

D 358

ONDERZOEK NAAR DE RELATIE GASTHEER - HALFPARASIET;
DE BEINVLOEDING VAN DE FOTOSYNTHESESNELHEID.

juni - december 1971

J.M.U. de Boer.

Rijksuniversiteit Groningen
Bibliotheek Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN

INHOUD

	Pag.
Inleiding	1
Materiaal en Methode	5
Resultaten	13
Discussie	23
Samenvatting en conclusies	33
Suggesties voor verder onderzoek	35
Literatuur	36

INLEIDING

Hemi-of halfparasieten zijn planten die zich met haustoria op wortel of stengel van de gastheer hechten. In deze haustoria, die er uit zien als een knopvormige verdikking van de wortel van de parasiet op de gastheerwortel, wordt door enkele tracheïden een verbinding gevormd tussen het xyleem van gastheer en gast waardoor water en daarin opgeloste stoffen uit de gastheer kunnen worden overgenomen. Hemiparasieten beschikken over chlorofyl en kunnen in hun eigen behoefte aan organische stoffen voorzien (Härtel, 1956). Het haustorium vormt een vervanging voor de wortelharen.

De grens tussen hemiparasieten en echte parasieten, die volledig afhankelijk van hun gastheer zijn, ligt niet erg duidelijk. Tussen beide uitersten, volledig afhankelijk en alleen wat betreft water en zouten afhankelijk, komen allerlei overgangsvormen voor. Binnen de familie der Scrophulariaceae kan een reeks van genera opgesteld worden die duidelijk verschillen in afhankelijkheid. Lathraea leeft volledig holoparasitair. Harveya en Hyobanche hebben sterk gereduceerde bleke bladeren en leven bijna holoparasitair. Striga en Tozzia zijn in hun jeugd holoparasitair en gaan pas in een later stadium over op een hemiparasitaire levenswijze. Striga heeft zelfs een gastheer nodig om te kunnen kiemen. Rhinanthus, Pedicularis, Bartsia en Melampyrum leven hemiparasitair maar kunnen geen wortelharen meer vormen, wat Odontites en Euphrasia nog wel kunnen. Deze laatste twee zijn het minst afhankelijk en kunnen, zij het armetierig, nog zonder gastheer groeien (Härtel, 1959, Schmucker, 1959).

In het verleden is er getwijfeld aan de juistheid van de definitie zoals Härtel die opgesteld heeft. Het is b.v. moeilijk te

de unullin ben

*Wie achterin,
Mendel*

begrijpen waarom bepaalde hemiparasieten aan een beperkte groep van gastheren gebonden is terwijl ze alleen wat betreft water en opgeloste zouten afhankelijk zouden zijn.

Ook is getwijfeld aan het fotosynthetiserend vermogen van de hemiparasieten. Bonnier concludeerde uit zijn proeven dat hemiparasieten zeer gebrekkig fotosynthetiseren en daarom ook voor organische stoffen afhankelijk moeten zijn. Kostytschew (1922) echter vond in zijn proeven voor hemiparasieten een normale fotosynthese. Verder vond hij een hoge verdamping. Een onderzoek naar de wateropname toonde de Iwanofsprong, een onder water afgesneden blad gaat na het afsnijden sneller transpireren dan tevoren. Zijn conclusie was dat hemiparasieten waterafhankelijk zijn. Er bestaat een disharmonie tussen wortel- en transpiratiesysteem die een oorzaak kan zijn voor het ontstaan van parasitisme.

Härtel (1941) zelf vond in eigen onderzoek met twee Pedicularis-soorten op enkele grassen dat de gastheer gedwongen wordt zijn transpiratie te verlagen. Dit gaat gepaard met een daling in het koolhydraatgehalte. Volgens Härtel duidt dit op een beperkte fotosynthese. De parasiet heeft over het algemeen een hogere transpiratie (ongeveer gelijk aan de normale waarde voor een vergelijkbare niet beparasiteerde plant) en een vrij hoog koolhydraatgehalte. Hij kan dus zelf fotosynthetiseren. Hierbij zijn er geen gegevens voorhanden of er misschien organische stoffen over gaan naar de parasiet.

Hull en Leonard (1964) hebben onderzoek gedaan aan een aantal Mistletoesoorten van de geslachten Arceuthobium en Phoradendron. Hierbij werd aan de gastheer gemerkt koolzuur toegediend waarna na verloop van tijd de activiteit in de gastheer en de gast

werd nagegaan. Hierbij bleek dat bij Arceuthobiumsoorten wel een vrij grote activiteit in de parasiet kon worden aangetoond bij groeien op verschillende gastheren in tegenstelling tot Phoradendronsoorten waarin vrijwel geen activiteit kon worden aangetoond. Deze laatste soorten bleken dus alleen afhankelijk voor water en mineralen in tegenstelling tot de eerste die sucrose afkomstig uit de gastheer in de spruit opslaan.

Uit proeven van Govier, Nelson en Pate (1967) bleek dat ook Odontites een grote verscheidenheid aan organische stoffen overneemt van zijn gastheer. Na toedienen van C¹⁴O₂ aan de gastheer werden na verloop van tijd in de parasiet gelabelde aminozuren, amiden, organische zuren en suikers gevonden. Het transport in omgekeerde richting is uiterst beperkt. In zonder gastheer gekweekte planten blijken aminozuren en amiden in veel lagere concentraties en andere verhoudingen voor te komen, het patroon wordt aan de gastheer aangepast.

De ratelaar geldt als meer afhankelijk van zijn gastheer en volgens Meijboom gaan er ook bij de ratelaar vele organische verbindingen van gastheer naar gast over.

Wanneer de ratelaar nu alleen gekweekt wordt blijft hij veel kleiner maar is wel in staat om zijn levenscyclus te voltooien. In dat geval moet de parasiet de bijdrage in organische stoffen van zijn gastheer missen en alles zelf synthetiseren.

De vraagstelling is nu deze, of de hemiparasiet, in dit geval de ratelaar, wanneer hij in de situatie verkeert dat hij alleen op eigen fotosyntheseproducten is aangewezen, op een hoger fotosyntheseniveau overschakelt dan wanneer hij een gedeelte van de benodigde stoffen aan zijn gastheer onttrekken kan. Hiermee ver-

bonden is het probleem ,hoe, reageert de gastheer op de parasiet,
schakelt de gastheer over op een hogere fotosynthese wanneer hij
een gedeelte van zijn producten aan de ratelaar verliest.

MATERIAAL EN METHODE

Materiaal.

1, Voor de proeven zijn de volgende combinaties op voedingsoplossing gekweekt.

a, gastheer alleen.

b, gastheer + hemiparasiet.

c, hemiparasiet alleen.

Als gastheer is gebruikt vlas (*Linum usitatissimum*) en als hemiparasiet de grote ratelaar (*Rhinanthus serotinus*).

2.

2, Gedroogd materiaal dat door Mevr.F.Kingma-Bouma op verschillende gastheren op de volle grond gekweekt is..

3 Materiaal dat in Haren achter de Zonneborg is geplukt.

4 Materiaal dat in plastic V&D teiltjes is gekweekt.

Methodes.

1, Kweken.

a, kieming van het vlas.

Kieming treedt op wanneer het zaad gedurende 24 uur bij 23 C op vochtig filtreerpapier wordt gelegd.

b, kieming van de ratelaar.

Ratelaarzaad heeft een koudebehandeling van \pm 7 weken nodig. Hiervoor wordt het in petrischalen met vochtig filtreerpapier in een koelkast bij 4 C geplaatst. Wanneer dat nodig is wordt water toe-

gevoegd en na het beginnen van de kieming wordt iedere week het gekiemde zaad uitgezocht.

Aanvankelijk traden bij deze koudebehandeling moeilijkheden op, kieming bleef uit en het zaad verschimmelde. Dit is mogelijk veroorzaakt door het feit dat in het begin de temperatuur niet precies op 4 C gehandhaafd kon worden. Als gevolg hiervan is voor de eerste proefserie gekiemd zaad afkomstig van het Laboratorium voor Plantenoecologie in Haren gebruikt.

Na de eerste mislukkingen zijn verschillende typen zaad uitgeteerd. Het beste voldeden Lieveren oogst 1969 en Beilerstroom oogst 1970 gekweekt in de proeftuin van Genetica. Donderen oogst 1969 schimmelde weer en Donderen oogst 1970 gaf minder kieming. Voor de verdere proeven zijn steeds planten van Beilerstroom oogst 1970 gebruikt.

c, Opkweken van gekiemde zaden.

Het opkweken gebeurde in plastic potjes gevuld met perlite.

groep I 3 vlasplanten per pot.

groep II 3 vlasplanten + 3 ratelaars per pot.

groep III 3 ratelaars per pot.

Er is regelmatig gedestilleerd water gegeven en met behulp van een kaasdoek kap zijn de planten in de zomer tegen te felle zon beschermd. Indien nodig is een of twee keer voedingsoplossing $\frac{1}{2}$ N Hoagland gegeven. Na \pm 4 weken zijn de plantjes groot genoeg om op voedingsoplossing gezet te worden. Bij de gastheer-hemiparasietcombinatie zijn dan de haustoria reeds gevormd. De planten zijn in groepen van zes op porceleinen potten met een liter $\frac{1}{2}$ N Hoagland oplossing gezet; over de pot ligt een plastic schijf met gaten waarin kurkjes passen

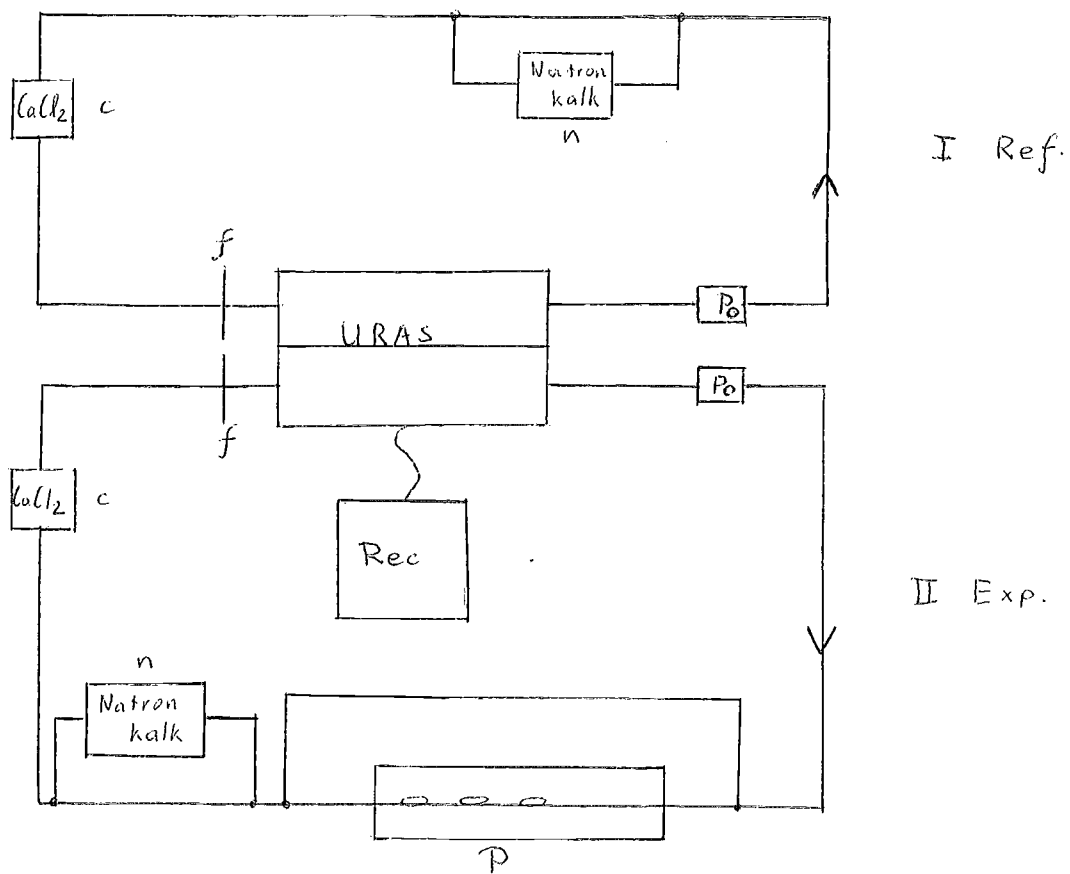


Fig.1. Proefopstelling bij de fotosynthesemeting.

die om de stengels van de planten geschoven zijn. Op de potten met de combinaties staan 12 planten en op die met de afzonderlijk gekweekte gastheren en hemiparasieten ieder 6. De potten zijn regelmatig met gedestilleerd water aangevuld en eens in de twee weken is de voedingsoplossing ververscht. Zo is gekweekt tot oogsten.

2, Meting van de schijnbare fotosynthese.

De bepaling van de schijnbare fotosynthese, de netto koolzuur opname, is gedaan met behulp van de U.R.A.S. 2, een infra rood gasanalysator. Er is gewerkt met een vereenvoudiging van het gesloten systeem beschreven door Lister, Krotkov en Nelson (1961). Dit is geschematiseerd weergegeven in fig. 1. In het referentiesysteem (I) wordt de lucht die rondgepompt wordt constant vrij van CO₂ gehouden met natronkalk (n) en gedroogd met calciumchloride (c).

In het experimentele gedeelte (II) is een perspexbuis (P) opgenomen waarin het plantenmateriaal gebracht wordt op een plastic plaatje dat bedekt is met vochtig filtreerpapier. In een shunt is natronkalk opgenomen om overtollig CO₂ te verwijderen, vervolgens wordt de lucht met calciumchloride (c) gedroogd en gaat door een filter (f) de U.R.A.S. in.

In het apparaat wordt constant het verschil in koolzuurgehalte gemeten tussen beide systemen en aan een recorder (Rec) toegevoerd. Uit de helling van de grafiek kan het koolzuurverbruik per tijdseenheid van het plantenmateriaal berekend worden met behulp van de volgende formule.

$$\frac{\text{ppm. CO}_2 \times \text{Vol.} \times B \times l \times 1,977 \times 60 \times l}{10^6 \times 760 \times (1+t(0,00367)) \times \text{min.} \times \text{gr. of dm}^2 \text{ of mg. Chlor.}} =$$

1,977 = gewicht van 1 cm³ CO₂, B = luchtdruk, t = temperatuur.

Vol. = het volume van het experimentele gedeelte.

Uitkomst in mg. CO₂.

Het volume van het systeem is op de volgende manier bepaald.

Het volume van het experimentele gedeelte is in twee gedeelten verdeeld, $V = V_1 + V_2$.

Nadat met behulp van natronkalk het hele systeem koolzuurvrij is gemaakt, wordt V₁ met lucht van buiten gevuld, vervolgens wordt de lucht door het hele systeem gepompt en na menging wordt het koolzuurgehalte afgelezen, waarde a. Deze werkwijze wordt herhaald nadat V₁ met een bekende factor is verkleind, dit geeft waarde b. Met behulp van deze beide koolzuurgehaltes kan het totaalvolume worden berekend.

$$\frac{V_1 \times y}{V} = a \qquad \frac{(V_1 - z) \times y}{V - z} = b$$

Hierin is y het CO₂ gehalte van de buitenlucht, wanneer aangenomen wordt dat y gedurende de bepaling constant blijft valt y weg uit de berekening. Uit diameter en lengte van buis en slangen kan V₁ bepaald worden, hierna kan V berekend worden.

$$\frac{a}{b} = \frac{V_1 \times y}{V} \times \frac{V - z}{y \times (V_1 - z)}$$

3 , Bepaling bladoppervlak.

Het bladoppervlak wordt bepaald met lichtgevoelig Atlas-Ozalid papier. Hierop worden afdrukjes gemaakt door de blaadjes tussen twee glasplaten op het papier te leggen en ze gedurende 5 minuten te belichten met een 150 W lamp die op 10 cm. afstand geplaatst is. Het ontwikkelen gebeurt in een exsiccator met ammoniakdamp en neemt ongeveer een halve minuut in beslag. Na uitknippen worden de afdrukjes gewogen en wanneer het gewicht van 1 cm^2 bekend is kan het oppervlak berekend worden.

4 , Bepaling versgewicht.

Het versgewicht is bepaald door weging op een Mettlerbalans.

5 , Bepaling chlorofylgehalte.

Bij de bepaling van het chlorofylgehalte is uitgegaan van de methode van Bruinsma (1963), deze is iets gewijzigd. Het bladmateriaal wordt fijngewreven in vloeibaar stikstof waarna koude aceton wordt toegevoegd. De aceton wordt afgezogen door een G_4 glasfilter waarbij nagespoeld wordt met aceton tot alle chlorofyl is opgelost. Na de extractie wordt een berekende hoeveelheid water toegevoegd waardoor de acetonconcentratie op 80 % wordt gebracht. Vervolgens wordt de extinctie gemeten in de Unicam spectrofotometer bij 645, 652 en 663 $m\mu$. Met de volgende formules kan dan de chlorofylconcentratie berekend worden.

$$\text{Chlorofyl a} = 12,7 \times E_{663} - 2,7 \times E_{645}.$$

$$\text{Chlorofyl b} = 22,9 \times E_{645} - 4,7 \times E_{663}.$$

Chlorofyl a + b = 20,2 x E 645 + 8,0 x E 663.

Chlorofyl a + b = 27,8 x E 652.

$$R \text{ a/b} = \frac{0,547 (4,70 \times E 663 - E 645)}{4,87 \times E 645 - E 663}$$

R a/b geeft de verhouding aan waarin chlorofyl a en b in de plant voorkomen.

Voor chlorofyl a + b is het gemiddelde van de uitkomsten van de beide formules genomen.

Aangezien chlorofyl bij hoge temperatuur in licht vrij snel wordt afgebroken moeten bij de extractie enige voorzorgen genomen worden. Alle glaswerk dat gebruikt is, is met zwart plastic beplakt om het licht zoveel mogelijk te weren, verder moet de extractie snel plaats vinden terwijl het materiaal nog koud is van het fijn wrijven in de vloeibare stikstof en moet er koude aceton gebruikt worden. Eventueel bewaren van extract moet in zwarte flesjes in de koelkast plaatsvinden.

6 , Bepaling stikstofgehaltenes.

Het stikstofgehalte is als volgt bepaald. Er is uitgegaan van 0,2 tot 0,3 gram versgewicht aan materiaal dat in 10 ml. 3 % zoutzuur eerst 3 uur lang is geschud. Door affiltreren worden een oplosbare en een onoplosbare fractie gescheiden. De eiwitten komen in de onoplosbare fractie en de aminozuren in de oplosbare. De oplosbare fracties worden in kjeldahlkolven ingedampt tot \pm 2 ml. Vervolgens wordt aan iedere kolf 3 ml. H_2SO_4 en een spatelpuntje katalysatormengsel ($CuSO_4 + K_2SO_4$ 1:3) toegevoegd. Blanco's met en zonder filtreerpapier zijn meebehandeld. Door langdurig koken wordt het mengsel gedestruerd. De tijd hiervoor nodig varieerde van zes

uur tot drie dagen. Bij de onoplosbare fracties is het voorgekomen dat het papier al het zuur opnam zodat in de kolf een droge puddingachtige massa onstond, in dit geval moet erg voorzichtig verder gedestruueerd worden, waarbij de massa vanzelf weer vloeibaar wordt. Zodra de destructievloeistof helder en kleurloos is wordt deze afgekoeld en verdund met 10 ml. gedestilleerd water en vervolgens in een dubbelwandige destillatiekolf gebracht. Na enige keren naspoelen wordt er 20 ml. 7,5 N NaOH toegevoegd. Hierbij wordt ammoniak gevormd die door stoom overgedestilleerd wordt en opgevangen in een erlenmeyer met 10 ml. gedestilleerd water, 10 ml. 2% Boorzuur en twee druppels indicator (0,1 % alcoholische methyleenblauw oplossing en 0,1 % alcoholische methylrood oplossing 1:4). Na kleuromslag wordt er precies vijf minuten overgedestilleerd. Door te titreren met 1/70 N HCl kan de aanwezige hoeveelheid ammonium bepaald worden. Hieruit wordt de hoeveelheid stikstof in de plant aanwezig uitgerekend en uitgedrukt in mg. N/gr. vers- of drooggewicht. 6)

Met deze gegevens van droog- en versgewicht zijn tevens percentages droge stof uitgerekend.

7 Coupes.

Met de hand gesneden coupes van alle vier typen blaadjes zijn onder het microscoop bekeken. Met een oculairmicrometer zijn verschillen in dikte nagegaan en verder is naar de verdeling van het chlorofyl gekeken.

8 Zetmeelgehalte.

Met behulp van 96% alcohol zijn in een warm waterbad chlorofyl en suikers uit de blaadjes verwijderd, hierna is het zetmeel

met een lugolse joodjoodkali oplossing gekleurd. De kleuring is beoordeeld onder een microscoop bij een kleine vergroting en gewaardeerd met 0 - 5 + tekens.

RESULTATEN

1, Kweek.

De planten in de verschillende series vertoonden duidelijke verschillen .

a, vlas: De planten die met een ratelaar opgekweekt zijn, blijven duidelijk kleiner dan de apart gekweekte. 7/

b, ratelaar: De planten die zonder gastheer in groepsverband opgekweekt zijn blijven veel kleiner dan de planten die van een gastheer geprofiteerd hebben, ook treden er na verloop van tijd onderling grootteverschillen op waarbij de kleinste vaak dood gaan. Beide groepen blijven kleiner wanneer ze op voedingsoplossing gekweekt worden dan de overeenkomstige groepen die opgekweekt zijn op potten met een mengsel van half aarde en half zand.

2, Fotosyntheseproef ratelaar + vlas.

Voor deze proefserie is gekiemd zaad van Plantenoecologie uit Haren gebruikt; dit is op 15 juni in perlite uitgezet en op 13 juli overgezet op voedingsoplossing. De metingen zijn gedaan tussen 28 juli en 20 augustus. Het vlas was toen nog niet met meeldauw besmet. Op 25 augustus is voor het eerst meeldauw op het vlas geconstateerd, waarop bestrijding volgde. Er is dus een leeftijdsverschil van drie weken tussen de planten die aan het begin en aan het einde van de proefperiode bewerkt zijn.

De resultaten die in de volgende tabel staan weergegeven zijn de gemiddelden van de gemeten waarden. 7/

Tabel 1. Fotosynthese, chlorofylgehalte en bladdikte van de ratelaar-vlascombinatie.

	F/mg.Chl.	F/dm ²	F/g.	mg.Chl./g.	mg.Chl./dm ²	g./dm ²	Ra/b.
Rhin.+	1,45	3,39	2,24	1,74	2,38	1,31	2,99
Rhin.-	1,74	4,08	2,51	1,45	2,37	1,65	3,09
Lin.+	2,52	7,62	5,05	2,03	3,10	1,50	2,42
Lin.-	2,96	5,86	4,25	1,44	1,99	1,39	2,20

F = Fotosynthese uitgedrukt in mg.CO₂ netto opgenomen per uur.

Uit de tabel zijn de volgende verschillen te halen. Een beparasiteerde vlasplant blijkt een verhoogde fotosynthese te hebben ten opzichte van de controle wanneer die uitgedrukt wordt als mg.CO₂/g.uur of als mg.CO₂/dm².uur. Verder blijkt hij een hoger chlorofylgehalte te hebben, de fotosynthese per mg.Chl. blijkt echter hoger te zijn voor een plant die niet door een ratelaar gehinderd wordt, voor deze ligt het quotiënt g./dm² ook lager, het blad is dus dunner.

Bij de ratelaar zijn de verschillen minder duidelijk. Het lijkt er op dat de fotosynthese per dm².uur bij een plant zonder gastheer hoger ligt dan bij een met gastheer, in F/g.uuris geen verschil. Uitgedrukt per mg.Chl.uur loopt de CO₂ opname bij een ratelaar met gastheer achteruit hoewel de plant er forser en welvarender uitziet dan de zonder gastheer opgekweekte ratelaars, voor zover dat

mogelijk is bij kweken op voedingsoplossing. Per dm^2 is het chlorofylgehalte gelijk, maar bij betrekken op versgewicht treden er verschillen op, die gepaard gaan met een verschil in het quotiënt g./dm^2 , dit ligt hoger voor de ratelaar zonder gastheer.

Uit de R_a/b , de verhouding waarin chlorofyl a en b in de plant voorkomen, kunnen geen verschillen gehaald worden, hiervoor is de variatie in de gevonden waarden te groot.

3, Proef met ratelaars op verschillende gastheren.

Ter controle van de gevonden waarden is de bepaling herhaald met een aantal ratelaar-gastheer combinaties, die in aarde opgegroeid waren. Hierdoor kunnen effecten van het kweken op voedingsoplossing naar voren komen. Aan dergelijke effecten is gedacht, omdat de planten op oplossing kleiner bleven en in tegenstelling tot de resultaten van Helmuth (1970) en Härtel (1941) een lagere fotosynthese hadden dan hun gastheer. Het materiaal voor deze proef komt van verschillende plaatsen. De planten van de *Rhinanthus-Lotus corniculatus* (Rhin.-Lo) en de *Rhinanthus-Phleum pratense* (Rhin.-Phl.) combinaties zijn afkomstig van een veldje achter de Zonneborg in Haren. De planten van de combinaties *Rhinanthus-Agrostis canina* (Rhin.-Ag.) en *Rhinanthus-Sonchus arvensis* (Rhin.-So.) zijn in een plastic V&D teiltje gekweekt. Alle ratelaars bloeiden reeds, *Agrostis* had al zaad gezet, *Sonchus* bloeide nog net niet, *Lotus* en *Phleum* echter wel. Over de leeftijd van de planten is niets bekend. De bepaling van de *Agrostis* combinatie is gedaan tussen 20 en 27 juli. De bepalingen van de andere drie combinaties zijn uitgevoerd op 30 en 31 augustus.

In de tabel berusten de getallen op één meting behalve die van de

Rhinanthus-Agrostis combinatie. In dit laatste geval is het gemiddelde van twee metingen gegeven.

Tabel 2. Fotosynthese, chlorofylgehalte en dikte van ratelaars met verschillende gastheren, Agrostis, Sonchus, Lotus en Phleum.

	F/mg.Chl.	F/dm ²	F/g.	mg.Chl./g.	mg.Chl./dm ²	g/dm ²	Ra/b
Ag.+	2,03	2,90	2,33	1,15	1,44	1,24	2,95
So.+	1,92	3,55	1,06	0,55	1,86	3,35	2,42
Lo.+	1,27	4,09	3,09	2,43	3,22	1,33	2,48
Ph.+	1,81	3,86	3,13	1,73	2,13	1,23	2,94
Rhin.Ag.	2,36	5,48	2,50	1,06	2,33	2,20	2,75
Rhin.So.	1,17	3,40	2,00	1,66	2,83	1,70	2,54
Rhin.Lo	1,03	4,69	2,05	1,99	4,55	2,29	2,49
Rhin.Ph.	1,19	4,66	2,08	1,76	3,93	2,24	2,66

De bepaling van Agrostis wijkt af van de andere; wanneer we deze even buiten beschouwing laten, blijkt uit de andere drie combinaties, dat de ratelaar ongeacht de gastheer waarop hij groeit zijn fotosynthese ongeveer constant weet te houden, $F/g = \pm 2,05$ mg.CO₂ en $F/dm^2 = \pm 4,60$. De efficiëntie waarmee het aanwezige chlorofyl

wordt benut, ligt ook in dezelfde orde van grootte evenals de dikte van het ratelaarblad, alleen het blad van de ratelaar, die op *Sonchus* groeide is dunner. Het bijbehorende *Sonchus*blad is echter veel dikker dan dat van de andere gastheren.

Wanneer men naar de netto CO_2 opname per oppervlakteëenheid kijkt, blijkt verder, dat de ratelaar of ongeveer dezelfde (bij *Sonchus*) of een hogere netto koolzuuropname heeft. Per eenheid chlorofyl bezien, is de gastheer echter over het algemeen efficiënter. Per eenheid versgewicht treedt variatie op, voor de *Agrostis* combinatie zijn de waarden voor gastheer en gast ongeveer gelijk, maar bij de *Sonchus* combinatie ligt de gast hoger en bij de *Phleum* en *Lotus* combinaties liggen de gastheerwaarden hoger. De hoeveelheden, gemeten bij de ratelaars, die op voedingsoplossing zijn gekweekt, wijken af en zijn hier niet mee vergelijkbaar.

4, Bladdikte.

Als eenheid voor de dikte van het blad is de verhouding g/dm^2 tot nu toe aangenomen. Om te verifiëren of dit inderdaad een goede indicatie voor de dikte is, zijn er coupes gemaakt van bladmateriaal van alle groepen. Op verschillende plaatsen is met een oculairmicrometer de dikte van de coupes gemeten en een doorsnede op schaal getekend. (fig. 2)

Tabel 3. Diktes in mm.

	R-	R+	L-	L+
I	0,223	0,274	0,212	0,225
II	0,226	0,333	0,140	0,142
III	0,223	0,260	0,107	0,128
IV	0,181	0,160		
gem.	0,212	0,254	0,141	0,153

Wanneer men aanneemt, dat 1 cm.³ blad lg weegt, kan uit de g/dm.² verhouding de gemiddelde dikte berekend worden. Deze waarden zijn uitgerekend van de gemiddelde g/dm.² verhouding in de zomer gevonden en van een nieuwe g/dm.² bepaling van eind oktober. Tussen deze beide waarden bestaan vrij grote verschillen.

Tabel 4. Vergelijking diktes, bepaald in zomer en herfst.

	g/dm. ²	zomer	dikte	g/dm. ²	oktober	dikte	dikte mic.
Linum+	1,50		0,150	1,16		0,116	0,153
Linum-	1,39		0,139	1,12		0,112	0,141
Rhinanthus+	1,31		0,131	2,70		0,270	0,254
Rhinanthus-	1,65		0,165	1,59		0,159	0,212

Op de losse ratelaar na, zijn de diktes tussen augustus en oktober veranderd. Bij de beide groepen vlasplanten zijn de bladeren dunner geworden en bij de ratelaar met gastheer dikker, althans volgens de g/dm.² waarden.

Bij de dikteverschillen blijkt de laag palissadenparenchym ongeveer even dik te blijven, de grootste verschillen zitten in het sponsparenchym, ook de epidermis wordt iets dikker. Dit is het geval bij de gastheer met parasiet en bij de parasiet zonder gastheer. Het chlorofyl blijkt bij alle groepen gelijk over de hele dikte verdeeld te zijn.

De klieren, die op de onderzijde van het ratelaarblad voorkomen, voornamelijk langs de nerven, zijn bij de plant met gastheer in veel groter getale aanwezig dan bij een plant zonder gastheer.

5, Stikstofbepaling.

Om de fotosynthese ook op het eiwit- en enzymgehalte te kunnen betrekken, zijn er met de micro kjeldahlmethode stikstofbepalingengedaan. Hiervoor zijn planten van een tweede vlas-ratelaarserie gebruikt, in de kas op voedingsoplossing gekweekt, zaaidatum op perlite 22-7-71, overgezet op oplossing op 18-8-71. Voor een tweede bepaling is een derde serie gebruikt, op 3-8-71 op perlite gezaaid en op 30-8-71 overgezet op oplossing.

De stikstofgehalten van zowel de oplosbare als de onoplosbare fracties zijn bepaald. Gelijktijdig zijn van de tweede en de derde serie drogestof percentages bepaald. Hiermee zijn de stikstofhoeveelheden van de tweede en derde bepaling ook op het drooggewicht betrokken.

Tabel 5. Percentage droge stof ratelaars en vlas. (4)

	serie 2		serie 3	
L +	15,74	15,21	14,69	15,08
L -	12,34	16,01	17,34	15,33
R +	14,59	18,73	19,40	16,93
R -	18,46	21,42	20,99	18,20

Het drogestof percentage vertoont in alle groepen vrij grote schommelingen. Bij het vlas is nu eens L+, dan weer L- de hoogste, bij de ratelaar blijft ondanks de schommelingen de R- constant de hoogste.

Tabel 6. Stikstofgehalten ratelaars en vlas.

	mg.N/g.vers			mg.N/g.droog		
	opl.	onopl.	totaal.	opl.	onopl.	totaal
L.+ I	1,24	6,94	8,18			
II	1,88	5,63	7,51	12,37	22,97	35,34
III	2,51	6,69	9,20	16,75	46,31 [?]	63,06
L.- I	1,15	6,70	7,85			
II	2,03	7,10	9,13	12,68	44,34	57,02
III	2,60	9,13	11,73	16,28	57,04	73,32
R.+ I	2,26	6,29	8,55			
II	2,19	5,35	7,54	11,67	28,54	40,21
III	3,06	5,84	8,90	16,56	31,54 [?] 57,04 [?]	48,10
R.- I	1,73	6,98	8,71			
II	2,23	6,40	8,63	10,43	29,90	40,33
III	5,48	6,42	11,90	27,13	31,79	58,92

Over deze proef kan niets met zekerheid gezegd worden, diervoor
liggen de waarden van de verschillende bepalingen veel te ver uit
elkaar.

Verder zijn er nog stikstofbepalingen gedaan op gedroogd
materiaal, dat op Oecologie gekweekt is door Mevr. F.Kingma-Bouma.
Hiervoor zijn drie verschillende gastheercombinaties gebruikt: te
weten Rhinanthus-Festuca rubra, Rhinanthus- Rumex acetosella en
Rhinanthus-Trifolium repens. Deze drie zijn uitgekozen op grond
van de resultaten van de aminozuurbepalingen van hetzelfde mate-
riaal van Mej. C.H.Klaren.

Tabel 7. Stikstofgehalten van gedroogd materiaal.

	mg.N/g.drooggewicht.		
	opl.	onopl.	tot.
R.T.+	5,48	23,29	28,77
R.F.+	4,95	24,80	29,75
R.Ru.+	4,76	22,78	27,54
T.+	7,23	23,33	30,56
T.-	9,41	24,68	34,09
F.+	5,39	20,24	25,63
F.-	5,99	26,58	32,57
Ru.+	7,17	25,62	32,79
Ru.-	6,79	24,32	31,11

Uit deze gegevens blijkt, dat de ratelaar, onverschillig op welke gastheer hij staat, in staat is om zijn hoeveelheden stikstof, oplosbaar zowel als onoplosbaar, bij benadering constant te houden. Ook is te zien, dat de gastheren in verschillende mate te lijden hebben van de ratelaar, Bij *Trifolium* gaat de hoeveelheid oplosbare stikstof vrij sterk achteruit, terwijl het gehalte onoplosbare stikstof slechts weinig afneemt. *Festuca* verliest minder oplosbare N, maar de onoplosbare N neemt veel meer af. *Rumex* lijkt zelfs een hoger stikstofgehalte te krijgen, maar dit verschil is niet reëel. *Festuca* verliest in totaal het meeste stikstof aan de ratelaar. Het totaal stikstofgehalte van verschillende autotrofe planten zonder parasiet ligt in dezelfde orde van grootte.

6,

Zetmeel.

Het zetmeelgehalte is bepaald, om te zien of dit mogelijk een verklaring zou kunnen geven van de verschillen in percentages droge stof of dat dit een effect van watergebrek is.

Volgens de in het vorige hoofdstuk gegeven methode is het zetmeelgehalte bij benadering bepaald. Van alle vier groepen zijn een aantal blaadjes van verschillende planten gekleurd en bekeken. De grootste variatie treedt op bij blaadjes van de ratelaar met gastheer opgekweekt, daar geven sommige blaadjes in het geheel geen kleuring met joodjoodkali. De blauwkleuring is met 0-5 + tekens gewaardeerd, de gemiddelde aantallen zijn in de onderstaande tabel weergegeven.

Tabel 8.	Zetmeelgehaltenes.			
	R.+	R.-	L.+	L.-
gem. aant. + tekens	2,3	3,3	4,0	3,3

De ratelaar zonder gastheer slaat meer zetmeel op dan de ratelaar met gastheer en de apart gekweekte vlasplant slaat minder zetmeel op dan de beparasiteerde vlasplant.

DISCUSSIE

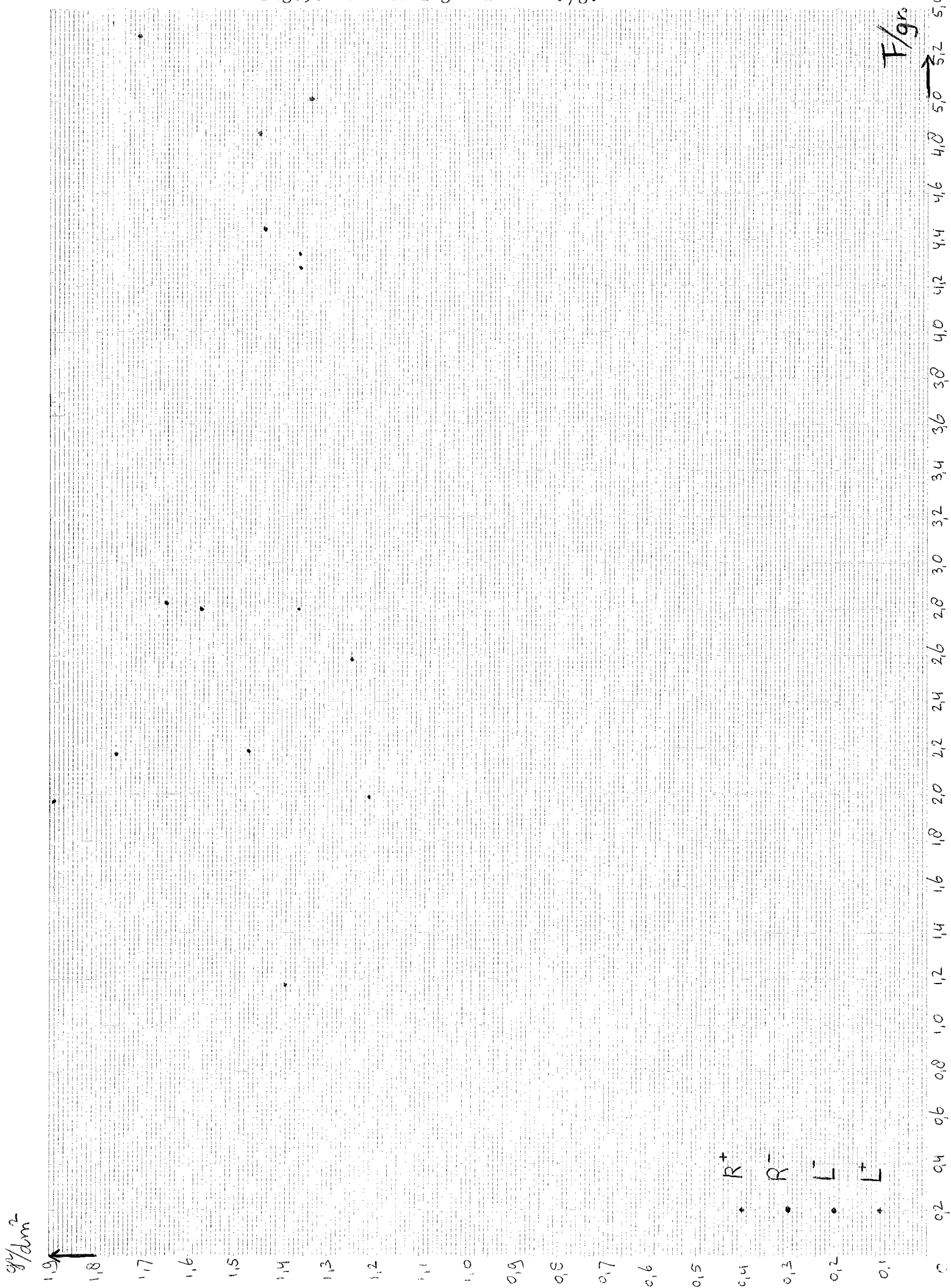
1, Kweekmethode.

Naast de normale kweekmethode beschreven in het hoofdstuk Materiaal en Methode, is er een andere kweekmethode geprobeerd. Dit is gebeurd vanwege de minder goede resultaten; de planten wilden niet goed groeien en wanneer er bij de kweek op perlite voedingsoplossing bij werd gegeven, trad er algengroei op. Als eerste is er met een andere voedingsoplossing (recept van Plantenoecologie Haren) gewerkt. Bij deze serie is een zeer grote sterfte opgetreden. We zijn toen direct naar de oude voedingsoplossing terug gegaan en hebben niet geprobeerd uit te vinden, wat de oorzaak hiervan was. Verder is er een kweek opgezet in potten met een mengsel van half zand en half aarde. Hierop blijken zowel de losse ratelaars als die met gastheer beter te groeien. Het is naar mijn idee beter, als het niet strikt noodzakelijk is, niet op voedingsoplossing te kweken.

2, Fotosynthesemetingen.

Bij de metingen van de fotosynthese zijn versgewicht, bladoppervlak en chlorofylgehalte als betrekkingsgrootheden gebruikt. In de meeste literatuur wordt het bladoppervlak als betrekkingsgrootheid aangehouden. Bij betrekken op de oppervlakte vertonen de planten een grotere variatie in de opgenomen hoeveelheden koolzuur, maar er wordt één ding uit het oog verloren en dat is, dat het ene blad dikker is dan het andere en dat één dm^2 van het ene blad veel meer chlorofyl kan bevatten dan één dm^2 van een ander blad. Daarom zijn hier alle drie betrekkingsgrootheden bepaald. Het is moeilijk te zeggen, welke van de drie de beste is. Wanneer er betrokken wordt op één dm^2 , kan men er van uitgaan, dat dezelfde hoeveelheid licht is opgevangen, maar de hoeveelheid

Fig.3. Verhouding dikte en F/g.



materiaal kan sterk verschillen. Ook kunnen bezwaren aangevoerd worden tegen betrekken op g.versgewicht, dan kan het percentage droge stof verschillen, in de dikte van het blad kunnen verschillen optreden, zodat het oppervlak, dat licht opvangt niet gelijk is en er kunnen verschillen in chlorofylgehalte optreden. Ook bij betrekken op mg.chlorofyl kunnen berekeningen gemaakt worden, die op geheel verschillende bladoppervlaktes betrekking hebben. De factor dikte blijkt in dit geval niet erg zwaar te wegen, bij alle vier groepen blijkt, dat bij toenemende dikte de fotosynthese per gram toeneemt (fig. 3), terwijl het chlorofyl gelijk verdeeld is over de gehele dikte van het blad. Alle dieptelagen in het blad doen dan dus gelijk op mee in de fotosynthese. Gram-versgewicht lijkt dan een betere betrekkingsgrootte dan de oppervlakte, wel moet er dan nog rekening gehouden worden met het chlorofylgehalte.

Wanneer men naar de gegevens in Tabel I kijkt van de F/g., dan blijkt, dat de beide ratelaargroepen er een even grote fotosynthese op na houden. Er is echter een verschil in chlorofylgehalte. Blijkbaar is het nodig om de fotosynthese constant te houden, dat het chlorofylgehalte verhoogd wordt. Het chlorofyl wordt in de parasiet zonder gastheer minder efficiënt gebruikt, dit gaat gepaard met een dikker blad.

Bij het vlas is er een klein verschil. De vlasplant met parasiet synthetiseert iets meer dan de plant zonder. Hij heeft tevens een hoger chlorofylgehalte en een iets dikker blad en springt ook minder efficiënt met zijn chlorofyl om.

In deze beide gevallen lijkt het er op, dat in de beide groepen, waar de omstandigheden het ongunstigst zijn (de vlas met parasiet en de parasiet zonder gastheer) de efficiëntie van het

metabolisme achteruit gaat en het blad dikker wordt en de groei wordt afgeremd. Het feit, dat het blad dikker wordt zou door watergebrek kunnen komen, bij een dikker blad hoort een relatief kleiner oppervlak, waardoor de verdamping kan worden tegengegaan.

De verklaring voor het feit, dat een vlasplant met parasiet meer synthetiseert, dan een zonder, zou gevonden kunnen worden in de Source-Sink Theorie (Neales- Incoll 1968). Volgens deze theorie heeft een vergroten van de Sink, de plaats waarheen de gevormde assimilaten worden afgevoerd en verwerkt, een verhoging van de fotosynthese in de Source ten gevolg in het assimilaten producerende blad, doordat de hoeveelheid in het blad aanwezige assimilaten afneemt. In dit geval zou de parasiet door afnemen van organische producten de Sink van de gastheer vergroten en dus een verhoogde fotosynthese induceren, die in dit geval gepaard gaat met een verhoging van het chlorofylgehalte.

Deze redenering kan niet zonder meer op de ratelaar toegepast worden. Een normale ratelaar, die een gastheer gevonden heeft, heeft over het algemeen een zwak ontwikkeld wortelstelsel. Dit vormt dus maar een kleine Sink, bovendien worden er nog organische stoffen uit de gastheer overgenomen. Voor een ratelaar zonder gastheer ligt de toestand anders. Wanneer er geen gastheer aanwezig is, gaat het wortelstelsel op zoek en groeit veel meer uit, vormt dus een grotere Sink. Het is echter niet mogelijk ratelaars helemaal alleen te kweken. Losse ratelaars moeten in groepsverband opgekweekt worden, waarbij ze op elkaar gaan parasiteren. Aangezien de proeven in een stadium gedaan worden, wanneer de planten volgroeid zijn en voor een proef steeds de best uitziende exemplaren zijn genomen, zijn dit waarschijnlijk alle planten geweest, die een gastheer in de vorm van een

andere ratelaar hadden gevonden. Hierdoor kan er niet van een principieel verschil in grootte van de Sink uit worden gegaan bij vergelijking van de ratelaars met en zonder gastheer. Verder is het de vraag, in hoe verre de ratelaar zonder gastheer er toe in staat is assimilatieproducten om te zetten in andere stoffen, b.v. het omzetten van suikers in aminozuren voor de eiwitsynthese. Volgens Govier was *Odontites*, die voor minder afhankelijk van zijn gastheer doorgaat dan de ratelaar, wanneer hij alleen groeide minder goed in staat om zelf aminozuren te maken.

Het was de bedoeling, om het eiwitgehalte als vierde betrekkingsgrootte te gebruiken, in verband met de bezwaren, die aan de andere drie kleven, maar daar er onnauwkeurigheden geslopen zijn in de bepaling van het stikstofgehalte, was dit jammer genoeg onmogelijk. Bij deze bepaling zijn tussen de duplo's grote verschillen gevonden, vooral in de oplosbare fractie, (zie tabel 6). De oorzaak hiervan ligt waarschijnlijk in het feit, dat de planten op dat moment met meeldauw besmet waren en bestoven zijn met een bestrijdingsmiddel, dat stikstof bevatte. Hierdoor is vooral in de oplosbare fractie een veel te hoog stikstofgehalte gevonden. De gegevens van het gedroogde materiaal zijn wel betrouwbaar.

De in tabel I gegeven waarden zijn gemiddelden, waarbij tussen de gevonden waarden nogal wat variatie optrad. Omdat de proeven drie weken in beslag namen, is aan het leeftijdsverschil als oorzaak hiervoor gedacht. Volgens Thorne, Ford en Watson (1967) zou met het ouder worden E afnemen. Bij het nagaan van de individuele waarden met de datum, bleek dat dit de oorzaak niet kon zijn.

Bij de bepaling van het chlorofylgehalte is de Ra/b mee-

bepaald, deze geeft de verhouding aan, waarin chlorofyl a en b in het blad voorkomen. Deze verhouding is een controle of er chlorofylafbraak heeft plaats gevonden. In dat geval begint Chlor.a eerder af te nemen dan chlor.b en neemt de Ra/b dus af.

Ra/b is erg variabel gebleken, dit is een feit, dat Hull en Leonard (1964) ook hebben gevonden in hun proeven met verschillende Mistletoesoorten. Zij hebben gevonden, dat Ra/b erg variabel is, maar wel in gastheer en gast ongeveer even hoog. Dit klopt niet bij de in Tabel I vermelde waarden, de Ra/b van *Linum* ligt daar een stuk lager, dan die van de *Rhinanthus*. Dit gaat veel beter op bij de gegevens van Tabel 2 van de rarelaars in aarde op verschillende gastheren gekweekt.

Fotosynthese van rarelaars op verschillende gastheren.

Volgens Härtel (1941) is de dagelijkse en de maximum fotosynthese van de hemiparasiet hoger dan van zijn gastheer. Hierbij is de fotosynthese bepaald als het hexosegehalte bij *Pedicularis foliosa* op *Avena caucasica* en op *Phleum alpinum*, *Pedicularis verticillata* op *Festuca rubra* en op *Phleum michelii*.

Helmuth (1970) bepaalde de fotosynthese van *Amyema nestor* parasiterend op *Acacia grasbyi* door met behulp van een infrarood gasanalysator de netto koolzuuropname te meten en vond ook hier, dat de nettofotosynthese van de hemiparasiet hoger lag dan die van de gastheer (betrokken werd op het bladoppervlak).

Deze resultaten komen niet overeen met wat voor de rarelaar-vlas combinatie gevonden is, hierbij ligt de fotosynthese van het vlas hoger bij betrekken op zowel oppervlak als versgewicht als eenheid chlorofyl. (zie tabel 1). Om te zien of dit mogelijk een effect was van het kweken op voedingsoplossing of dat vlas zich anders gedraagt dan de andere gastheren is de fotosynthese bepaald van een aantal

van een aantal ratelaar-gastheer combinaties gedeeltelijk uit het vrije veld en gedeeltelijk in bakken gekweekt. (resultaten in tabel 2)

De gegevens uit deze tabel ondersteunen inderdaad de theorie, dat de hemiparasiet althans wanneer er op oppervlak betrokken wordt, een hogere fotosynthese heeft dan zijn gastheer; alleen bij de ratelaar-Sonchus combinatie ligt de ratelaar iets aan de lage kant. Hier speelt het feit mee, dat de Sonchus een erg dik blad heeft, maar daar tegenover staat, dat zijn chlorofylgehalte per gram laag is. Toch lijkt het hier aan de ratelaar te liggen; uit de andere waarden blijkt, dat de ratelaar, onverschillig op welke gastheer hij staat, zijn fotosynthese ongeveer constant kan houden. Van de vier hier bepaalde waarden, is die van de ratelaar op de Sonchus de laagste. De afwijkingen, die in de Rhinanthus-Agrostis combinatie voorkomen kunnen waarschijnlijk aan het feit worden toegeschreven, dat op het moment van de bepaling de Agrostis al gebloeid en zaad gezet had. Dat betekent, dat de gastheer op dat moment slechts zeer weinig stoffen aan de hemiparasiet afstaat (Govier 1967).

Wanneer deze combinatie buiten beschouwing wordt gelaten, blijkt ook, dat de ratelaar onverschillig op welke gastheer hij staat, zijn chlorofyl ongeveer even efficiënt benut.

3.

Dikte

Bij het microscopisch bepalen van de dikte zijn er moeilijkheden aan het licht gekomen, bij het vergelijken met waarden berekend uit de waarde $g./dm^2$. Deze verhouding bleek in oktober namelijk een stuk gewijzigd bij de waarden in de zomer gevonden. Het blad van de beide groepen vlasplanten is in de herfst dunner geworden. Dit kan misschien als een aanpassing aan de kortere da-

gen en de geringere lichtintensiteiten worden gezien, in hoeverre de meeldauwbesmetting hier van invloed kan zijn geweest, is niet bekend. Bij de ratelaars ligt het moeilijker. De dikte van het blad van de ratelaar zonder gastheer is ongewijzigd gebleven, terwijl het blad van de ratelaar met gastheer veel dikker is geworden. Juist omdat de R - ongewijzigd is, lijkt dit op een invloed vanuit de gastheer, misschien wordt het in de ongunstiger herfst- en winteromstandigheden voor de ratelaar moeilijker om voldoende water en andere stoffen over te nemen uit de gastheer, waarop een verdikking van het blad volgt.

Met deze dikteverschillen zijn de droge stofgehalten vergeleken. Bij vlas traden vrij grote schommelingen op, maar bleken de gemiddeldes van L+ en L- elkaar uiteindelijk weinig te ontlopen. Bij de ratelaars blijft ondanks schommelingen R- steeds het hoogste droge stof percentage te houden. Dus het dikste blad heeft tevens het hoogste droge stof percentage. Oorzaken hiervoor zouden kunnen zijn:

- a, gebrek aan water in de ratelaar zonder gastheer.
- b, Bij vergelijking met de zetmeelgehalten blijkt, dat de ratelaar zonder gastheer meer zetmeel opslaat, dit zou hier ook door kunnen werken, waarschijnlijk ligt het eiwitgehalte van de R- weer lager dan van R+, maar hierover kan door het mislukken van de eiwitbepaling echter niets gezegd worden. Bij het vlas blijkt L+ meer zetmeel op te slaan dan L-, hier gaat er echter geen duidelijk verschil in droge stof percentages mee gepaard.

4. Stikstofgehalten van het gedroogde materiaal.

De hoeveelheden stikstof, die door een ratelaar overgenomen worden uit een gastheer, blijken vrij sterk te verschillen,

toch houdt de ratelaar, onverschillig op welke gastheer hij staat, zijn stikstofgehalte ongeveer constant. Hieruit zou misschien geconcludeerd kunnen worden, dat de ratelaar wel zelf stikstof kan opnemen en in organische verbindingen omzetten.^{?)} In deze proef is bij Rumex het effect te zien, dat bloei van de gastheer op de stikstofoverdracht heeft, er wordt vrijwel niets meer aan de hemiparasiet overgegeven. Toch loopt het stikstofgehalte van de bijbehorende ratelaar in vergelijking met de ratelaars op de andere gastheren slechts zeer weinig achteruit. Bij de Rumex kunnen we niet van een toename spreken, dit moet het normale verschil tussen twee planten zijn.

Ook is er waarschijnlijk een verschil in stikstofoverdracht tussen gastheren, die stikstof voornamelijk in de vorm van nitraat of meer in de vorm van organische producten vervoeren. Bij proeven van Govier, Brown en Pate met *Odontites* op gerst en muur, bleken in het bloedingssap van *Odontites* bij het parasiteren op gerst ongeveer 10 keer zoveel aminozuren voor te komen, dan bij parasiteren op muur. Er bleek nu, dat gerst zijn stikstof voor een groter deel in de vorm van aminozuren en amiden vervoert dan muur.

Uit de gastheer opgenomen nitraat wordt voor een deel weer uitgescheiden en nitraat wordt minder gemakkelijk overgenomen dan andere ionen. Naast nitraat zijn de concentraties van fosfaat, kalium en calcium in het bloedingssap en het guttatievocht nagegaan. Alle drie de andere ionen blijken in het bloedingssap van de gastheer in lagere concentraties voor te komen, dan in het bloedingssap van de hemiparasiet, alleen nitraat komt in hogere concentraties in de gastheer voor. Een andere mogelijkheid zou zijn, dat het nitraat direct in de wortels van de parasiet of in het

haustorium verwerkt wordt, dit zou nader bekeken moeten worden. Dit zou tevens een verklaring kunnen geven voor het feit, dat de parasiet het uiterlijk even goed doet op gastheren, waarvan de ene veel minder organische stikstofverbindingen overgeeft dan de andere.

Wanneer men er van uit gaat, dat de ratelaar moeilijkheden heeft met het maken van organische stikstofverbindingen en hiervoor afhankelijk van zijn gastheer is, kan uit de combinatie van de gegevens, verkregen uit de bepalingen aan de ratelaar-vlas combinatie en aan het gedroogde materiaal, een schema opgesteld worden.

	G _m	G+	R+	R-
zetmeel		<		<
Stikstof onopl. (eiwit)		>		>
stikstof opl. (aminozuren)		>		>
klieren aantal				>

De ratelaar neemt dan o.a. aminozuren met de stroom mee over, hierdoor wordt het aminozuurgehalte van de R+ hoger dan van de R-. Deze aminozuren worden gebruikt voor eiwitsynthese (eiwitgehalte van R+ hoger) nodig voor een goede groei. Aangezien de fotosynthese niet gestoord is, worden in de R- de suikers, die bij een goede stikstofvoorziening voor de groei gebruikt zouden worden in de vorm van zetmeel opgeslagen. Hierdoor wordt het zetmeelgehalte van R- hoger dan van R+. De klieren op het blad scheiden niet bruikbare stoffen en een teveel van andere stoffen uit en helpen bij het trekken aan de stroom uit de gastheer. De plant zonder gastheer, die niets heeft om aan te trekken, ontwikkelt ook minder klieren.

Voor de gastheer kan een omgekeerd verhaal opgezet

worden, G+ heeft een lager eiwit- en aminozuurgehalte en een hoger zetmeelgehalte en is geremd in zijn groei. De fotosynthese is hier iets verhoogd door een grotere Sink (eigen wortelstelsel + rate-
laar).

SAMENVATTING EN CONCLUSIES.

Van enige ratelaar-gastheer combinaties zijn fotosynthese, onoplosbare en oplosbare stikstofgehaltenes, zetmeelgehalte, bladdikte, droge stof percentage, en chlorofylgehalte bepaald en de aantallen klieren zijn vergeleken.

	G-	G+	R+	R-
zetmeel	<			<
fotosynthese/g.	>			=
N onoplosbaar	>			>
N oplosbaar	>			>
bladdikte g/dm. ²	<			<
percentage droge stof	=			<
chlorofylgehalte /g.	<			=
aantal klieren				>

conclusies:

- a, De ratelaar is volledig tot eigen fotosynthese in staat en laat deze niet afhangen van het feit of hij al dan geen gastheer heeft.
- b, Als gevolg van het parasiteren heeft de gastheer een verhoogde fotosynthese en verliest eiwitten en aminozuren. Hij wordt in zijn groei geremd en slaat zijn suikers voor een groter deel in de vorm van zetmeel op.
- c, De bladdikte wordt gewijzigd, R- wordt dikker, dit gaat samen met een verhoogd droge stof percentage, misschien veroorzaakt door een watertekort of door zetmeelopslag. Het eiwitgehalte is echter lager. Bij de gastheer is G+ dikker, het

percentage droge stof gaat echter niet omhoog, wel vindt er zetmeelopslag plaats, evenals eiwitverlies.

d, Mogelijk is de parasiet meer nog dan voor water, afhankelijk van zijn gastheer voor organische stikstof. Hier moet nog nader onderzoek naar gedaan worden.

(a)

SUGGESTIES VOOR VERDER ONDERZOEK.

- 1, Er zouden verdere bepalingen van eiwit en aminozuur gehaltes gedaan kunnen worden, liefst van ratelaars met verschillende gastheren, gecombineerd met bepalingen van suikers en zetmeel en het quotiënt gewicht/oppervlakte, *gewicht/oppervlakte, oppervlakte/gewicht*.
- 2, Indien mogelijk, zou een vergelijking gemaakt kunnen worden van de fotosynthese van een ratelaar met gastheer met alleen opgekweekte ratelaars om het effect van parasiteren op andere ratelaars na te gaan.
- 3, Er zou gecontroleerd kunnen worden of de ratelaar in staat is zelf stikstof via de eigen wortels op te nemen en te verwerken, verder of bij overname van nitraat via de haustoria, verwerking optreedt in haustorium of wortel.

LITERATUUR.

1. Bastiaans, J.C. (1969):Onderzoek naar de relatie gastheer-halfparasiet.
Doct. verslag. Lab. voor Plantenoecologie.
2. Bruinsma, J. (1963): The quantitative analysis of chlorophylls a and b in plant extracts.
Photochem. and Photobiol.(Chlor. Metabol. Sym.) 1963
Vol.2.,241-249,Pergamon Press Ltd.
3. Burt, R.L. (1964): Carbohydrate utilisation as a factor in plant growth.
Australian J.Biol. Sci., 17, 867 - 877.
4. Busser, J. (1970): Het effect van enkele milieu factoren op de relatie gastheer - parasiet.
Doct. verslag. Lab. voor Plantenoecologie.
5. Govier, R.N., D.Nelson and J.S.Pate (1967): Hemiparasitic nutrition in angiosperms.I. The transfer of organic compounds from host to *Odontites verna* (Bell).Dum.Scroph.
The New Phytol.,66, 2, 285-299.
6. Govier, R.N., J.G.S.Brown and J.S.Pate(1968): Hemiparasitic nutrition in angiosperms, II, Root haustoria and leaf glands of *Odontites verna* (Bell),Dum. and their relevance to the abstraction of solutes from the host.
The New Phytol. 67, 963-972.

7. Greenham, G.G. and O.A. Leonard (1965): The amino acids of some mistletoes and their hosts.
Am. J. Bot. 52, 41-47.
8. Härtel, O. (1956): Der Wasserhaushalt der Parasiten.
Handb. Pfl. Phys. III, 951-960.
9. Härtel, O. (1959): Der Erwerb von Wasser und Mineralstoffe bei Hemiparasiten.
Handb. Pfl. Phys. XI, 31-45.
10. Härtel, O. (1941): Über die Oekologie einiger Halbparasiten und ihrer Wirtspflanzen.
Ber. der Deutsche Bot. Gesellsch. LIX, 136-148.
11. Helmuth, E.O. (1970): Ecophysiological studies on plants in arid and semi arid regions in Western Australia.
IV, Comparison of the field physiology of the host *Acacia grasbyi* and its hemiparasite *Amyema nestor*, under optimal and stress conditions.
12. Hull, R.J. and O.A. Leonard (1964): Physiological aspects of mistletoes (*Arceuthobium* en *Phoradendron*) I. The carbohydrate nutrition of mistletoes.
Plant. Physiol. 39, 996-1007.

13. Hull, R.J. and O.A. Leonard (1964): Physiological aspects of mistletoes (*Arceuthobium* en *Phoradendron*) II. The photosynthetic capacity of mistletoes. *Plant. Physiol.* 39, 1008-1017.
14. Kostytschew, S. (1922) Über die Ernährung der grünen Halbschmarotzen. *Ber. Deut. Bot. Ges.* 40, 273-279.
15. Larcher, W. (1963) : Die Eignung aggeschnittener Zweige und Blätter zur Bestimmung des Assimilationsvermögens. *Planta* (Berlin), 60, 1-18.
16. Lister, G.R., G.Krotkov and C.D.Nelson (1961): A Closed circuit apparatus with an infra red CO₂ analyzer and a Geiger tube for continuous measurement of CO₂ exchange in Photosynthesis and respiration. *Can. J. Bot.* 39, 581-591.
17. Meyboom, H. (1967): Onderzoek naar de relatie gastheer-halfparasiet m.b.t. de waterhuishouding van beide en enige anatomische bijzonderheden van stomata en haustoria van *Rhinanthus glaber* Lamk. *Doct. verslag , Lab.voor Plantenoecologie.*
18. Meyboom, H. (1968): Het transport van organische verbindingen van de gastheer naar *Rhinanthus glaber* Lamk. *Doct. verslag, Lab. voor Plantenphysiologie.*

19. Neales, T.F. and L.D. Incoll.(1968): The control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilate concentration in the leaf, a review of the hypothesis. The botanical review. 34,(2) 107-125.
20. Scheidecker, D.(1966): Nutrition des phanérogames parasites. Année Biologique, T.V. Fasc. 9 - 10, 418-445.
21. Schmucker, T. (1959): Höhere Parasiten Scrophulariaceae. Handb. Pfl. Phys. XI, 511-515.
22. Thorne, G.N., M.A. Ford and D.J.Watson (1967): Effects of temperature variation at different times on growth and yield of sugar beet and barley. Ann. Bot. (London) N.S., 31, 71-101.
23. Wassew, W.A. (1969): The influence over the discontinuation of draw off of the assimilates to the plastid pigments in apple tree leaves. Zeitschr. Pflanzenphysiol. 60, 85-89.

24.

- 1, Bonnier 1889 , gegevens gelezen in artikel van Kostytschew.
- 2, Volgens Allerup treedt bij onder water afsnijden van de stengel een verhoogde watertoevoer op naar de bladeren en treedt dit verschijnsel in principe bij alle planten op.

Uitbreiding van de literatuur:

Allerup S. 1960 Transpiration changes and stomatamovements in young barleyplants.

Physiol.Plant. 13 112-119.

Allerup S.1961 Stem cutting and watermovement in young barleyplants.

Physiol. Plant. 14 632-637.

Iwanoff L. 1928 Zur Methodik der transpirationsbestimmung am Standort.

Ber. deutsche Bot. Ges. 46 306 .

- 3, In de acetom wordt afgewreven tot ^{het} de meeste chlorofyl is opgelost.
- 4, Bij het afzuigen wordt het extract opgevangen in een maatkolf van 25 ml. waarin 5ml water wordt gedaan.Voor het meten wordt een van de beide volgende verdunningen gebruikt.
4ml.extract + 1ml. acetom 80% of 3ml.extract + 2ml.acetom 80%.
- 5, De oplosbare en de onoplosbare fractie worden door afzuigen met een büchnertrechter gescheiden,er is nagespoeld met 20ml.

3% zoutzuur om het filter uit te wassen en alle materiaal uit de erlenmeyer waarin geschud was te verwijderen.

- 6, Een tweede serie is bepaald nadat het blad eerst gedroogd was.
- 8, Zie voor de afzonderlijke waarden de aan het einde toegevoegde tabel.
- 7, Zie voor gegevens over de gewichten het verslag van mej. C.H.Klaren
- 9, Voor de metingen zijn steeds de jongste volgroeide bladeren gebruikt.
- 10, Dit verschil is niet reëel gezien de grote spreiding in de resultaten.
- 11, Het grootste deel van het blad was al geel; voor de proef zijn de laatste groene bladeren uitgezocht.
- 12, Over de waarde van de gemiddelden van de gemeten diktewaarden in relatie tot de g/dm^2 waarden valt weinig te zeggen, beide waarden zouden in de zomer herhaald moeten worden gemeten en de bepalingen van oktober zouden vaker herhaald moeten worden. De g/dm^2 waarden van oktober berusten op twee bepalingen uit een serie planten. Ook de wijze waarop de gemeten waarden gemiddeld moeten worden is moeilijk. Het lijkt het beste om voor vergelijking binnen één soort de g/dm^2 waarde te gebruiken.

- 13, Naar het aantal klieren is gekeken bij het bepalen van het zetmeelgehalte, de klieren kleurden ook blauw. Dit is ongeveer zes keer gedaan met blad van planten uit een serie.
- 14, De drogestof percentages zijn vier keer bepaald, twee keer met blad van planten uit serie 2 en twee keer met blad van planten uit serie 3.
- 15, Op het moment van oogsten stond Rumex reeds in bloei en een bloeiende gastheer staat slechts zeer weinig af aan een parasiet.
- 16, E is de fotosynthese uitgedrukt als de toename in drooggewicht per eenheid assimilerend oppervlak.
- 17, Een andere mogelijkheid is dat de ratelaar de stikstof bij zijn groei gebruikt en de C/N verhouding constant houdt.
- 18, e, Per eenheid chlorofyl bezien heeft de gastheer een efficiëntere fotosynthese.
- 19 Dit is mogelijk gezien de op Oecologie opgedane ervaring.

Plant	Datum	Mg.Chl/g.	Mg.Chl/dm ²	F./g.uur	F/dm ² .uur.
Rhin.+A.	20-7-71	1,14	2,45	2,58	5,48
Agrostis	23-7-71	1,02	1,22	2,09	2,48
Rhin.+A	26-7-71	0,97	2,20	2,41	5,47
Agrostis	27-7-71	1,28	1,65	2,57	3,31
Linum -	28-7-71	0,96	1,39	1,99	2,93
Linum +	29-7-71	1,70	2,31	5,01	6,70
Linum -	29-7-71	1,39	1,91	4,28	5,80
Linum +	30-7-71	2,11	3,07	4,85	7,06
Linum -	30-7-71	1,38	1,87	4,34	5,90
Rhin.+	2-8-71	1,41	2,49	2,17	3,83
Linum +	3-8-71	2,28	3,93	5,29	9,11
Linum -	4-8-71	1,55	2,20	4,14	5,88
Rhin.+	5-8-71	2,27	3,15	1,17	1,62
Rhin.+	6-8-71	2,03	2,54	2,58	3,22

F/mg.Chl.	versgewicht	Opp. dm. ²	g/dm. ²	R a/b.
2,24	0,3794	0,1788	2,12	2,84
2,03	0,2375	0,1998	1,18	2,89
2,48	0,5358	0,2358	2,28	2,66
2,01	0,1896	0,1471	1,29	3,00
2,09	0,1970	0,1339	1,47	3,55
2,92	0,3496	0,2615	1,34	1,78
3,06	0,3562	0,2618	1,36	1,72
2,30	0,1627	0,1119	1,46	2,80
3,15	0,1387	0,1021	1,36	1,92
1,55	0,19222	0,1089	1,76	2,77
2,32	0,1650	0,0958	1,72	2,70
2,67	0,1575	0,1095	1,44	2,96
0,51	0,1209	0,0871	1,39	2,21
1,27	0,1134	0,0907	1,25	3,20

Plant	datum	Mg.Chl./g	Mg.Chl./dm ²	F/g.uur	F/dm ² .uur
Rhin.+	17-8-71	1,98	2,40	1,99	2,42
Rhin.-	17-8-71	1,51	2,23	2,19	5,22
Rhin.-	18-8-71	1,16	2,19	1,96	3,71
Rhin.+	18-8-71	1,52	2,08	3,00	4,06
Rhin.-	19-8-71	1,30	2,04	2,80	4,40
Rhin.-	20-8-71	1,83	3,03	3,02	4,99

F/mg.Chl.	versgewicht	Opp.dm. ²	g/dm. ²	R a/b.
1,01	0,1002	0,0824	1,22	3,12
1,45	0,1148	0,0780	1,47	3,44
1,70	0,1542	0,0816	1,61	3,16
1,96	0,1106	0,0812	1,36	2,87
2,16	0,1179	0,0749	1,57	2,94
1,65	0,0914	0,0553	1,65	2,81