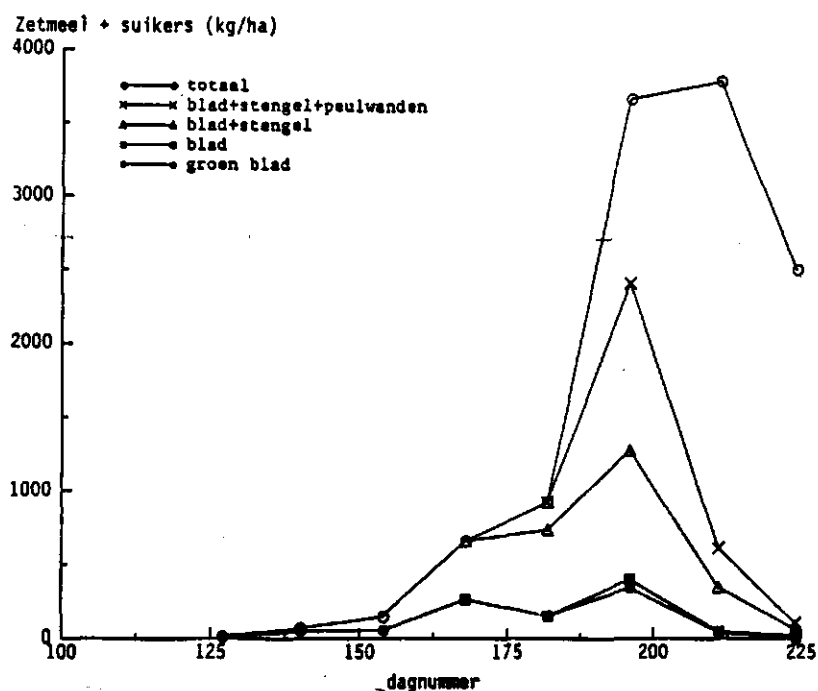
name van de absolute hoeveelheid niet-structurele koolhydraten in de vegetatieve delen. Afgezien van ademhalingsverliezen zal dit waarschijnlijk een gevolg van redistributie naar de zaden zijn.



Figuur 2.3. Verloop gehalte (A) en de absolute hoeveelheid (B) aan niet-structurele koolhydraten (inclusief zetmeel) in verschillende plantdelen bij het koolzaadras Jet Neuf tijdens het groei-seizoen (Bron: Quillere, 1987b).

ERWTEN

In figuur 2.4 is de absolute hoeveelheid aan niet-structurele koolhydraten weergegeven voor het erwteras Finale gedurende de periode van bloei en zaadvulling.

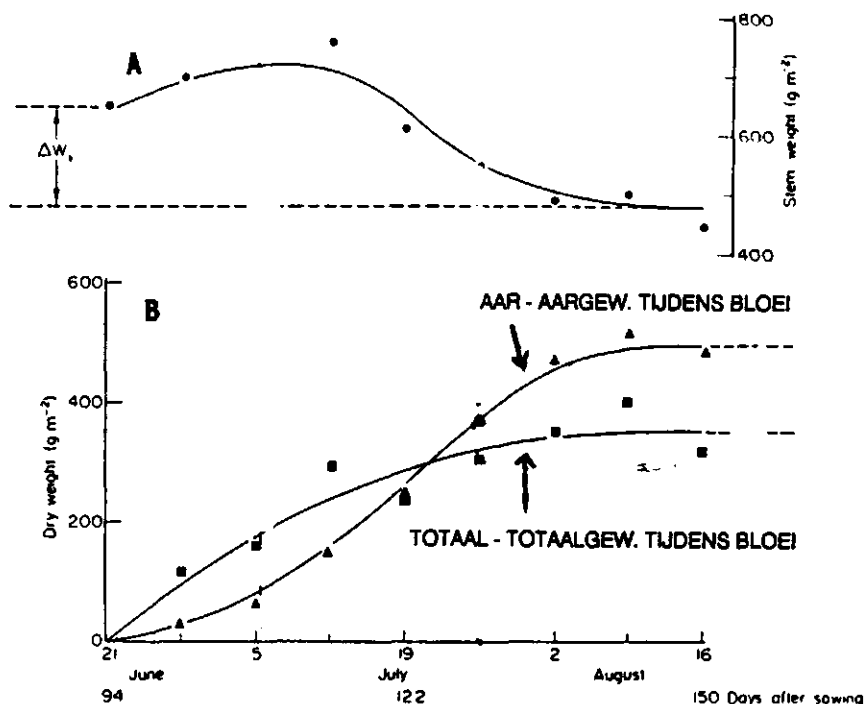


Figuur 2.4. Verloop van de absolute hoeveelheid aan niet structurele koolhydraten in verschillende plantdelen bij het erwteras Finale gedurende de periode van bloei en zaadvulling (Bron: van Heemst & Smid, 1988).

In de periode vlak voor en na de bloei is er sprake van een toename van de hoeveelheid niet-structurele koolhydraten in de vegetatieve delen van de plant met name in de stengels en peulwanden. Tijdens de periode van snelle zaadgroei neemt deze hoeveelheid snel af. Maximaal was er ca. 2500 kg ds/ha aan niet-structurele koolhydraten aanwezig in de vegetatieve delen. Het grootste deel ervan bevond zich in de stengel en de peulwanden. Het aandeel van zetmeel in de totale hoeveelheid niet-structurele koolhydraten in respectievelijk blad, stengel en peulwanden bedroeg respectievelijk 27, 23 en 34 %. In tegenstelling tot gewassen als tarwe en maïs is het aandeel van zetmeel in de totale hoeveelheid niet-structurele koolhydraten relatief hoog.

Stoy (1979) stelde, dat de accumulatie van niet-structurele koolhydraten in de vegetatieve delen van de plant gerelateerd is aan de overgang van de vegetatieve naar de generatieve fase. In dit stadium van de ontwikkeling

van de plant is de groei en de ontwikkeling van de vegetatieve delen vrijwel ten einde, terwijl de zaadgroei nog op gang moet komen. Tijdens deze periode is de vraag naar assimilaten relatief laag, zodat er sprake is van een overschot aan assimilaten, welke worden opgeslagen in stengels, wortels en aren. Gallagher et al. (1975) vergeleken bij gerst de groei van het totale gewas en van de aren tijdens de zaadvullingsperiode. De resultaten van dit experiment zijn weergegeven in figuur 2.5.



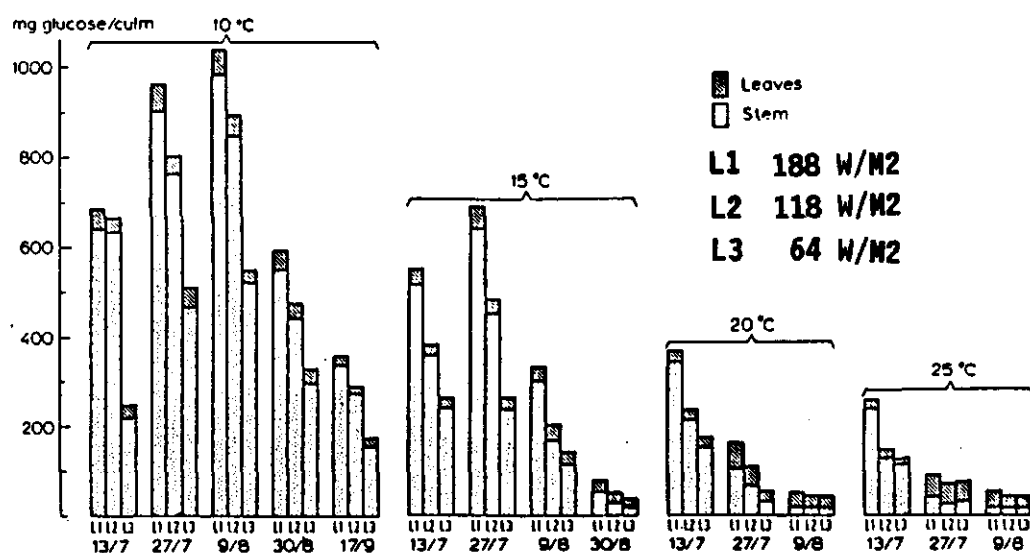
Figuur 2.5. Verloop van het stengeldrooggewicht (A) en toename drooggewicht van de aren en het totale gewas (B) vanaf bloei tijdens de zaadvullingsperiode bij gerst. Bij bloei is het drooggewicht van de aar en het totale gewas op nul gesteld (Bron: Gallagher et al., 1975).

Tot 5 juli is de aargroeisnelheid lager dan de gewasgroeisnelheid, wat duidt op een accumulatie van koolhydraten in vooral de stengel (figuur 2.5A). Vanaf 5 juli is de aargroeisnelheid hoger dan de gewasgroeisnelheid. Dit houdt in, dat er extra assimilaten nodig zijn, daar de fotosynthesesnelheid te laag is om te voldoen aan de behoefte van de aar. Om toch aan de assimilatenbehoefte te voldoen op dat moment vindt er redistributie plaats vanuit de vegetatieve delen met name de stengel. Dit is te zien aan de afname van het stengelgewicht. In de laatste fase van de zaadvullingsperiode (vanaf eind juli) neemt het totale gewicht van het gewas vrijwel niet meer toe, terwijl het aargewicht nog wel toeneemt. Dit duidt erop, dat op dat moment de aargroei vrijwel volledig een gevolg is van redistributie

van reeds eerder gevormde assimilaten. Uit deze figuur valt niet te achterhalen of de afname van de aangroeisnelheid een gevolg is van een uitputting van de voorraad niet-structurele koolhydraten in de stengel of van een afname van de activiteit van bepaalde processen, die zich afspelen in de zaden. Hierop wordt nader ingegaan in hoofdstuk 6.

3. Invloed van milieufactoren en voeding op opslag en benutting van niet-structurele koolhydraten

De opbouw en benutting van tussentijds opgeslagen koolhydraten in de vegetatieve delen van de plant is tevens afhankelijk van milieufactoren. In figuur 3.1 is de invloed van lichtintensiteit en temperatuur weergegeven op de hoeveelheid opgeslagen koolhydraten in stengel en blad tijdens de bloei- en zaadvullingsperiode bij tarwe.



Figuur 3.1. Hoeveelheid niet-structurele koolhydraten in stengel en blad bij vier verschillende temperaturen en drie verschillende lichtintensiteiten (Bron: Spiertz, 1977).

Uit de figuur blijkt, dat hoe hoger de lichtintensiteit hoe meer assimilaten worden opgeslagen in de stengel. De opgeslagen hoeveelheid in de bladeren is laag en wordt niet wezenlijk beïnvloed door de verschillende licht- en temperatuurbehandelingen. Judel & Mengel (1982) en Spiertz (1974) vonden eveneens hogere gehalten aan niet-structurele koolhydraten bij hogere lichtintensiteiten. Bij hogere temperaturen blijkt het gehalte aan niet-structurele koolhydraten in het algemeen lager te zijn (Spiertz, 1974/1977; Winzeler & Nosberger, 1980; Vos, 1981). Allen et al. (1988) onderzochten de invloed van CO₂-concentratie van de omringende lucht op het gehalte aan de totale hoeveelheid niet-structurele koolhydraten in bladeren van soja. Het bleek, dat er sprake was van een positief significant verband tussen CO₂-concentratie en gehalte aan totale hoeveelheid niet-structurele koolhydraten. De veranderingen in dit gehalte als gevolg van verandering van CO₂-concentratie waren vooral een gevolg van een verandering in het zetmeelgehalte. Het gehalte aan oplosbare suikers bleef vrij constant.

Dergelijke resultaten werden eveneens gevonden door Finn & Brun (1982) en Nafziger & Koller (1976) bij soja en door Madsen (1968) bij tomaten. Spiertz & Ellen (1978) en Spiertz & van de Haar (1978) onderzochten eveneens de invloed van stikstofbemesting. In het algemeen waren de gehalten aan wateroplosbare koolhydraten hoger bij een tekort aan stikstof. Deze verschillen waren vooral duidelijk tijdens en vlak na de bloei.

Voor de verklaring van bovenstaande effecten kan uitgegaan worden van de volgende vergelijking:

opbouw reserves = source (fotosynthese) - sink(structurele groei) (I)

Bij de structurele groei is hier eveneens de zetmeelaccumulatie in de zaden inbegrepen. Wat betreft de temperatuur kan gesteld worden, dat deze relatief weinig invloed heeft op de fotosynthesesnelheid. Wel heeft een verhoging van de temperatuur in het algemeen een verhoging van de respiratiesnelheid tot gevolg (Spiertz, 1974/1977; Vos, 1981). Een veel belangrijker effect is echter, dat de potentiële structurele groeisnelheid sterk wordt verhoogd bij hogere temperaturen (Spiertz, 1974/1977; Dekhuijzen & Verkerke, 1986). Het gevolg hiervan is een sterk verminderde opbouw van reserves. Een verhoging van de lichtintensiteit geeft een tegenovergesteld effect. De potentiële groeisnelheid wordt in dit geval niet beïnvloed, terwijl de fotosynthesesnelheid bijna lineair toeneemt met de lichtintensiteit. Het gevolg hiervan is een toename van de hoeveelheid reservekoolhydraten in de vegetatieve delen van de plant. Stress (i.e. droogte en stikstofgebrek) heeft als gevolg, dat de structurele groei sterker geremd wordt dan de fotosynthesesnelheid met als gevolg eveneens een toename van de hoeveelheid reservekoolhydraten in de vegetatieve delen van de plant.

4. De bijdrage van tussentijds opgeslagen niet-structurele koolhydraten voor de uiteindelijke zaadopbrengst

De bijdrage van de hoeveelheid opgeslagen koolhydraten kan worden uitgedrukt in het aandeel van deze koolhydraten in de zaadopbrengst. De bepaling hiervan kan op de volgende manier plaatsvinden:

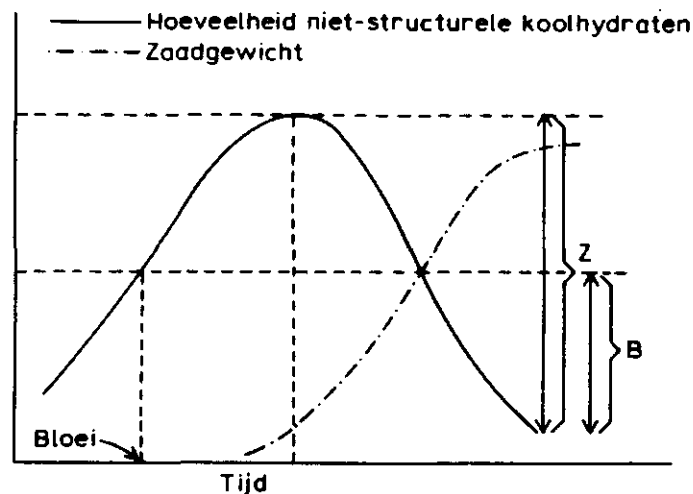
- * Bepaling van het verschil in drooggewicht van de vegetatieve delen voor en na de zaadvullingsperiode en deze hoeveelheid delen door de zaadopbrengst.
- * Bepaling van het verloop van de absolute hoeveelheid aan niet-structurele koolhydraten in de vegetatieve delen van de plant tijdens de zaadvullingsperiode.
- * De planten gemerkte CO_2 laten opnemen en op latere tijdstippen de verdeling ervan over de plant bepalen.

Bij de zojuist genoemde methodes zijn de volgende kanttekeningen te plaatsen. Wat betreft de eerste methode kan gesteld worden, dat een eventuele gewichtsafname niet alleen een gevolg is van redistributie van koolhydraten. Dit kan eveneens een gevolg zijn van respiratie, redistributie van stikstof en verlies van delen van het vegetatieve apparaat met name de bladeren. Dit laatste is vooral het geval bij het optreden van ziektes of slechte weersomstandigheden (rotting). Evenals bij de eerste methode moet bij de tweede methode rekening gehouden worden met het feit, dat een afname van de hoeveelheid aanwezige niet-structurele koolhydraten voor een deel een gevolg kan zijn van respiratieverliezen. Opgemerkt dient te worden, dat de tweede methode nauwkeuriger is dan de eerste. Bij de derde methode kan opgemerkt worden, dat de gemerkte koolstof ook wordt ingebouwd in eiwitten in de vegetatieve delen. Een deel van de gemerkte koolstof, die teruggevonden wordt in de zaden zal dan waarschijnlijk aanwezig zijn in eiwitten.

Een ander probleem bij de bepaling van het aandeel van de reservekoolhydraten in de zaadopbrengst is de tijdsperiode waarin de afname van de hoeveelheid niet-structurele koolhydraten wordt bepaald. Door sommige onderzoekers wordt alleen aandacht besteed aan het belang van vóór de bloei gevormde niet-structurele koolhydraten, terwijl door andere onderzoekers

ook de na de bloei gevormde reservekoolhydraten worden meegenomen. Dit is schematisch weergegeven in figuur 4.1.

Stoy (1979) stelde, dat het beter is te kijken naar het belang van voor de zaadgroei gevormde niet-structurele koolhydraten (Z) inplaats van voor de bloei gevormde niet-structurele koolhydraten (B). Tussen het tijdstip van bloei en snelle zaadvulling is er in veel gevallen nog sprake van een aanzienlijke toename van de hoeveelheid reservekoolhydraten in de vegetatieve delen van de plant ten gevolge van een geringe sinkactiviteit (stengelgroei beëindigd, terwijl korrelgroei nog op gang moet komen) (zie figuur 2.1 t/m 2.4). Het criterium is echter helemaal afhankelijk van het doel waarvoor men het wil gebruiken. Van belang is wel, dat duidelijk wordt vermeld welk criterium is gebruikt.



Figuur 4.1. Schematische weergave van het verloop van de absolute hoeveelheid niet-structurele koolhydraten en zaadgewicht in de periode van bloei tot afrijping.

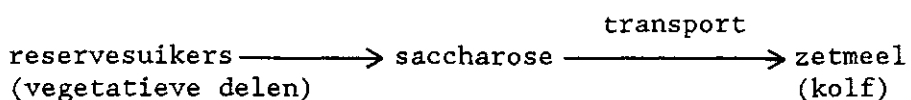
In het algemeen is gebleken, dat de bijdrage van niet-structurele koolhydraten aan de zaadopbrengst onder normale groeiomstandigheden bij tarwe 10 à 15 % bedroeg (Lupton, 1968/1969; Rawson & Evans, 1971; Biscoe et al., 1975; Austin et al., 1977/1980; Bidinger et al., 1977; Stoy, 1977; Makunga et al., 1978). In deze experimenten betrof het echter vóór de bloei gevormde assimilaten. Zoals reeds vermeld is het beter uit te gaan van de hoeveelheid assimilaten gevormd voor de fase van snelle zaadgroei. Judel en Mengel (1982) vonden, dat het aandeel van voor de bloei respectievelijk voor de zaadvulling gevormde reservekoolhydraten 9 respectievelijk 30 % bedroeg (bij de bepaling van deze percentages is geen rekening gehouden met ademhalingsverliezen). Sibma (pers. comm.) en Daynard et al. (1969) vonden bij mais een percentage van ongeveer 10 %. Bunting (1976) en Adelana &

Milbourn (1972) vonden een percentage van resp. 30 en 45 à 50 %. Deze percentages werden gevonden onder voor fotosynthese ongunstige omstandigheden. In alle gevallen betrof het hier vóór de periode van zaadgroei gevormde assimilaten. Van Reen & Singleton (1952) vonden tevens, dat er sprake was van rasverschillen. Niet rekening houdend met ademhalingsverliezen vond Quillere (1987a/b), dat het aandeel van niet-structurele koolhydraten in de zaadopbrengst bij koolzaad ca. 18 % bedroeg. Ook hier betrof het vóór de periode van zaadgroei gevormde assimilaten. Van Heemst & Smid (1988) vonden bij erwten, dat het aandeel van vóór de periode van zaadvulling gevormde assimilaten in de zaadopbrengst ongeveer 35 % bedroeg. Bij de bepaling van dit percentage is geen rekening gehouden met eventuele ademhalingsverliezen en verliezen als gevolg van bladval.

De omvang van deze redistributie hangt af van de fotosynthetische activiteit van de groene delen tijdens de zaadvullingsperiode, de duur van deze periode en de zaadvullingssnelheid. Judel & Mengel (1982) vonden, dat bij in de periode van bloei tot rijpheid beschaduwde tarweplanten de bijdrage van vóór de bloei gevormde assimilaten veel hoger was dan bij volop belichte planten. De bijdrage van vóór de korrelvulling gevormde assimilaten was ongeveer gelijk voor beide behandelingen. Dit is waarschijnlijk een gevolg van een kleinere hoeveelheid opgeslagen koolhydraten in de periode tussen bloei en zaadvulling bij beschaduwde planten. Bidinger et al. (1977) vonden een percentage van 12 resp. 13 % onder gunstige omstandigheden en 17 resp. 27 % onder droge omstandigheden voor twee verschillende tarwerassen. Dergelijke resultaten werden eveneens gevonden door Gallagher et al. (1976). Adelana & Milbourn (1972) vonden een percentage van 45 à 50 % bij maïs onder voor fotosynthese ongunstige omstandigheden tijdens de zaadvullingsperiode. Allison & Watson (1966) verwijderden een deel van de aanwezige bladeren bij maïs en vonden dat ten opzichte van planten waarvan de bladeren niet waren verwijderd het stengelgewicht sterker afnam tijdens de korrelvulling. Dit is waarschijnlijk een gevolg van redistributie van niet-structurele koolhydraten naar de zaden.

In het geval van snijmaïs is het de vraag of translocatie van in de vegetatieve delen opgeslagen koolhydraten wel zo voordelig is. Daar de hele plant (exclusief de wortels) wordt geoogst zal de hoeveelheid niet-structurele koolhydraten in de vegetatieve delen niet verloren gaan. Translocatie ervan naar de kolf toe zal bovendien enige kosten met zich meebrengen, hoewel dit

in verhouding wel meevalt. Bij translocatie van de niet-structurele koolhydraten naar de kolf toe vinden de volgende processen plaats:



De eerste stap levert energie in het geval van polysacchariden, terwijl in de kolf de vorming van opslagkoolhydraten enige energie zal kosten. Bij het transport van saccharose naar de kolf toe is er sprake van 1 à 2 membraan-passages. In het algemeen kan gesteld worden, dat dit een verlies oplevert van ca. 3 % per actieve passage (Penning de Vries, 1983). In het geval van maïs heeft translocatie van de aanwezige niet-structurele koolhydraten in de vegetatieve delen naar de kolf toe bovendien minder inkuilverliezen tot gevolg. Zetmeel in de korrels is niet oplosbaar in water en spoelt in de kuil dus niet uit, terwijl de wateroplosbare koolhydraten in de stengel wel uitspoelen.

5. Invloed van accumulatie van niet-structurele koolhydraten op de fotosynthesesnelheid

Zoals reeds in de inleiding naar voren is gekomen is de opbouw en benutting van reservekoolhydraten afhankelijk van de fotosyntheseactiviteit. Hoe hoger de fotosyntheseactiviteit hoe meer assimilaten beschikbaar zijn voor opslag. De vraag is in welke mate de activiteit van het fotosyntheseproces wordt beïnvloed door de omvang van deze reserves, d.w.z. een negatieve terugkoppeling tussen accumulatie van reserves en fotosynthese.

Bij veel gewassen is er sprake van een afname van de fotosynthesesnelheid na het verwijderen van de op dat moment aanwezige sinks (King et al., 1967; Loveys & Kriedemann, 1974; Thorne & Koller, 1974; Lawn en Brun, 1974; Mondal et al., 1978; Barnett & Pearce, 1983). Voor de verklaring van dit fenomeen zijn onder andere de volgende mechanismen genoemd (Guinn & Mauney, 1980):

- * De aanwezigheid van voldoende sinks heeft een snelle afvoer van fotosyntheseprodukten uit de chloroplasten tot gevolg. De concentratie van het eindprodukt van de fotosynthese blijft zodoende laag met als gevolg geen of een minder sterke remming van het fotosyntheseproces.
- * Als gevolg van zetmeelaccumulatie in de chloroplasten wordt de diffusie van CO_2 in de chloroplasten belemmerd met als gevolg een lagere fotosynthesesnelheid.
- * Hormonale invloeden door sinks.

Habeshaw (1973) vond bij suikerbieten een negatief verband tussen het gehalte aan oplosbare suikers in het blad en de fotosynthesesnelheid. Dit was echter lang niet altijd het geval (Geiger, 1976; Nafziger en Koller, 1976; Claussen en Biller, 1977; Mondal et al., 1978). Ook een verband met het zetmeelgehalte was niet eenduidig (Claussen en Biller, 1977, Mondal et al., 1978). Chatterton et al. (1972) en Nafziger & Koller (1976) vonden bij respectievelijk Pangola gras en soja een negatief verband tussen het zetmeelgehalte in het blad en de fotosynthesesnelheid. Naast een direct effect van zetmeelophoping op de fotosynthese (remming fotosynthese door ophoping eindprodukten) is er mogelijk tevens sprake van een indirect effect. Zoals reeds vermeld is het mogelijk, dat de diffusie van CO_2 van de

intercellulair naar de carboxylatieplaatsen toe geremd wordt door een verstoring van de structuur van de chloroplasten (Nafziger & Koller, 1976; Wittenbach et al., 1980). Hormonale beïnvloeding van het fotosyntheseprocess door de sinks wordt eveneens door sommige onderzoekers genoemd (Seth & Wareing, 1967; Treharne et al. 1970; Loveys & Kriedemann, 1974; Thorne & Koller, 1974).

Uit de zojuist genoemde literatuur blijkt dat er niet een eenduidige verklaring is voor de invloed van de sinkomvang op de fotosynthese-activiteit. Wel komt naar voren, dat ophoping van eindprodukten of hiervan afgeleide produkten (polysacchariden/zetmeel) mogelijk een belangrijke rol spelen. Echter hierbij concentreerde men zich op de relatie tussen concentratie van reserves in het blad en de fotosynthesesnelheid. De vraag is of accumulatie van niet-structurele koolhydraten in andere vegetatieve organen dan het blad van invloed is op de fotosyntheseactiviteit van het blad. Een mogelijk effect van accumulatie van niet-structurele koolhydraten op de activiteit van de fotosynthese zou op de volgende manieren verklaard kunnen worden:

- * Een direct effect van buiten het blad opgeslagen koolhydraten (zetmeel + suikers) op de fotosynthese.
- * Een afname van de potentiële sinkcapaciteit tijdens de overgang van vegetatieve naar generatieve fase.

Een direct effect van de aanwezige reserves op de fotosynthesesnelheid lijkt niet erg waarschijnlijk. Gedurende de periode tussen einde vegetatieve groei en begin zaadvulling is er in het algemeen sprake van een toename van de hoeveelheid niet-structurele koolhydraten in de stengels van zowel gerst als tarwe, terwijl de fotosynthesesnelheid van individuele bladeren niet afnam in deze periode (Friedrich & Huffaker, 1980; Groot & van Dijk, 1987). Ten opzichte van de tweede genoemde factor (de afname van de potentiële sinkcapaciteit) kan het volgende opgemerkt worden.

De potentiële sinkcapaciteit wordt weergegeven door de volgende vergelijking:

$$S_p = Z_p + V_p + O_p$$

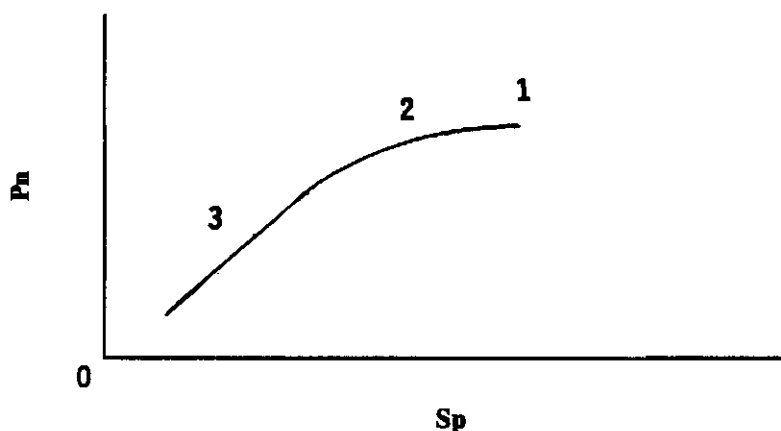
Sp = potentiële sinkcapaciteit gehele plant

Zp = potentiële zaadgroeisnelheid

Vp = potentiële structurele groei vegetatieve delen

Op = potentiële opslagcapaciteit van assimilaten in vegetatieve delen

In de vegetatieve fase is vooral de potentiële structurele groei van de vegetatieve delen van belang, in de generatieve fase de potentiële groei van de zaden, terwijl in de overgangsfase vooral de potentiële opslagcapaciteit van belang is. Daar opslag van koolhydraten in de vegetatieve delen van de plant veelal plaatsvindt bij een gereduceerde groeisnelheid van de vegetatieve delen of de zaden is het niet uitgesloten, dat niet de opslag van deze koolhydraten, maar de afgenomen potentiële sinkcapaciteit verantwoordelijk is voor een eventuele invloed op de aktiviteit van de fotosynthese. Echter zoals reeds eerder vermeld is de fotosynthesesnelheid van individuele bladeren in veel gevallen vrij constant gedurende de overgang van de vegetatieve naar de generatieve fase (Friedrich & Huffaker, 1980; Groot & van Dijk, 1987). Hieruit zou afgeleid kunnen worden, dat de fotosynthesesnelheid niet wordt beïnvloed door de potentiële sinkcapaciteit. Echter het is ook mogelijk, dat de potentiële sinkcapaciteit wel van invloed kan zijn op de fotosynthesesnelheid, maar dat deze op dat moment niet beperkend is voor de fotosynthese. Dit is schematisch weergegeven in figuur 5.1.



Figuur 5.1. Schematische weergave van de invloed van sinkomvang op de fotosynthesesnelheid.

In deze figuur is de potentiële sinkcapaciteit beschouwd als een fotosynthesebepalende factor analoog aan factoren als licht, temperatuur etc. Zowel in de periode van overgang van vegetatieve naar generatieve fase (2) als in de fase van intensieve vegetatieve en generatieve groei (1) is de sinkomvang dermate, dat deze zich in het vlakke gedeelte van de figuur bevindt. Dit zou betekenen dat andere factoren als licht, temperatuur, CO_2 -gehalte e.a. beperkend voor de aktiviteit van de fotosynthese op dat moment. Na het verwijderen van een deel van de zaden is er veelal sprake van een afname van de fotosyntheseaktiviteit. Op dat moment is de potentiële sinkcapaciteit dermate afgenomen, dat deze beperkend wordt voor de fotosynthese (3).

In het algemeen kan gesteld worden, dat de vegetatieve groeipunten en de zaden fungeren als actieve sinks. Ten aanzien van de opslag van koolhydraten in de vegetatieve delen zijn met betrekking hiertoe de volgende twee hypothesen te stellen:

- * De plaatsen waar tussenopslag van koolhydraten plaatsvindt zijn te beschouwen als volwaardige, autonome sinks.
- * De plaatsen van opslag van koolhydraten fungeren alleen als sink wanneer de beschikbare assimilaten niet volledig worden benut door de andere op dat moment aanwezige sinks.

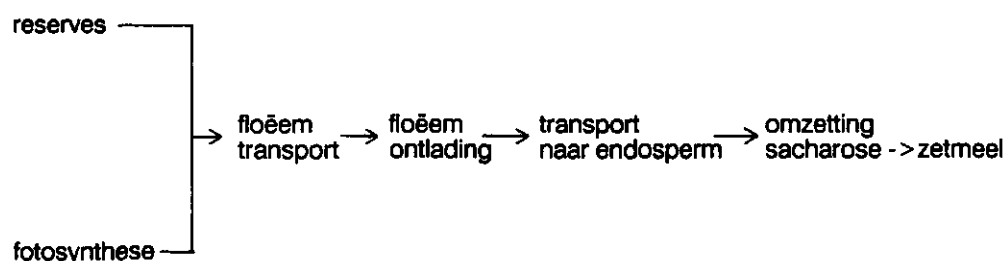
Bij de eerste hypothese is het ontstaan van reservekoolhydraten gekoppeld aan het verschil tussen vraag en aanbod van assimilaten (overschot-benadering). Bij de tweede hypothese worden de reserves een actieve sinkrol toegekend (sink-benadering). Dit houdt in, dat onder omstandigheden met een gereduceerde assimilatie nog steeds een vast deel van de assimilaten beschikbaar blijft voor de groei van reserves. Het niveau van de assimilatie oefent hierop geen invloed uit. Het feit, dat opslag van niet-structurele koolhydraten vooral plaatsvindt in de periode tussen bloei en zaadvulling pleit meer voor de tweede hypothese. Indien uitgegaan wordt van de eerste hypothese kan men stellen, dat de sinksterkte van de plaatsen van opslag van reserves duidelijk lager is dan die van de groeiende zaden. Het feit, dat tijdens de vegetatieve groei eveneens opslag van reserves plaatsvindt geeft wellicht een aanwijzing, dat de plaatsen van opslag van reserves wel degelijk kunnen fungeren als actieve, concurrerende sinks. Ook hier is grote voorzichtigheid geboden, daar de hoeveelheid assimilaten

benodigd voor de vegetatieve groei lager kan zijn dan de hoeveelheid assimilaten gevormd bij de fotosynthese, terwijl in de generatieve fase waarschijnlijk het omgekeerde het geval is.

Het blijkt dus, dat het heel moeilijk is aan te geven of de plaatsen waar opslag van niet-structurele koolhydraten plaatsvindt fungeren als actieve dan wel passieve sinks. In de literatuur is hier weinig over terug te vinden. Toch is het voor het gebruik van groeimodellen belangrijk te weten of opslag van niet-structurele koolhydraten een actief proces is, dus kan concurreren met andere groeiprocessen om assimilaten.

6. De invloed van enkele processen op de potentiële groeisnelheid van de zaden

In hoofdstuk 4 is het belang van tussentijds opgeslagen koolhydraten voor de uiteindelijke zaadopbrengst besproken. Van belang hierbij is in hoeverre de beschikbaarheid van assimilaten bepalend is voor de groei van de zaden. In onderstaande figuur is aangegeven door welke processen de zaadgroei onder andere wordt beïnvloed.



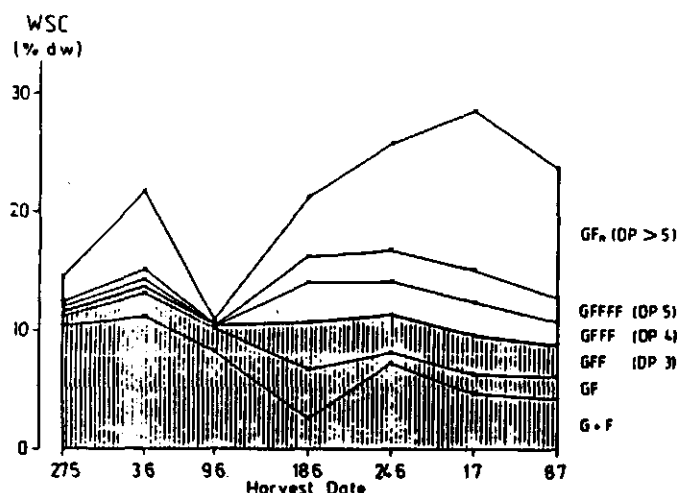
Figuur 6.1. Overzicht van processen, die van invloed zijn op de zaad-groeisnelheid.

De beschikbaarheid van assimilaten wordt bepaald door de netto-fotosynthesesnelheid (1) en de hoeveelheid niet-structurele koolhydraten opgeslagen in de vegetatieve delen van de plant (2). De groei van de zaden zal tevens afhangen van de transportsnelheid van assimilaten naar de zaden toe (3) (Evans et al., 1970; Hanif & Langer, 1972). Het is mogelijk, dat de transportsnelheid gebonden is aan bepaalde grenzen. Tenslotte hangt de groeisnelheid van de zaden af van processen, die in de zaden plaatsvinden. Dit zijn achtereenvolgens het transport van assimilaten (vooral saccharose) naar de endospermcellen en de omzetting van saccharose in zetmeel.

Met betrekking tot de beschikbaarheid van koolhydraten kan de volgende opmerking worden geplaatst. De opgeslagen koolhydraten in de vegetatieve delen van de plant zijn grotendeels niet direkt beschikbaar voor translocatie naar de zaden. Een deel van de in de vegetatieve delen aanwezige suikers heeft waarschijnlijk een functie als osmoticum (Hellebust, 1976; Cutler et al., 1977; Munns & Weir, 1981). Dit zal gelden voor de mono- en disacchariden. Het blijkt, dat in het algemeen de concentraties aan mono- en disacchariden vrij constant is gedurende perioden van fluctuaties in het

totale gehalte aan niet-structurele koolhydraten (Hehl, 1971; Thome & Kühbauch, 1985). Voor tarwe is dit weergegeven in figuur 6.2.

Uit deze figuur blijkt, dat de gehalten aan mono- en disacchariden (glucose, fructose en sucrose) vrij constant zijn en dat de fluctuaties in het gehalte aan wateroplosbare koolhydraten vooral een gevolg zijn van fluctuaties van gehalten aan hoger gepolymeriseerde sacchariden. Daar fructanen met een polymerisatiegraad groter dan twee niet transloceerbaar zijn worden de polymeren eerst gehydrolyseerd en vervolgens als saccharose getransporteerd (Edelman en Jefford, 1968). Op het moment, dat er transport van saccharose plaatsvindt zal er depolymerisatie van fructanen plaatsvinden om de concentratie van saccharose op peil te houden.



Figuur 6.2. Variatie in samenstelling en concentratie van wateroplosbare koolhydraten in de bovenste helft van de stengel van tarwe in de periode vanaf twee weken vóór bloei tot aan het stadium van melkrijpheid. (G=glucose, F=fructose, GF=saccharose, GF_n=fructanen met polymerisatiegraad van n) (Bron: Thome en Kühbauch, 1985).

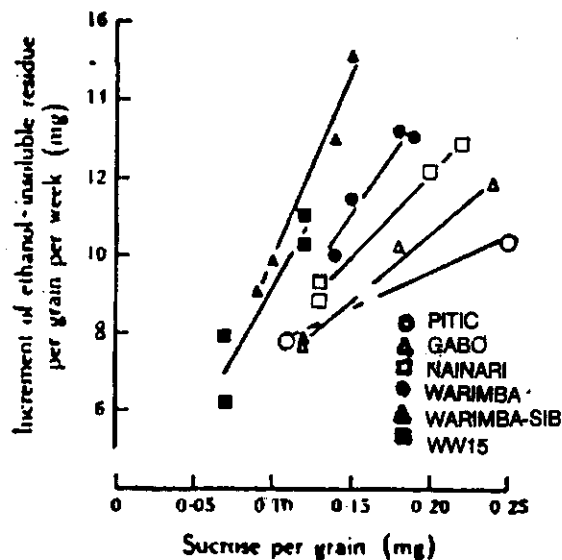
Er is dus min of meer sprake van een evenwicht tussen enerzijds hoger gepolymeriseerde sacchariden en mono- en disacchariden anderzijds. Uit het feit, dat de mono -en disacchariden waarschijnlijk fungeren als een osmoticum kan afgeleid worden, dat op het moment, dat de hoger gepolymeriseerde sacchariden zijn verdwenen translocatie van saccharose moeilijker wordt. Op dat moment zullen namelijk als osmoticum fungerende suikers worden getransporteerd. Men kan zich voorstellen, dat translocatie van deze suikers minder eenvoudig is.

Een aantal processen in zaden is van invloed op de zaadgroeisnelheid (Jenner, 1974/1976/1980; Jenner & Rathjen, 1972/1978; Sofield et al., 1977;

Fischer & HilleRisLambers, 1978; Fischer & Gifford, 1987). Jenner & Rathjen (1978) stelden, dat verschillen in zaadgroeisnelheid tussen verschillende tarwerassen onder dezelfde omstandigheden toegeschreven kunnen worden aan twee onafhankelijke fysiologische factoren:

1. Variatie in endospermcapaciteit om zetmeel te accumuleren.
2. Verschillen in efficiëntie in het omzetten van saccharose in zetmeel.

De endospermcapaciteit wordt bepaald door het aantal endospermcellen en de grootte van deze cellen. Brocklehurst (1977) vond, dat verschillen in zaadgewicht tussen verschillende tarwerassen nauw gerelateerd waren aan het aantal endospermcellen. In figuur 6.3 is de relatie weergegeven tussen het saccharosegehalte in endospermcellen van tarwezaden en de accumulatiesnelheid van ethanol-onoplosbare bestanddelen (o.a. zetmeel).



Figuur 6.3. Verband tussen het saccharosegehalte en de accumulatiesnelheid van ethanol-onoplosbare bestanddelen in het endosperm bij verschillende tarwerassen (Bron: Jenner & Rathjen, 1978).

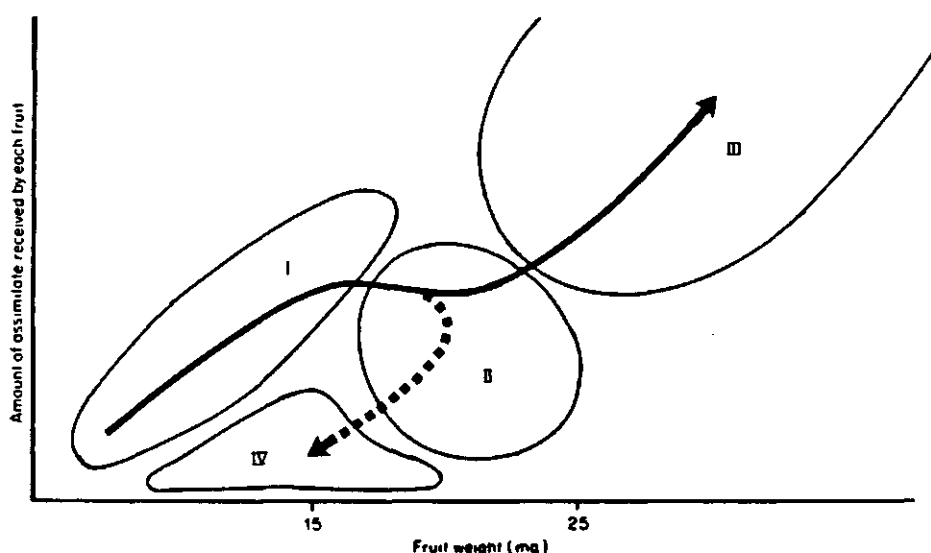
Uit deze figuur blijkt, dat er binnen een ras een duidelijk positief verband aanwezig is tussen het saccharosegehalte en de accumulatiesnelheid van zetmeel. Tussen de verschillende rassen was dit verband veel minder duidelijk. De helling van de regressielijn door de punten kan worden beschouwd als de "weerstand" voor het omzetten van saccharose in zetmeel. Uit de figuur blijkt verder, dat er sprake is van grote verschillen in de helling tussen verschillende rassen. Hieruit kan worden afgeleid, dat bij

een gelijk koolhydratenaanbod de potentiële zaadgroeisnelheid bij het ene ras hoger kan zijn dan bij het andere ras.

Uit deze uiteenzetting blijkt, dat verschillende processen van invloed kunnen zijn op de potentiële zaadgroeisnelheid, Welk proces de beperkende factor is voor de zaadgroeisnelheid op een bepaald moment is moeilijk vast te stellen. Dit zal bovendien afhangen van de omstandigheden waaronder de zaadvulling plaatsvindt.

7. Invloed van gehalte aan niet-structurele koolhydraten op de zaadzetting

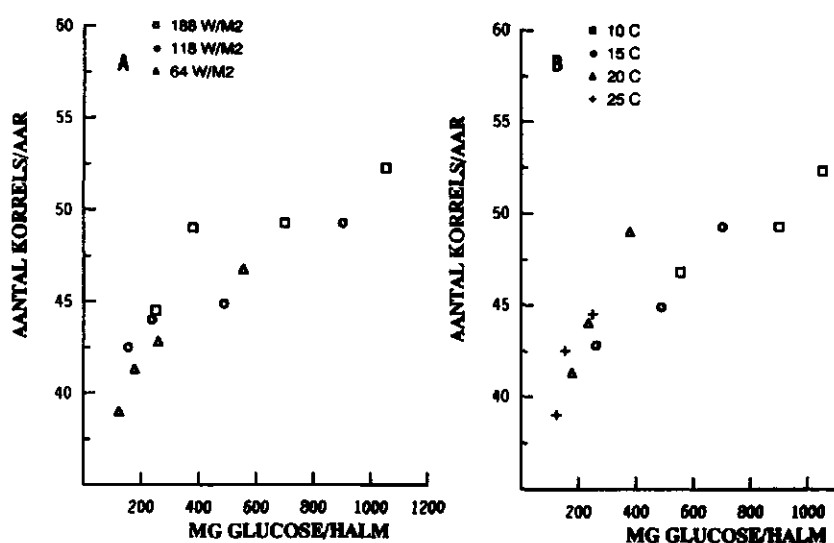
In het algemeen vindt er bij zaadgewassen een bepaalde mate van abortie plaats van bloemen. Uit onderzoek is gebleken, dat bij een gewas als soja het percentage bloemabcissie erg hoog kan zijn. Deze percentages variëerden van 32 tot 82 % (van Shaik & Probst, 1950; Hansen & Shibbles, 1978; Wiebold et al., 1981; Antos & Wiebold, 1984; Brun & Betts, 1984; Heitholt et al., 1986). Ook bij veldbonen wordt een groot deel van de bloemen geaborteerd (Kambal, 1969, Peat, 1983). Een voor de hand liggende hypothese, die gesteld kan worden is, dat de ontwikkeling van bloemen wordt gereguleerd door de beschikbaarheid van koolhydraten. Het proces van bloemzetting/ abortie is schematisch weergegeven in figuur 7.1.



Figuur 7.1. Verband tussen zaadgewicht en de hoeveelheid geïncorporeerde assimilaten. De zich ontwikkelende bloemen bevinden zich in zone I, in zone II vindt bloei en vruchtzetting plaats, in zone III bevinden zich de groeiende zaden en in zone IV de later afvallende bloemen/peulen (Bron: Jaquiéry & Keller, 1978).

De getrokken lijn in deze figuur laat de normale ontwikkeling zien van bloem tot zaaddragende peul. De onderbroken lijn die van bloemen/peulen, die aborteren. De bloemen, die op basis van hun positie op de plant waarschijnlijk een goede kans maken zich te ontwikkelen tot zaaddragende peulen incorporeerden duidelijk veel meer assimilaten dan bloemen, die op basis van hun positie op de plant veel minder kans hebben zich te ontwikkelen.

Het gehalte aan niet-structurele koolhydraten in de vegetatieve delen van de plant kan een aanwijzing zijn voor de hoeveelheid assimilaten beschikbaar voor bloem- en zaadgroei. In de volgende figuur is het verband weergegeven tussen de hoeveelheid niet-structurele koolhydraten aanwezig in de stengel en het uiteindelijke aantal korrels per aar bij tarwe.

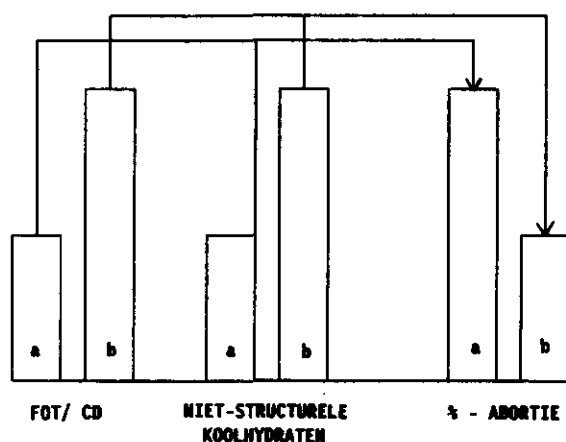


Figuur 7.2. Verband tussen de maximale hoeveelheid niet-structurele koolhydraten aanwezig in de stengel en het uiteindelijke aantal korrels per aar bij tarwe (Bron: Spiertz, 1977).

Uit figuur 7.2 blijkt, dat er sprake is van een vrij duidelijk verband tussen de maximale hoeveelheid niet-structurele koolhydraten aanwezig in de stengel en het aantal korrels per aar. Ook Streeter & Jeffers (1979) vonden een betere zaadzetting bij een hoger gehalte aan niet-structurele koolhydraten in de vegetatieve delen van de plant bij soja. Bij figuur 7.2 kan het volgende opgemerkt worden. De verschillen in gehalten aan niet-structurele koolhydraten is in dit experiment een gevolg van verschillende licht- (7.2A) en temperatuurbehandelingen (7.2B). Het blijkt, dat de relatie tussen de hoeveelheid niet-structurele koolhydraten aanwezig in de stengel en het aantal korrels per aar het duidelijkst is bij lage lichtintensiteiten (7.2A) en bij hoge temperaturen (7.2B). Het is echter de vraag of de waargenomen verschillen in het aantal korrels per aar een gevolg is van een verschil in beschikbaarheid van assimilaten of dat er sprake is van een direct effect van licht en/of temperatuur op de zaadzetting. Evans (1978) vestigden de aandacht op ongepubliceerde gegevens van Rawson, die een reductie van het aantal korrels per aar waarnam na het beschaduwen van tarwearen. De zaadzetting werd echter niet beïnvloed wanneer de aar was behandeld met DCMU, een fotosyntheseremmer. Dit zijn

aanwijzingen, dat er mogelijk sprake is van een direkt effect van licht op de zaadzetting. Heindl & Brun (1983) concludeerden, dat licht een regulerende rol speelt bij zowel de abscissie van bloemen en de capaciteit van deze organen om assimilaten te accumuleren. Uit experimenten met een verhoogde CO_2 -concentratie in de omringende lucht bleek, dat een verhoging tijdens de bloeiperiode een verhoogd aantal peulen per plant tot gevolg had bij soja (Hardman & Brun, 1971).

In het algemeen kan gesteld worden, dat er met betrekking tot de invloed van koolhydratenvoorziening op de zaadzetting/abortie nog sprake is van vele onduidelijkheden. De thans gangbare hypothese is dat zaadzetting wordt bepaald door de fotosynthese/ $^{\circ}\text{Cd}$ in de kritieke fase. Rawson & Bagga vonden een significant positief verband tussen de hoeveelheid licht/graaddag en het aantal korrels/aar bij tarwe. Dit quotiënt geeft ruwweg de verhouding aan tussen de potentiële produktie van assimilaten en de potentiële vraag naar assimilaten. De resultaten van figuur 7.2 passen heel goed binnen deze theorie. In het algemeen blijkt, dat abortie al vrij vroeg plaatsvindt. De vraag is of op dat moment de hoeveelheid beschikbare assimilaten al beperkend is, dat wil zeggen of de vraag naar assimilaten van de bloemen op een bepaald moment hoger is dan het aanbod van assimilaten. Is dit niet het geval dan vindt er abortie plaats op het moment, dat er nog geen sprake is van een tekort aan assimilaten. De abortie zou dan een gevolg kunnen zijn van een bepaald "signaal". Dit signaal zou het zojuist genoemde licht/warmtequotiënt (fotosynthese/ $^{\circ}\text{Cd}$) kunnen zijn. Een andere mogelijkheid is dat dit mogelijke signaal wordt bepaald door de hoeveelheid niet-structurele koolhydraten in de vegetatieve delen van de plant. Dit is schematisch weergegeven in figuur 7.3.



Figuur 7.3. Schematische weergave van de regulatie van de bloemabortie.

In figuur 7.3 is er dus vanuit gegaan, dat de abortie plaatsvindt op het moment dat er nog geen gebrek is aan assimilaten. Toch wordt op dat moment al beslist door de plant hoeveel bloemen al dan niet geaborteerd worden. Hiervoor dient de plant als het ware op het moment van bloem- en peulvorming een inventarisatie te maken van de hoeveelheid beschikbare assimilaten op dat moment en uitgaande van deze inventarisatie te beslissen hoeveel zaden gevuld kunnen worden. In het geval van een hogere netto-fotosynthesesnelheid zal de fotosynthese/ ^{14}C -verhouding hoger zijn en zullen meer assimilaten beschikbaar zijn voor opslag in de vegetatieve delen (situatie b) hetgeen positief is voor de zaadzetting. Zoals reeds eerder vermeld is de meest gangbare theorie dat de zaadzetting wordt bepaald door de fotosynthese/ ^{14}C en niet door de hoeveelheid opgeslagen niet-structurele koolhydraten in de vegetatieve delen. Dat er in veel experimenten toch een positief verband gevonden wordt tussen de hoeveelheid opgeslagen niet-structurele koolhydraten in de vegetatieve delen en de zaadzetting wil niet zeggen dat dit een causaal verband is. Opslag van niet-structurele koolhydraten in de vegetatieve delen treedt vooral op bij een hoge fotosynthetische activiteit, dus bij een hoge fotosynthese/ ^{14}C -verhouding. Uit figuur 7.2 blijkt, dat indien er een lijn door de punten getrokken zou worden deze niet door het nulpunt gaat. Dat wil zeggen ook indien er vrijwel geen sprake is van opslag van niet-structurele koolhydraten in de vegetatieve delen er wel zaden worden aangelegd. Dit duidt dus ook meer op een effect van de hoogte van de actuele fotosynthese op de zaadzetting dan van een effect van de hoeveelheid niet-structurele koolhydraten in de vegetatieve delen. Hoe precies het "signaal" (indien hier sprake van is) wordt overgebracht is niet duidelijk. Wolswinkel (pers. comm.) stelde, dat de "druk" in het floëem bepalend zou zijn voor het uiteindelijk aantal zaden. Deze druk wordt bepaald door de hoogte van de fotosynthesesnelheid en eventueel de hoeveelheid opgeslagen niet-structurele koolhydraten in de vegetatieve delen van de plant. Bij o.a. veldbonen moet tevens nog rekening gehouden worden met het feit, dat tijdens de bloem- en peulzettingsfase er nog sprake is van vegetatieve groei (Peat, 1983).

In het voorgaande is de zaadzetting vooral beschreven vanuit het gezichtspunt van de beschikbaarheid van koolhydraten. Daarnaast moet echter ook niet uit het oog verloren worden, dat ook andere factoren van invloed kunnen zijn op de zaadzetting. Huff & Dybing (1980) suggereerden de invloed van een bepaald chemisch signaal, dat wordt geproduceerd door reeds

aanwezige bloemen/peulen en een onderdrukkend effect heeft op de op dat moment nog in aanleg zijnde bloemen en/of peulen.

Literatuur

- Adelana, B.O. and Milbourn, G.M. (1972). The growth of maize. II. Dry-matter partition in three maize hybrids. *Journal of Agricultural Science* 78, 73-78.
- Allen, L.H., Vu, J.C.V., Valle, R.R., Boote, K.J. and Jones, P.H. (1988). Nonstructural carbohydrates and nitrogen of soybean grown under carbon dioxide enrichment. *Crop Science* 28, 84-94.
- Allison, J.C.S. (1969). Effect of plant population on the production and distribution of dry matter in maize. *Annals of Applied Biology* 63, 135-144.
- Allison, J.C.S. and Watson, D.J. (1966). The production and distribution of dry matter in maize after flowering. *Annals of Botany* 30, 365-381.
- Antos, M. and Wiebold, W.J. (1984). Abscission, total soluble sugars and starch profiles within a soybean canopy. *Agronomy Journal* 76, 715-719.
- Austin, R.B., Edrich, J.A., Ford, M.A. and Blackwell, R.D. (1977). The fate of the dry matter, carbohydrates and ¹⁴C lost from the leaves and stems of wheat during grain filling. *Annals of Botany* 41, 1309-1321.
- Austin, R.B., Morgan, C.L., Ford, M.A. and Blackwell, R.D. (1980). Contributions to grain yield from pre-anthesis assimilation in tall and dwarf barley phenotypes in two contrasting seasons. *Annals of Botany* 45, 309-319.
- Barnett, K.H. and Pearce, R.B. (1983). Source-sink ratio alteration and its effect on physiological parameters in maize. *Crop Science* 23, 294-299.
- Bidinger, F., Musgrave, R.B. and Fischer, R.A. (1977). Contribution of stored pre-anthesis assimilate to grain yield in wheat and barley. *Nature* 270, 431-433.
- Biscoe, P.V., Gallagher, J.N., Littleton, E.J., Monteith, J.L. and Scott, R.K. (1975). Barley and its environment. IV. Sources of assimilate for the grain. *Journal of Applied Ecology* 12, 295-318.
- Blacklow, W.M., Darbyshire, B. and Pheloung, P. (1984). Fructans polymerised and depolymerised in the internodes of winter wheat as grain-filling progressed. *Plant Science Letters* 36, 213-218.
- Brocklehurst, P.A. (1977). Factors controlling grain weight in wheat. *Nature* 266, 348-349.
- Brun, W.A. and Betts, K.J. (1984). Source/sink relations of abscising and nonabscising soybean flowers. *Plant Physiology* 75, 187-191.
- Bunting, E.S. (1976). Effects of grain formation on dry matter distribution and forage quality in maize. *Experimental Agriculture* 12, 417-428.

- Ceppi, D., Sala, M., Gentinetta, E., Verderio, A. and Motto, M. (1987). Genotype-dependent leaf senescence in maize. Inheritance and effects of pollination-prevention. *Plant Physiology* 85, 720-725.
- Chatterton, N.J., Carlson, G.E., Hungerford, W.E. and Lee, D.R. (1972). Effect of tillering and cool nights on photosynthesis and chloroplast starch in pangola. *Crop Science* 12, 206-208.
- Claussen, W. und Biller, E. (1977). Die Bedeutung der Saccharose- und Starkegehalte der Blätter für die Regulierung der Netto-Photosyntheseraten. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie und Bodenkunde* 81, 189-198.
- Cutler, J.M., Rains, D.W. and Loomis, R.S. (1977). Role of changes in solute concentration in maintaining favorable water balance in field-grown cotton. *Agronomy Journal* 69, 773-779.
- Daynard, T.B., Tanner, J.W. and Hume, D.J. (1969). Contribution of stalk soluble carbohydrates to grain yield in corn (*Zea mays* L.). *Crop Science* 9, 831-834.
- Deinum, H. and Knoppers, J. (1979). The growth of maize in the cool temperate climate of the Netherlands: Effect of grain filling on production of dry matter and on chemical composition and nutritive value. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 27, 116-130.
- Dekhuijzen, H.M. and Verkerke, D.R. (1986). The effect of temperature on development and dry-matter accumulation of *Vicia faba* seeds. *Annals of Botany* 58, 869-885.
- Drossopoulos, J.B., Karamanos, A.J. and Niavis, C.A. (1987). Changes in ethanol soluble carbohydrates during the development of two wheat cultivars subjected to different degrees of water stress. *Annals of Botany* 59, 173-180.
- Edelman, J. and Jefford, T.G. (1968). The mechanism of fructosan metabolism in higher plants as exemplified in *Helianthus tuberosus*. *New Phytologist* 67, 517-531.
- Evans, L.T. (1978). The influence of irradiance before and after anthesis on grain yield and its components in microcrops of wheat grown in a constant daylength and temperature regime. *Field Crops Research* 1, 5-20.
- Evans, L.T. et al. (1970). The phloem of the wheat stem in relation to requirements for assimilate by the ear. *Australian Journal of Biological Science* 23, 743-752.
- Evans, L.T. and Rawson, H.M. (1970). Photosynthesis and respiration by the flag leaf and components of the ear during grain development in wheat. *Australian Journal of Biological Sciences* 23, 245-254.

- Finn, G.A. and Brun, W.A. (1982). Effect of atmospheric CO₂ enrichment on growth, nonstructural carbohydrate content and root nodule activity in soybean. *Plant Physiology* 69, 327-331.
- Fischer, D.B. and Gifford, R.M. (1987). Accumulation and conversion of sugars by developing wheat grains. VII. Effect of changes in sieve tube and endosperm cavity sap concentrations on the grain filling rate. *Plant Physiology* 84, 341-437.
- Fischer, R.A. and HilleRisLambers, D. (1978). Effect of environment and cultivar on source limitation to grain weight in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research* 29, 443-458.
- Friedrich, J.W. and Huffaker, R.C. (1980). Photosynthesis, leaf resistances and ribulose-1,5-biphosphate carboxylase degradation in senescing barley leaves. *Plant Physiology* 65, 1103-1107.
- Gallagher, J.N., Biscoe, P.V. and Scott, R.K. (1975). Barley and its environment. V. Stability of grain weight. *Journal of Applied Ecology* 12, 319-336.
- Gallagher, J.N., Biscoe, P.V. and Hunter, B. (1976). Effects of drought on grain growth. *Nature* 264, 541-542.
- Geiger, D.R. (1976). Effects of translocation and assimilate demand on photosynthesis. *Canadian Journal of Botany* 54, 2337-2345.
- Groot, J.J.R. en van Dijk, W. (1987). De relatie tussen stikstofgehalte en fotosynthesesnelheid bij wintergerst (*Hordeum vulgare*). CABO-verslag 74. CABO, Wageningen, .. pp).
- Guinn, G. and Mauney, J.R. (1980). Analysis of CO₂ exchange assumptions: Feedback control. In: *Predicting photosynthesis for ecosystem models* (Ed. by J.D. Hesketh & J.W. Jones), CRC Press, Boca Raton.
- Habeshaw, D. (1973). Translocation and the control of photosynthesis in sugar beet. *Planta* 110, 213-226.
- Hanif, M. and Langer, R.H.M. (1972). The vascular systemn of the spikelets in wheat (*Triticum aestivum*). *Annals of Botany* 36, 721-727.
- Hansen, W.R. and Shibles, R.M. (1978). Seasonal log of the flowering and podding activity of field-grown soybeans *Glycine max* (L.) Merrill. *Agronomy Journal* 70, 47-50.
- Hardman, L.L. and Brun, W.A. (1971). Effect of atmospheric carbon dioxide enrichment at different developmental stages on growth yield components of soybeans. *Crop Science* 11, 886-888.
- Heemst, van H.D.J. en Smid, H. (1988). *Physiologisch onderzoek aan erwten (Pisum sativum L.)*. Verslag van proef CABO-909. CABO-verslag 95.

- Hehl, G. (1971). Der Einfluss der Ernährung und des physiologischen Alters auf den Kohlenhydratgehalt sowie die einzelnen Kohlenhydratfraktionen bei einigen Gramineen und Leguminosen. Dissertation Universität Giessen.
- Heindl, J.C. and Brun, W.A. (1983). Light and shade effects on abscission and ¹⁴C-photoassimilate partitioning among reproductive structures in soybean. *Plant Physiology* 73, 434-439.
- Heitholt, J.J., Egli, D.B., Leggett, J.E. and MacKown, C.T. (1986). Role of assimilate and carbon-14 photosynthate partitioning in soybean reproductive abortion. *Crop Science* 26, 999-1004.
- Hellebust, J.A. (1976). Osmoregulation. *Annual Review of Plant Physiology* 27, 485-505.
- Huff, A. and Dybing, C.D. (1980). Factors affecting shedding of flowers in soybean (*Glycine max* (L.) Merrill). *Journal of Experimental Botany* 31, 751-762.
- Jaquiéry, R. and Keller, E.R. (1978). La chute des fruits chez la féverole (*Vicia faba* L.) en relation avec la disponibilité en assimilats marqués au ¹⁴C. *Revue Suisse Agriculture* 10, 123-127.
- Jenner, C.F. (1974). An investigation of the association between the hydrolysis of sucrose and its absorption by grains of wheat. *Australian Journal of Plant Physiology* 1, 319-329.
- Jenner, C.F. (1976). Physiological investigations on restrictions to transport of sucrose in ears of wheat. *Australian Journal of Plant Physiology* 3, 337-347.
- Jenner, C.F. (1980). Effects of shading or removing spikelets in wheat: testing assumptions. *Australian Journal of Plant Physiology* 7, 113-121.
- Jenner, C.F. and Rathjen, A.J. (1972). Limitations to the accumulation of starch in the developing wheat grain. *Annals of Botany* 36, 743-754.
- Jenner, C.F. and Rathjen, A.J. (1978). Physiological basis of genetic differences in the growth of grains of six varieties of wheat. *Australian Journal of Plant Physiology* 5, 249-262.
- Judel, G.K. and Mengel, K. (1982). Effect of shading on nonstructural carbohydrates and their turnover in culms and leaves during the grain filling period of spring wheat. *Crop Science* 22, 958-962.
- Kambal, A.E. (1969). Flower drop and fruit set in field beans, *Vicia faba* L. *Journal of Agricultural Science* 72, 131-138.
- King, R.W., Wardlaw, I.F. and Evans, L.T. (1967). Effect of assimilate utilization on photosynthetic rate in wheat. *Planta* 77, 261-276.

- Lawn, R.J. and Brun, W.A. (1974). Symbiotic nitrogen fixation in soybeans. I. Effect of photosynthetic source-sink manipulations. *Crop Science* 14, 11-16.
- Lopatecki, L.E., Longair, E.L. and Kasting, R. (1962). Quantitative changes of soluble carbohydrates in stems of solid and hollow-stemmed wheats during growth. *Canadian Journal of Botany* 40, 1223-1228.
- Loveys, B.R. and Kriedemann, P.E. (1974). Internal control of stomatal physiology and photosynthesis. I. Stomatal regulation and associated changes in endogenous levels of abscisic and phaseic acids. *Australian Journal of Plant Physiology* 1, 407-415.
- Lupton, F.G.H. (1968). The analysis of grain yield of wheat in terms of photosynthetic ability and efficiency of translocation. *Annals of Applied Biology* 61, 109-119.
- Lupton, F.G.H. (1969). Estimation of yield in wheat from measurements of photosynthesis and translocation in the field. *Annals of Applied Biology* 64, 363-374.
- Madsen, E. (1968). Effect of CO₂ concentration on the accumulation of starch and sugar in tomato leaves. *Physiology Plantarum* 21, 168-175.
- Makunga, O.H.D., Pearman, S.M., Thomas, S.M. and Thorne, G.N. (1978). Distribution of photosynthate produced before and after anthesis in tall and semi-dwarf winter wheat, as effected by nitrogen fertilizer. *Annals of Applied Biology* 88, 429-437.
- McCaig, N.T. and Clarke, J.M. (1982). Seasonal changes in nonstructural carbohydrates levels of wheat and oats grown in a semiarid environment. *Crop Science* 22, 963-970.
- Mondal, M.H., Brun, W.A. and Brenner, M.L. (1978). Effects of sink removal on photosynthesis and senescence in leaves of soybean (*Glycine max* L.) plants. *Plant Physiology* 61, 394-397.
- Munns, R. and Weir, R. (1981). Contribution of sugars to osmotic adjustment in elongating and expanded zones of wheat leaves during moderate water deficits at two light levels. *Australian Journal of Plant Physiology* 8, 93-105.
- Nafziger, E.D. and Koller, H.R. (1976). Influence of leaf starch concentration on CO₂ assimilation in soybean. *Plant Physiology* 57, 560-563.
- Peat, W.E. (1983). Developmental physiology. In: the faba bean (Ed. by P.D. Hebblethwaite), Butterworths, London.

- Penning de Vries, F.W.T., van Laar, H.H. and Chardon, M.C.M. (1983). Bioenergetics of growth of seeds, fruits and storage organs. Proceedings symposium of potential productivity of field crops under different environments, 1980. International Rice Research Institute, Manila, Philippines.
- Quillere, I. (1986a). Les mouvements d'assimilats: importance et role des reserves carbonees. Informations Technique C.E.T.I.O.M.
- Quillere, I. (1986b). Mise en reserve dans le systeme racinaire influence des techniques culturales. Informayions Technique C.E.T.I.O.M.
- Quillere, I. (1987a). Etude de la dynamique des reserves en liaison avec la croissance chez le colza d'hiver. Resume du travail de these.
- Quillere, I. et Triboi, A.M. (1987b). Dynamique des reserves carbonees chez le colza d'hiver impacts sur la croissance. 7e Congres International sur le Colza Pologne, 11-14 Mai 1987.
- Rawson, H.M. and Bagga, A.K. (1979). Influence of temperature between floral initiation and flag leaf emergence on grain number in wheat. Australian Journal of Plant Physiology 6, 391-400.
- Rawson, H.M. and Evans, L.T. (1971). The contribution of stem reserves to grain development in a range of wheat cultivars of different height. Australian Journal of Agricultural Research 22, 851-863.
- Reen, van R. and Singleton, W.R. (1952). Sucrose content in the stalks of maize inbreds. Agronomy Journal 44, 610-614.
- Schaik, van P.H. and Probst, A.H. (1958). The inheritance of inflorescence type, peduncle length, flowers per node and percent flower shedding in soybeans. Agronomy Journal 50, 191-197.
- Seth, A.K. and Wareing, P.F. (1966). Hormone-directed transport of metabolites and its possible role in plant senescence. Journal of Experimental Botany 18, 65-77.
- Smith, D. and Grotelueschen, R.D. (1966). Carbohydrates in grasses. I. Sugar and fructosan composition of the stem bases of several northern-adapted grasses at seed maturity. Crop Science 6, 262-266.
- Sofield, I., Evans, L.T., Cook, M.G. and Wardlaw, I.F. (1977). Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. Australian Journal of Plant Physiology 4, 785-797.
- Spiertz, J.H.J. (1974). Grain growth and distribution of dry matter in the wheat plant as influenced by temperature, light energy and ear size. Netherlands Journal of Agricultural Science 22, 207-220.

- Spiertz, J.H.J. (1977). The influence of temperature and light intensity on grain growth in relation to the carbohydrate and nitrogen economy of the wheat plant. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 25, 182-197.
- Spiertz, J.H.J. and Ellen, J. (1978). Effects of nitrogen on crop development and grain growth of winter wheat in relation to assimilation and utilization of assimilates and nutrients. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 26, 210-231.
- Spiertz, J.H.J. and Haar, van de H. (1978). Differences in grain growth, crop photosynthesis and distribution of assimilates between a semi-dwarf and a standard cultivar of winter wheat. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 26, 233-249.
- Stoy, V. (1965). Photosynthesis, respiration and carbohydrate accumulation in spring wheat in relation to yield. *Physiologia Plantarum Suppl.* IV, 1-125.
- Stoy, V. (1979). The storage and remobilization of carbohydrates in cereals. In: *Crop physiology and cereal breeding, proceedings of a Eucarpia workshop* (Ed. by J.H.J. Spiertz and Th. Kramer), Wageningen, p. 55-59.
- Streeter, J.G. and Jeffers, D.L. (1979). Distribution of total non-structural carbohydrates in soybean plants having increased reproductive load. *Crop Science* 19, 729-734.
- Thome, U. and Kuhbauch, W. (1985). Change in the carbohydrate pattern in the cell content of wheat stems during grain-filling. *Zeitschrift für Acker und Pflanzenbau* 155, 253-260.
- Thorne, J.H. and Koller, H.R. (1974). Influence of assimilate demand on photosynthesis, diffusive resistances, translocation and carbohydrate levels of soybean leaves. *Plant Physiology* 54, 201-207.
- Treharne, K.J., Stoddart, J.L., Pughe, J., Paranjothy, K. and Wareing, P.F. (1970). Effects of gibberellin and cytokinins on the activity of photosynthetic enzymes and plastid ribosomal RNA synthesis in *Phaseolus vulgaris* L. *Nature* 228, 129-131.
- Vos, J. (1981). Chemical analyses of carbohydrates, carbon and cell wall constituents. In: *Effects of temperature and nitrogen supply on post-floral growth of wheat; measurements and simulations. Proefschrift* Wageningen.
- Wiebold, W.J., Ashley, D.A. and Boerma, H.R. (1981). Reproductive abscission levels and patterns for eleven determinate soybean cultivars. *Agronomy Journal* 73, 43-46.

- Winzeler, H. and Nosberger, J. (1980). Dry matter production and content of nonstructural carbohydrates during the grain filling period as influenced by different pre-grainfilling temperatures in two spring wheat cultivars. Zeitschrift fur Acker -und Pflanzenbau 149, 318-327.
- Wittenbach, V.A., Ackerson, R.C., Giaquinta, R.T. and Heber, R.R. (1980). Changes in photosynthesis, ribulose biphosphate carboxylase, proteolytic activity and ultrastructure of soybean leaves during senescence. Crop Science 20, 225-231.