

Produktion, fordeling og udnyttelse af fotosyntater i æbletræer

Poul Hansen

	Side
1. Indledning	135
2. Oversigt over metoder	136
3. Produktion, transport og forbrug af fotosyntater	136
3.1. Oversigt over resultater	136
3.1.1. Fordeling af fotosyntater i afhængighed af bladalder, -position og tidspunkt	136
3.1.2. Fotosyntaters og translokaters natur	137
3.1.3. Fotosyntatforbrug i afhængighed af organ og tidspunkt. Vækstkorrelationer	139
3.1.4. 'Source'/'sink'-forhold, fotosyntese-, transport- og transpira- tions-intensitet, sukkerophobning og stomataåbning	141
3.1.5. Effekt af blade og transportafstand på transport- og vækst- intensitet	142
3.2. Diskussion	145
3.2.1. Intensiteter i kulhydratomsætningen	146
3.2.2. Fordeling af assimilater i planten	152
3.2.3. Årsager til 'sink'-effekt. Andre virkningsveje	153
3.2.4. Konklusion	153
4. Dannelse af, sæsonændringer i og anvendelse af reserver	154
4.1. Dannelse af oplagsnæring	154
4.2. Oplagsnæringens natur og dens sæsonmæssige variation	155
4.3. Anvendelse af reserver	156
4.4. Betydningen af reserver eller anden overført effekt for vækst og udvikling	157
4.5. Konklusion	158
5. Konklusioner for frugtavlen	159
6. Erkendtlighed	160
7. Oversigt	160
8. Summary	162
9. Referencer	165

Denne afhandling samt 13 tilsluttende tidligere publicerede arbejder er af Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskoles fagråd for havebrugsvidenskab antaget til offentligt at forsvares for den jordbrugsvidenskabelige doktorgrad.

København, den 20. november 1974.

Birger Farestveit

Formand for fagrådet for havebrugsvidenskab

1. INDLEDNING

Grundelementerne i stofproduktionen hos grønne planter er kuldioksyd, vand samt næringsstoffer fra jorden. Vand og næringsstoffer er vigtige faktorer for produktionens størrelse og sammensætning, og virkningen af disse faktorer er undersøgt i mange forsøg, fordi det er disse dyrkningsfaktorer, der lettest kan påvirkes. Grundlaget for al planteproduktion er dog det bygge- og energimateriale, som dannes hovedsageligt i bladene med CO_2 som basiselement. Intensiteter og mønstre, som gælder for stofproduktion og dens fordeling og udnyttelse, afgør såvel det samlede udbytte som udbyttet i bestemte organer, herunder det organ, som er dyrkningsobjektet. I frugtavlen er den primære interesse knyttet til frugten. Men udviklingen af frugter er baseret på optagelse og produktion i første række i blade og rødder. Den afhænger også i vist omfang af det øvrige træ som et skelet, hvorpå disse ting kan foregå, og som kan binde disse organer sammen og formidle de nødvendige overførsler. For at vurdere hvordan produktionen i et træ kan påvirkes og dets ressourcer udnyttes må man kende de mere fundamentale, fysiologiske processer, som her spiller en rolle. For at opnå en øget baggrundsviden på disse områder, har jeg gennem en række år udført undersøgelser på Statens forsøgsstation Blangstedgaard, Odense. Som et væsentligt hjælpemiddel har isotopmærket kuldioksyd været anvendt for at følge fotosyntese, translokation og fordeling i træet. Mere specielt har jeg sammenlignet forskellige fysiologiske processer hos træer uden frugt og hos træer med en stor frugtafgrøde. Disse to grupper danner naturligt to yderpunkter i et træs udviklingsmuligheder. Derfor skulle det være muligt at vise inden for hvilke grænser forskellige funktioner i træet kan variere.

Resultaterne er behandlet i 3 hovedområder:

a) *Den løbende fotosyntese og fotosynteseprodukternes anvendelse.*

Dette punkt omfatter en oversigt over resultater fra forsøg, som belyser forhold vedrørende fotosyntese, samt transport, fordeling og ud-

nyttelse af assimilater i æbletræer. Dernæst er resultaterne diskuteret samlet. Udgangspunktet er her, at da fotosyntesen er den stof-producerende proces, må det, der dannes ved fotosyntese i en vis periode, være lig med det, der enten ophobes, bortrespireres eller transporteres til andre dele af planten. Desuden må der være sammenhæng mellem transportintensitet og vækst i andre organer. Det søges bevist, at indgreb på og virkninger fra 'sources', d.v.s. de producerende blade, og 'sinks', d.v.s. de væv, der forbruger meget stof, er meget afgørende for intensiteter og fordelingsmønstre i planten. Herunder at forholdet mellem bladareal og effekten af 'sinks' spiller en stor rolle. Betydningen af transport-afstand i planten vurderes også.

b) *Oplagsnæring.*

Ved at foretage ydre indgreb og ved at undersøge oplagsnæringens dannelsesetidspunkt, mængde, natur, sæsonmæssige variation og udnyttelse i træet søges kendskabet til oplagsnæringens rolle uddybet. Specielt er det undersøgt, om man kan udnytte eller påvirke oplagsnæringen på en sådan måde, at andre funktioner i træet, specielt i den første del af vækstsæsonen, kan påvirkes. Der tænkes her især på den oplagsnæring, der alene er afledet af fotosyntesen. Derimod er særlige former for oplagsnæring, hvori der indgår andre elementer, f. eks. kvælstof, ikke er behandlet som en funktion af disse elementer.

c) *Konklusioner for praksis.*

Jeg har søgt at drage de forhold fra undersøgelserne frem, som kan tænkes at have direkte betydning for den nuværende eller fremtidige frugtavl.

De resultater, som ligger til grund for afhandlingen, er beskrevet i 13 tidligere afhandlinger (referencer nr. 1-13). I de fleste tilfælde er der kun henvist til disse afhandlinger med reference-nummer og evt. tabel- eller figur-nummer i afhandlingen. I enkelte tilfælde er figurer eller tabeller også præsenteret i nærværende afhandling. For lettere at skelne er de tabeller og figurer, som er præsenteret her i afhandlingen, anført med kursiv i teksten.

Udover de forsøg, som er beskrevet i tidligere afhandlinger, er der taget 2 forsøg med fra 1973. De er beskrevet i afsnit 3.1.5.

2. OVERSICHT OVER METODER

^{14}C -undersøgelser. $^{14}\text{CO}_2$ er anvendt for at belyse forhold vedrørende CO_2 -optagelse og fotosynteters translokation og anvendelse i træet. $^{14}\text{CO}_2$ er tilført ved at blade, skud eller grenpartier er lukket inde i en plastikpose med to glas, et med $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$ og et med HNO_3 . Syren hældes over i karbonaten, og efter senest 4 timer er en konstant del (formentlig omkring 70 %) af den udviklede $^{14}\text{CO}_2$ optaget i de exponerede dele (fig. 1). Derfor kan den optagne ^{14}C regnes som et udtryk for en bestemt assimilatmængde, som er produceret på det givne tidspunkt. Variationskoefficienten ved at bestemme ^{14}C -mængden lige efter exponeringen har i forskellige undersøgelser ligget på 4–8 %. Ved at exponere en del ensartede prøver samtidigt og derpå udtage prøver til forskellig tid og fra forskellige steder på planten, kan ^{14}C -

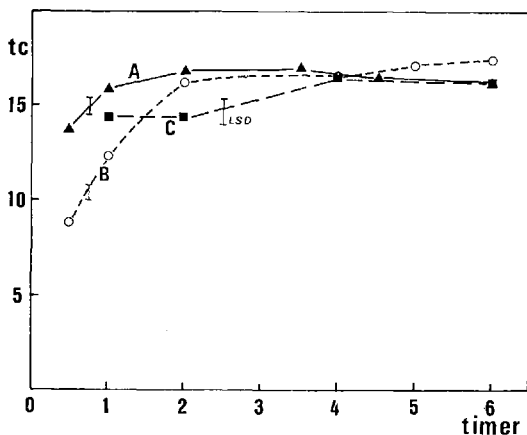


Fig. 1. Optaget ^{14}C (tc) som funktion af exponeringstid.

$5\mu\text{Ci } ^{14}\text{CO}_2$. tc, total counts = prøvemængde (g tørstof) x prøvens ^{14}C -koncentration (cpm, se 2). A: 10/7 1967, sol, hele planter af grundstammer M 2 i pottes.

B: 25/9 1967, skyet, ellers som A.

C: 18/8 1967, skyet, sporer af 'Graasten' og 'Golden Delicious'.

LSD: laveste sikre differens (95 % niveau).

fordelingen følges. Derved fås et udtryk for hvordan de assimilater er anvendt, som er dannet på exponeringstidspunktet.

^{14}C -aktiviteten er bestemt på tørrede prøver eller i ekstrakter ved måling på en proportional-tæller og en væskescintillationstæller (2, 13).

Sukkeranalyser. Sorbitol, sucrose, glucose og fructose er bestemt efter methanolekstraktion på frisk-materiale og efter at stofferne er skilt på papirkromatogrammer og elueret fra sektioner af disse (2). De enkelte sukkerarter er lokaliseret på kromatogrammet ved at sprøjte kromatogrammet med et farvefremkaldende reagens. Sukkerarter i hydrolysater af methanol-uopløselig rest er påvist med en lignende metode (13). Ladede forbindelser er i en enkelt undersøgelse fraskilt på ionbyttersøjler (13).

Tilvækstmålinger. Længde- og diameter-tilvækst er i flere tilfælde målt gentagne gange i løbet af vækstsæsonen, ellers er tilvækst og tørstof-fordeling i forskellige dele af træet bestemt ved vækstperiodens ophør, efter at træet er delt og de enkelte dele tørret (80°C).

3. PRODUKTION, TRANSPORT OG FORBRUG AF FOTOSYNTATER

3.1. Oversigt over resultater.

3.1.1. Fordeling af fotosyntater i afhængighed af bladalder, - position og tidspunkt.

Disse forhold er undersøgt ved hjælp af $^{14}\text{CO}_2$. Bladene er hovedleverandør af fotosyntater. Bladene på et æbletræ kan deles i 3 kategorier, a) forårsblade (primære blade), der udvikles ved løvspring, b) øvrige spore- eller kortskudsblade. De er oftest udvoksede kort tid efter blomstringen (11, fig. 3). c) Årsskudsblade, der udvikles i takt med årsskuddenes terminale vækst i løbet af vækstsæsonen. Grænsen mellem sporer (kortskud) og årsskud er her sat ved en længdetilvækst på ca. 5 cm.

Indtil blomstringen og igen i en periode efter blomstringen beholder blade på blomstrende eller frugt bærende sporer halvdelen eller mere af den ^{14}C som er optaget (fig. 2). I begyndelsen af juni fixerer de endnu 20–30 % af den optagne ^{14}C (fig. 3). Hos blade på sporer uden

blomster eller frugt fortsætter bladvæksten og ^{14}C -fixeringen i bladene mere jævnt med tiden (1, tabel 1; 11, tabel 1). I udvoksede blade forsvinder hovedparten af den optagne ^{14}C inden for de følgende 3–4 dage (fig. 3, 4, 5). Der bliver dog altid 10–15 % tilbage i bladene af den optagne ^{14}C .

De unge blade på årsskuddene fixerer i maj,

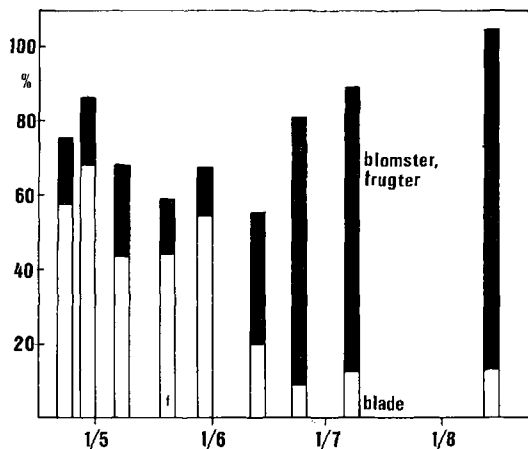


Fig. 2. Den endelige ^{14}C -fordeling efter $^{14}\text{CO}_2$ -tilførsel til sporer af 'Golden Delicious' på forskellige tidspunkter.

Udtrykt i pct. af total optaget ^{14}C . Udtaget 14 dage efter exponeringen. f = fuld blomst. (11, fig. 3).

mens den terminale vækst endnu er ringe, 70–80 % af den optagne ^{14}C (fig. 6). Endnu i juli kan bladene i skudspidsen fixere 50–60 % af den ^{14}C , de optager (figur 4). Senere hen når den terminale vækst aftager, mindskes også ^{14}C -fixeringen i de terminale blade. Derimod afgiver de udvoksede blade længere nede på skuddet allerede tidligt på sæsonen de fleste af deres assimilater. De kan da hjælpe med til at forsyne andre dele af træet end det skud, de sidder på. Transporten fra basisbladene opad i skuddet er nemlig ringe. Fra midterbladene kan transporten gå både opad og nedad (98).

Disse resultater passer med resultater fra andre plantearter, oftest begynder et blad en nettoexport af assimilater, når det har nået $1/3$ – $1/2$ af dets endelige areal (108, 115).

Bladene er helt dominerende, når det drejer sig om at producere assimilater. Der foregår også fotosyntese i frugthuden (6, tabel 1), men den er ringe sammenlignet med bladene. Ofte optages kun en ^{14}C -mængde på under 1–2 % af den mængde, der samtidigt optages i nærsiddende blade, og som transporteres til frugten (7, tabel 1–2).

3.1.2. Fotosynteters og translokaters natur.

Når blade udtages 4–5 timer efter $^{14}\text{CO}_2$ -exponeringen er begyndt, findes 55–80 % af den

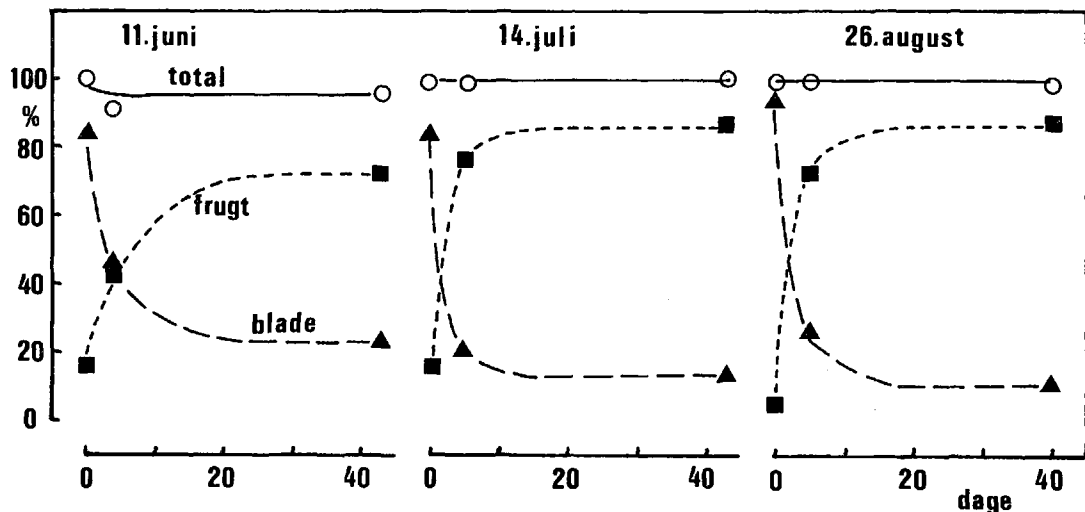


Fig. 3. Den løbende ^{14}C -fordeling i æblesporer efter $^{14}\text{CO}_2$ -tilførsel på 3 tidspunkter. 'Graasten'. Udtrykt i pct. af total optaget ^{14}C (2, fig. 2).

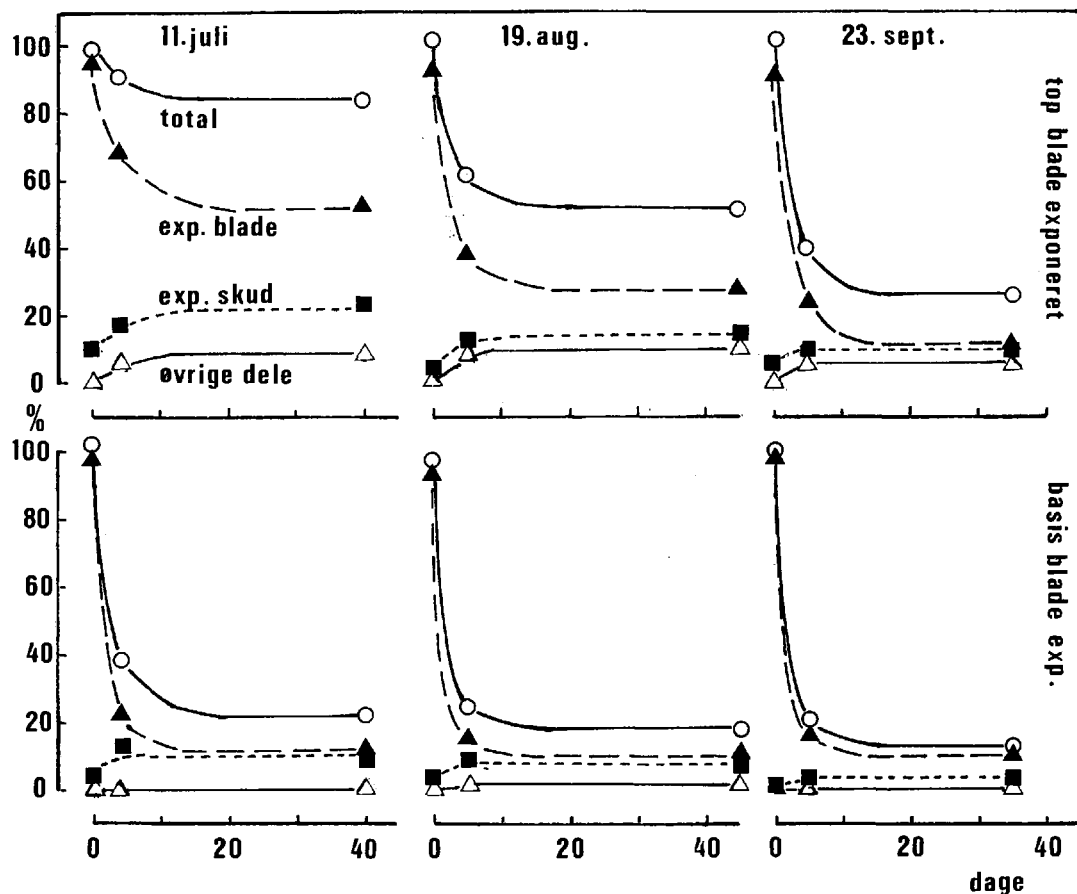


Fig. 4. Den løbende ^{14}C -fordeling i årsskud efter $^{14}\text{CO}_2$ -tilførsel til henholdsvis top- og basisblade på 3 tidspunkter. 'Lobo'. Udtrykt i pct. af total optaget ^{14}C (3, fig. 1).

optagne ^{14}C i sorbitol (fig. 5; 2, tab. 2; 3, tab. 2). Næst efter sorbitol er der mest aktivitet i sucrose. Aktiviteten i methanol-uopløselige forbindelser er oftest kun på 10–15 % af den optagne ^{14}C , i uudvoksede blade dog betydeligt mere (3, fig. 2).

Orienterende undersøgelser tyder på, at i de første få minutter efter $^{14}\text{CO}_2$ -exponeringens start findes det meste ^{14}C i andre forbindelser end sorbitol og sukker. Men allerede efter 20–30 minutter er hovedparten af den optagne ^{14}C omdannet til sorbitol.

I udvoksede blade forsvinder det meste ^{14}C -sorbitol på få dage (figur 5). Samtidigt findes det meste ^{14}C i bladstilk og sporedel mellem

bladpladen og frugten i sorbitol (6, tabel 2). I frugten er ^{14}C -indholdet straks efter exponeringen stor i sorbitol. Men sorbitol omdannes på få dage til fructose, glucose og andre stoffer (fig. 7), afhængigt af bl. a. sort og tidspunkt (6, fig. 2–3, tabel 1). Disse forhold tyder på, at sorbitol i æbletræer også spiller en vigtig rolle som transportstof. Også andre steder er det vist, at sorbitol spiller en central rolle i kulhydratstofskiftet, hos æbletræer såvel som hos andre beslægtede plantearter (se 6). Undersøgelser af bl. a. æble-phloem tyder også på sorbitol som transportstof (21). Æblebladets sorbitol- og stivelsesindhold stiger først på dagen og falder sidst på dagen og om natten. Derimod

er sucroseindholdet snarere højest om natten (25).

3.1.3. Fotosyntatforbrug i afhængighed af organ og tidspunkt. Vækstkorrelationer.

Organer eller væv i planter er i forskellig grad i stand til at fjerne stoffer fra planternes transportsystem og bruge dem til vækst eller op-

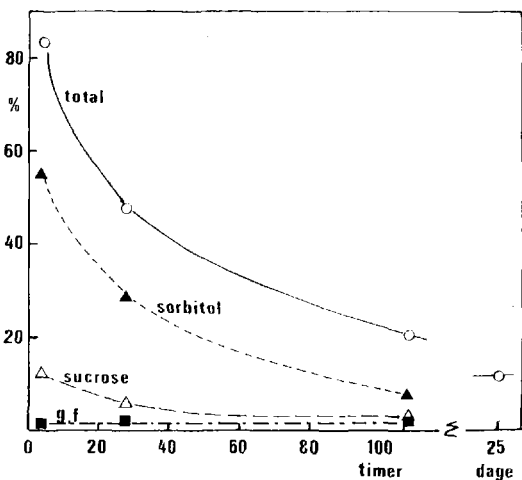


Fig. 5. Tidsmæssig ændring i udviklede æbleblades indhold af total ^{14}C og ^{14}C -sukker efter $^{14}\text{CO}_2$ -tilførsel.

Udtrykt i pct. af total optaget ^{14}C . g = glucose, f = fructose (6, fig. 1).

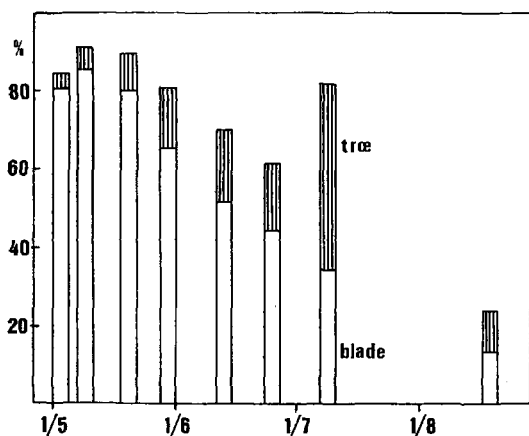


Fig. 6. Den endelige ^{14}C -fordeling efter $^{14}\text{CO}_2$ -tilførsel til årsskud ('Golden Delicious') på forskellige tidspunkter.

Udtrykt i pct. af total optaget ^{14}C . Udtaget ca. 14 dage efter exponeringen (11, fig. 4).

hobning. Forskellige organer i æbletræer kan virke som kraftige 'sinks' (d.v.s. steder, som kan optage og forbruge stof). Det gælder som nævnt blade, så længe de er unge og kraftigt voksende, herunder også skudspidser med kraftig terminal vækst (fig. 6). Senere hen, i juli, når skuddets tykkelsesvækst er intensiv, kan de træagtige dele fungere som betydelige 'sinks' (fig. 6). Stamme og grenes vækstintensitet er størst i juni-august (1, fig. 6), tidligst i de yngste skud og grene, senest i stammen (1, fig. 7). Røddernes vækstintensitet er stor sensommer-efterår (46, 47).

Blomsterne tiltrækker assimilater relativt kraftigt lige inden blomstring (fig. 2). Ellers har blomster og unge frugter en relativt ringe konkurrenceevne vedrørende tiltrækningen af assimilater og er bl. a. påvirket af konkurrence fra skudspidser (99). Derimod bliver frugterne fra midten af juni meget kraftige 'sinks' (fig. 2, 3). Næsten alle assimilater fra de nærmeste blade går til frugten. Der kan også ske nogen transport fra årsskudsblade på samme gren (5, fig. 2). Når assimilater fordeles over større områder spiller formentlig blades og frugters indbyrdes afstand, position (phyllotaxis) og mængdeforhold en rolle (5, 51, 63a). Når bladmængden aftager i forhold til den frugtmængde, som bladene forsyner, bruger frugterne også en stigende del af den assimilatmængde, der pro-

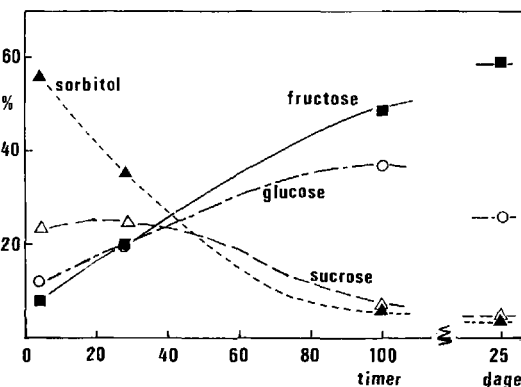


Fig. 7. Eksempel på ^{14}C -fordeling i sukkerfraktionen (total = 100) i 'Graasten'-frugter på forskellige tidspunkter efter $^{14}\text{CO}_2$ -exponering af nærsiddende blade (6, fig. 3).

duceres i disse blade (5, fig. 1). Derved kan man beregne det bladareal, der er nødvendigt for at forsyne en frugt med assimilater (5). Jo større frugten skal være, desto større et bladareal kræves der for at forsyne den med assimilater. Tidligt modnende sorter skal have et særligt stort bladareal for hver frugt (38).

Vækstkorrelationer. Da voksende frugter har en stor evne til at forbruge assimilater, vil tilvæksten i det øvrige træ afhænge meget af om der er frugter på træet. Det er vist ved at måle tilvæksten i sammenlignelige træer med og uden frugt, dels hos vekselbærende 'Graasten', dels ved at fjerne frugten på 'Golden Delicious' i mark- og karforsøg (1, 9).

Kraftigt frugtbærende træer vokser mindre i alle dele bortset fra frugten end ikke-bærende træer. Men forskellen bliver gennemgående større jo længere man kommer ned i træet. Rodtilvæksten kan hos bærende træer være næsten indstillet (tabel 1; 17). Den samlede tørstofproduktion hos træer uden frugt er dog snarere større end tørstofproduktionen i sammenlignelige træer uden frugt (9, tabel 1). Det gælder dog kun når frugtbæringsgraden er over en vis størrelse (18).

Hos vekselbærende træer er bladene på sporer, hvor der udvikles blomster, kun ca. halvt så store som på sporer uden blomster (1, fig.

1). Når frugten fjernes i juni bliver der flere årsskudsblade og de er større og tykkere end hos træer, der beholder frugten (1, tabel 2; 9, fig. 1). De ikke-bærende træer får også flere, længere og tykkere årsskud (9, fig. 2).

Udover virkningerne fra samme års frugt-afgrøde kan der hos vekselbærende træer også være virkninger på skudtilvæksten overført fra året før (se afsnit 4.4).

Forbrug i respiration. Foruden som byggestof i vækst bruges der også stoffer afledet fra fotosyntesen som respirationsmateriale. Et tab på 20–50 % af bruttoproduktionen ved mørke-respiration er almindelig (68). I flere af undersøgelserne med $^{14}\text{CO}_2$ -tilførsel er der holdt regnskab med den tidsmæssige ændring i indholdet af ^{14}C . I unge grundstammer, hvor $^{14}\text{CO}_2$ blev tilført på forskellige tidspunkter i løbet af sommeren, var der ved løvfald forsvundet 40–50 % af den optagne ^{14}C fra træet (tabel 6). Måske var der dog forsvundet lidt med tidligt affaldne blade. I 1 år gamle 'Lobo' synes en lignende procentdel af forsvinde ved respiration (3). Ved ikke-bærende 'Golden Delicious' forsvandt godt 30 % (8, tabel 6c). Derimod er ^{14}C -tabet fra kraftigt voksende blade, skudspidser eller andre dele betydeligt mindre (fig. 4, 6), ofte kun 10–20 %. Når ^{14}C især transporteres til voksende frugter, er ^{14}C -tabet

Tabel 1. Relativ størrelsesorden af forskellige funktioner hos sammenlignelige ikke-svagt og kraftigt bærende æbletræer. (2, 7, 8, 9, 10).

	Uden eller med ringe frugt	Kraftig frugtbæring
<i>Pr. træ:</i>		
Tørstofproduktion/vækstsæson	100	112
heraf i frugter		81
i blade	25	13
i top + grundstamme	52	17
i rod	23	<1
<i>Blade:</i>		
Fotosynteseintensitet		
(nettoassimilationshastighed) pr. bladarealenhed	100	140–210
Translocationsintensitet (^{14}C -tab/døgn)	100	160–175
Sukker + sorbitol-koncentration	100	88 (59–113)
Stomatas åbningsgrad	100	165
Transpirationsintensitet (bladarealenhed)	100	150–300

meget ringe, < 10 % (fig. 2 og 3; 6; 8, tabel 6c). D.v.s. at hos aktivt voksende væv udgør respirationstabet kun en lille del af bruttofotosyntesen.

3.1.4. 'Source'/'sink'-forhold og fotosyntese -, transport -, transpirationsintensitet, sukkerophobning og stomataåbning.

Kraftige 'sinks' påvirker ikke blot fordelingen af bladenes fotosyntater, men kan også påvirke dannelsen af dem, d.v.s. fotosynteseintensiteten. Når blade på sporer med og uden frugter exponeres med $^{14}\text{CO}_2$ samtidigt, er ^{14}C -optagelsen regnet pr. bladarealenhed størst hos bladene på de frugtbærende sporer, i al fald når der måles et stykke oppe på dagen og i den egentlige vækstperiode (tabel 2). Hos 'Golden Delicious' var tørstoftilvæksten i sommerens løb i relation til det samlede bladareal på træet mere end dobbelt så stor hos frugtbærende som hos ikke-bærende træer (9, tabel 1). Hos de ikke-bærende træer var en større del af bladene dog udviklet i løbet af vækstsæsonen og havde derfor en kortere funktionstid. Fotosynteseintensiteten er stor tidligt på sæsonen, hvor bladudviklingen er kraftig (32a).

Også transporten af assimilater ud af bla-

tol (2, tabel 2 og 3; 8, tabel 1). Indholdet af leucoanthocyanidin og muligvis phloridzin kan være lavere i bladene på bærende end på ikke-bærende træer (33, 67). Stivelsesindholdet i forskellige dele af træet er ofte fundet lavere i træer med mange end i træer uden eller med få frugter (se 8, tabel 7).

Når stammen ringes, hæmmes også transporten af ^{14}C ud af bladene (12, tabel 1), og ophobningen af sukker øges, omend i varierende omfang i forskellige forsøg (12, tabel 3). Fotosynteschastigheden kan reduceres til det halve efter ringning (82a). Derimod blev der ikke påvist så tydelige virkninger efter en nedbøjning af grenene (12).

Også transpiration og stomatas åbningsgrad er afhængig af træets bæringstilstand (tabel 1). Frugtbærende, 4-årige 'Golden Delicious' havde i august et 12 % større vandforbrug end tilsvarende træer uden frugt (37). I et andet forsøg med 3-årige træer var vandforbruget pr. træ mindst 1,8 gange større hos træer med end hos træer uden frugt. Om efteråret var forskellen endnu større (10, tabel 2). Da bladmængden hos de bærende træer kun var på ca. 60 % af de ikke-bærende, må transpirationen pr. bladarealenhed have været langt størst hos

Tabel 2. Eksempler på relativ fotosyntese (pr. bladarealenhed) hos blade på frugtbærende æblesporer, når værdierne hos tilsvarende blade på sporer uden frugt sættes til 1.

Målt ved hjælp af $^{14}\text{CO}_2$. (Fra 7, tabel 1, 1966 og 1967).

Målt kl. 13-14

Dato	18/7	24/7	11/8	18/8	21/8	23/8	26/9
Relativ fotosyntese	2.37	1.56	1.38	1.61	1.75	2.08	1.03

Målt kl. 8³⁰-9³⁰

Dato	25/7	24/8	27/8	5/9
Relativ fotosyntese	1.55	1.07	1.18	0.95

dene bliver hurtigere, når der sidder frugter nærvæd (tabel 1; 2, fig. 3; 8, tabel 4 og 5). I bladene på frugtbærende sporer kan der også være en lavere koncentration (mindre ophobning) af forbindelser i sukkerfraktionen (tabel 1), f. eks. hos 'Gråsten' af glucose og undertiden sorbitol, hos 'Golden Delicious' af sorbi-

de bærende træer. Mikroskopiske undersøgelser af stomataaftryk viste da også, at stomata var mere åbne hos de bærende træer (10, tabel 3). Det er bekræftet i tyske undersøgelser (114a).

Resultaterne stammer fra karforsøg, hvor der blev tilført rigelige vandmængder.

3.1.5. Effekt af blade og transportafstand på translokations- og vækstintensitet.

Foran er det omtalt, hvordan intensiteterne af forskellige processer kan påvises af 'source'/'sink'-forholdet. For mere direkte at vise den store rolle, som også bladene spiller i denne sammenhæng, blev to forsøg udført i 1973.

3.1.5.1. Virkning af CO₂-koncentration på translokationsintensitet.

Der blev anvendt materiale fra 4-årige æbletræer dyrket i kar med en rigelig vand- og næringsstofforsyning. Træerne bar mange frugter, skudtilvæksten var ringe.

Ved hvert forsøg blev der udvalgt et antal ensartede sporer hver med en frugt. En plastikpose blev bundet omkring sporen, og der blev udløst 5 μ Ci ¹⁴CO₂ (2). Exponeringen varede fra kl. ca. 9 til kl. ca. 15. Derpå blev poserne fjernet. Enkelte sporer blev udtaget, så det kunne måles hvor meget ¹⁴C der var optaget. På resten af sporerne blev det undersøgt, hvordan forskellige forhold virker ind på transporten af ¹⁴C ud af de exponerede blade. Det skete dels med intakte sporer på træet:

- A. Sporerne frit udsat for luft
- B. Sporerne lukket inde i plastikpose (ca. 400 ml).

I andre tilfælde blev sporerne klippet af, sat i glas med vand og anbragt i små plastikrum med:

- C. Reduceret CO₂-koncentration
- D. Normal CO₂-koncentration
- E. Forhøjet CO₂-koncentration.

Plastikrummene (klar plastik) var hver på ca. 15 liter. I stærk sol blev der dækket med hvidt plastik eller papir for at hindre for høj temperatur. Der blev ledt luft ind i rummene med 2–3,3 liter/minut pr. rum. Ved C blev luften forinden ledt gennem en mættet NaOH-opløsning (forsøg 2–3), eller henover fast NaOH i et 80 cm langt og 3.2 cm tykt plastikrør. I alle tilfælde passerede luften gennem ca. 25 cm destilleret vand og derpå gennem ens længder af kapillarrør ind i plastikrummene. Ved E blev der også ledt CO₂ fra en trykflaske ind i

plastikrummet. CO₂ blev målt på forskellige tidspunkter i løbet af forsøget, ved nogle timer i forvejen at anbringe 500 ml kolber i rummene, hvor luften gik ud. Der blev hurtigt tilsat 10–30 ml 0.01 N Ba(OH)₂ og proppet til. Efter nogle timer blev der titreret med 0.01 N HCl. CO₂-koncentrationen blev beregnet ved samtidig at måle prøver af normal atmosfærisk luft (sat til 300 ppm).

Der var 7 sporer pr. behandling. Behandlingerne varede i 2 døgn, derpå blev blade og frugt fra hver spore for sig tørret (80°C), vejet og formaleet. ¹⁴C-indholdet (cpm) blev målt efter afbrænding af ca. 100 mg tørstof i O₂-atmosfære, opsamling af den udviklede CO₂ i NaOH, og måling i vædskescintillationstæller (13). Måleresultatet blev multipliceret med prøvernes vægt til et relativt udtryk for prøvens samlede aktivitet.

Der blev udført 6 forsøg (se tabel 4). Desuden blev der 10/9–11/9 og 12/9–14/9 anbragt sporer ved behandlingerne C, D og E på samme måde som ovenfor. Men ved afslutningen blev bladene her behandlet med kogende 80 % methanol, ekstraheret og sorbitol og sukker blev bestemt som tidligere (2).

Resultater.

Undtaget forsøg 3 var CO₂-koncentrationen i den indstrømmende luft ved C under 80 ppm, og i gennemsnit holdt dette sig også i rummet under forsøget (tabel 3). Resultaterne for D viser, at gennemstrømningerne ikke helt har været hurtige nok til at holde den normale CO₂-koncentration. Ved E er CO₂-koncentrationen tydeligt forøget. Her varierede de enkelte CO₂-målinger en del.

Det skulle være sikret, at temperatur (tabel 3), luftfugtighed og i det mindste i forsøg 4, 5 og 6 også luftstrømningshastigheden var næsten ens for C, D og E. Forskelle i bladenes ¹⁴C-indhold ved forsøgenes afslutning må derfor især skyldes de forskellige CO₂-niveauer. Tallene går i den retning, at ¹⁴C-indholdet bliver mindre, svarende til at ¹⁴C-tabet fra bladene har været større, når CO₂-koncentrationen stiger (tabel 4). Kun mellem C og D er

Tabel 3. CO₂-koncentration og temperatur under 2 døgn's forsøg med afskårne sporer i plastikrum.
Gns. af målinger kl. 8, 12, 15³⁰. 1973.

Behandling	ppm CO ₂			°C			sol ^{a)}
	C	D	E	C	D	E	
2	—	—	>1800	—	—	—	50
3	290	260	490	27.9	28.1	27.8	75
4	40	210	>1300	28.0	27.3	27.6	90
5	65	190	>1200	24.4	24.7	24.6	10
6	60	220	>3700	26.3	26.3	26.3	40

a) omtrentlig pct. af lysperioden med sol.

Tabel 4. Bladenes ¹⁴C- og 'sukker'-indhold efter forskellige behandlinger i 2 døgn.
¹⁴C udtrykt i pct. af indholdet ved behandlingernes start, sukker på basis af methanol-uopløselig rest.
Forsøg 1-3 'Graasten', øvrige 'Golden Delicious'. 1973.

		Behandling						
Forsøg	Dato	Intakte sporer		Afskårne sporer			LSD	
		A	B	C	D	E		
		åben	lukket	- CO ₂	normal	+ CO ₂		
¹⁴ C	1	16/7-18/7	33.3	60.1	-	-	-	11.2
	2	26/7-28/7	56.7	76.1	52.0	42.8	35.6	9.1
	3	31/7- 2/8	48.3	66.2	50.1	50.8	41.1	8.6
	4	22/8-24/8	46.1	65.6	53.9	42.1	37.0	6.6
	5	28/8-30/8	-	-	54.4	52.3	45.2	11.1 (i.s.)
	6	3/9- 5/9	-	-	69.4	43.9	42.9	9.9
gns.				56.0	46.4	40.4	8.7	
% sorbitol ¹⁾				10.7	12.2	13.4	-	
% sucrose ¹⁾				1.79	2.70	3.60	0.21	
% glucose ¹⁾				0.93	0.89	0.89	-	
m mol 'hexose'/kg uopløst rest ¹⁾				744	877	996	130	

¹⁾ Forsøgene udført 10/9-11/9 og 12/9-14/9.

forskellen dog signifikant. Den manglende forskel mellem C og D i forsøg 3 kan skyldes, at det ikke lykkedes at få en særlig tydelig forskel i CO₂-koncentration mellem disse to behandlinger i dette forsøg. I forsøg 5 var forskellen kun ringe. Men individvariationen var i dette forsøg den største, desuden har lysintensiteten nok generelt været lavere.

Da ¹⁴C-indholdet i blade + frugter for en spore holder sig omtrent konstant med tiden (figur 3), må et hurtigere fald i bladenes aktivitet betyde en hurtigere transport fra blade til frugter. Det gælder også i afklippede sporer med frugter. Ændringerne her har også samme størrelsesorden som i intakte sporer

(tabel 4). Der må være grund til at tro, at resultaterne for afskårne sporer kan overføres til intakte træer.

Transporten fra blade til frugter hos intakte, indelukkede sporer (tabel 4) var langt ringere end hvor der var normal atmosfære omkring de intakte sporer. Flere forhold vil her være forskellige, bl. a. vil temperatur og luftfugtighed blive større i poserne. Men samtidig vil CO₂-koncentrationen blive særdeles lav, idet der næsten kun tilføres CO₂ fra respirationen af de indesluttede dele. Der er grund til at tro, at det har været en væsentlig faktor, når der sammenlignes med resultaterne fra plastikrummene.

Også bladenes sukker-indhold var positivt korreleret med CO₂-koncentrationen, det var særligt tydeligt for sucrose (tabel 4). Måske er det i særlig grad sucrose, som kan oplagres i æbleblade (25).

3.1.5.2. Virkning af bladmængde og afstand på vækstintensitet hos frugter.

Der blev anvendt dels 4-årige træer af sorten 'Gråsten' plantet i kar med en rigelig vand- og næringsstofforsyning, dels 15-årige 'Golden Delicious' i markkultur. Begge hold træer bar rigeligt med frugt, skudtilvæksten var moderat.

Terminale grenstykker på indtil 1 meters længde blev udvalgt så ensartet som muligt. En ca. 2 mm bred barkring på den nederste del af grenstykket blev fjernet. Der blev så på hvert grenstykke valgt et område (indtil 25 cm langt) med 3 frugter for 'Graasten', 4 for 'Golden Delicious'. Der blev også valgt et 15-42 cm langt område med blade, i gennemsnit med 48 blade for 'Graasten' og 61 for 'Golden Delicious'. Frugt- og bladområde blev placeret med forskellig afstand fra hinanden, idet øvrige blade og frugter på grenstykket blev fjernet. Også eventuelle blade og frugter lige under ringen blev fjernet.

For A sad blade og frugter blandet mellem hinanden. Ved B og C blev afstanden regnet fra midten af bladområdet til midten af frugtområdet. Frugterne sad i de fleste tilfælde på den nederste del af grenstykket. Behandlingerne blev tilfældigt fordelt på de udvalgte grenstykker. Der var ialt 21 behandlinger på 10 træer for 'Graasten' og 47 på 25 træer for 'Golden Delicious'.

Behandlingerne blev begyndt den 22/6 1973 for 'Graasten' og den 4/7 for 'Golden Delicious'. De blev afsluttet henholdsvis 15/8 og 13/9, d.v.s. efter 54 og 71 dage. Nye blade blev fjernet under forsøget, mens de endnu var små. Ved afslutningen blev den nøjagtige afstand mellem blad- og frugtområde målt, for 'Golden Delicious' også grendiameteren de to steder. Frisk- og tørvægt af frugten, antal, tørvægt og areal af bladene blev målt.

Hos 'Graasten' blev der den 3/8 tilført ¹⁴CO₂ til 20 bladområder, enten på eller neden for de ringede grenstykker. Der blev tilført 10 µCi ¹⁴CO₂ pr. bladområde, udløst i plastikposer bundet omkring bladområdet (2). Efter høst blev ¹⁴C-indholdet målt i de nærmeste frugter. En prøve af tørstoffet blev afbrændt i en O₂-atmosfære, CO₂ blev opsamlet og målt i en vædske-scintillationstæller (13).

Resultater.

Der var nogen variation i bladmængden på de forskellige grenstykker. Gennemsnitligt areal (cm²) og standardafvigelse var 663 ± 125 for 'Golden Delicious', 598 ± 104 for 'Graasten'. Den gennemsnitlige bladstørrelse var 10.9 og 12.5 cm². På 'Golden Delicious' var den gennemsnitlige diameter (på basis af to målinger pr. gren) 86 mm, men varierende mellem 60 og 145 mm.

Frugttilvæksten blev beregnet ud fra tørstoffmængden ved høst minus tørvægten af samme frugtantal i en gennemsnitsprøve af frugter udtaget ved behandlingernes start. Kun mellem frugttilvækst og bladareal var der en tydelig sammenhæng. For 'Golden Delicious' var der omtrent proportionalitet (figur 8), mens dette

Sort	Behandling	cm afstand mellem blade og frugter variationsområde gns.	
'Graasten'	A	< 10	
	B	31-48	46
	C	61-78	72
'Golden Delicious'	A	< 10	
	B	31-45	40
	C	51-76	62

ikke var tilfældet for 'Graasten'. Her gav en lineær regression

$$F = 12,23 + 0,03 B \quad (I)$$

hvor $F = g$ frugttilvækst og $B = cm^2$ blade. Korrelationskoefficienten var $0,72^{**}$. Det er sikkert kun i et vist område med forholdsvis lille blad/frugt-forhold, at sammenhængen mellem bladareal og frugttilvækst er proportional (34a, 77). Det bladareal, som er nødvendigt for at forsyne en frugt med assimilater, tiltager også med stigende frugttørrelse, uden at der er direkte proportionalitet (38). Men det omfatter heller ikke meget små blad/frugt-forhold.

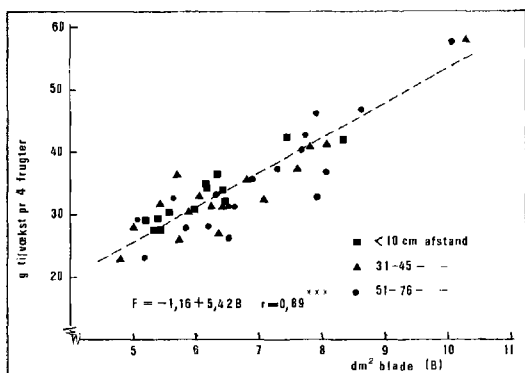


Fig. 8. Frugttilvækst (g friskvægt pr. 4 frugter) i afhængighed af bladareal (dm^2) og afstand mellem blad- og frugtområde (cm).

Ringede grenstykker, 'Golden Delicious', 4/7-13/9 1973.

Derimod synes afstanden mellem blade og frugter ikke at spille nogen stor rolle:

$$B/F = 18,51 + 0,02 A \quad (II)$$

$$B/F = 20,27 + 0,02 A \quad (III)$$

Hverken for 'Golden Delicious' (II, figur 8) eller 'Graasten' (III) var der nogen sikker sammenhæng mellem forholdet bladareal/frugt-tilvækst og cm afstand (A) mellem blade og frugter. Selv hvis koefficienterne i ligningerne anvendes, kræves der kun en forøgelse af bladarealet på ca. 10 % for at opretholde frugttilvæksten, efter at afstanden er øget med 1 meter.

Der kunne heller ikke etableres nogen sikker sammenhæng med grentykkelsen, hvor denne blev inddraget i beregningerne.

Relationerne mellem bladareal og frugtvækst bygger på, at der ikke sker nogen større transport af assimilater forbi 'ringen', heller ikke fra blade uden for grenstykket. Helt udelukkes kan dette tilsyneladende ikke. Når der blev tilført ^{14}C til en gren uden frugter uden for de ringede partier, fandtes der lidt ^{14}C også i frugter på den anden side 'ringen'. Men i gennemsnit kun 4,5 % af den ^{14}C -mængde der fandtes, når samme $^{14}CO_2$ -mængde var tilført inden for det ringede stykke. Selv om frugterne kan have fået ^{14}C fra flere skud uden for det ringede stykke, kan det næppe have overskredet ca. 10 % af det, der kommer fra bladene inden for 'ringen'. Der var heller ingen tendens til forskel ved de 3 'afstande' eller mellem forskellige blad/frugt-forhold på det ringede grenstykke, selv om materialet var for lille til sikkert at belyse disse forhold.

Alt i alt er der dog ingen grund til at tro, at transport over ringen kan forstyrre de foretagne beregninger i nævneværdig grad (se også 12, tabel 2).

3.2. Diskussion. Vekselvirkning mellem 'source' og 'sinks'.

Det er almindelig accepteret, at uanset hvilken mekanisme der er ansvarlig for selve transporten i planter, så foregår transporten efter et mønster fra 'source' til 'sink', d.v.s. fra de assimilerende blade til voksende og respirerende organer og væv (27). Det blev bl. a. klart ud fra forsøg, som Mason og Maskell (78a) udførte allerede i 1928. Bladene og deres funktion kommer derfor til at spille en vigtig rolle for transport og fordeling i planten, idet fotosyntaterne må danne grundlag for transport, respiration og vækst (Thornley, 107). Men det er også blevet klart, at disse processer ikke blot styres fra bladene og de ydre forhold, som virker ind på bladene, men også af indre forhold i planten. Hertil hører, at planten har 'sinks', hvor de producerede kulhydrater kan

udnyttes. F. eks. omtaler Humphries (54) i en oversigt forsøg der viser, at en stor 'sink'-effekt er nødvendig for at etablere en høj fotosynteseintensitet. Neales og Incoll (89) behandler i en anden oversigt sammenhængen mellem fotosynteseintensiteten og assimilationshastigheden.

Tabel 5. Oversigt over undersøgelser af »sink«, »source« eller transportsystem i relation til fotosynteseintensitet eller nettoassimilations-hastighed.

Planteart	Behandling	Reaktion*)	Reference
1) »Sinks« fjernes helt eller delvis eller »sink«-effekt hæmmes:			
Tomat	øvrigt plante skæres fra blade	—	Goodall 1945 (54)
The, solsikke	—	—	Baran 1960 (54)
Blåbær	udskæring af bladskiver	—	Hall et al 1966 (54)
Majs	hindret bestøvning	—	Moss 1962 (54, 58)
Majs	—	0	Verduin & Loomis 1944 (89)
Majs	—	0	Allison & Watson 1966 (89)
Majs	blomster fjernet	—	Kiesslbash 1948 (54)
Byg	—	—	Nösberger & Thorne 1965 (89)
Hvede	aks fjernet	—	King et al 1967 (58)
Bomuld	»bolls« fjernet	—	Nosov 1959 (54)
Tomat	frugt fjernet	—	Moss 1962 (54, 58)
Pinus radiata	apex med unge blade fjernet	—	Sweet & Wareing 1966 (104)
Kartoffel	knolde afkølet	—	Burt 1966 (89)
Kartoffel	knolde fjernet	—	Burt 1964 (23)
Kartoffel	—	—	Nösberger & Humphries 1965 (91)
Sød kartoffel	—	—	Tsuno & Fujise 1965 (54, 58)
Bønne	rødder fjernet på bladstiklinger	—	Humphries & Thorne 1964 (53)
Citrus			
madurensis	—	—	Lenz & Daunicht 1971 (66)
Majs	halvdelen af rødder fjernet	—	Wareing et al 1968 (117)
Ris	restriktion af rodvæksten	—	Murata et al 1965 (89)
2) Udvikling af »sinks« eller »sink«-effekt fremmes:			
Poppel	effekt af skudspids på nærsiddende bl.	+	Larson & Gordon 1969 (63)
Ært	— — bælg — — —	+	Kurssanow 1934 (58)
Bomuld	— — »bolls« — — —	+	Egamberdyev et al 1963 (58)
Æble	— — frugter — — —	+	Kazaryan et al 1965 (56)
Tomat	pl. m. frugt sidst mod tidligt på sæsonen	+	Kheiralla & Whittington 1962 (54)
Æble	forøgelse af skudantal	+	Hancock & Barlow 1963 (35)
Æble	planter med mod pl. uden frugt	+	Maggs 1963 (74)
Jordbær	—	+	Lenz & Bünnemann 1967 (64)
Æble	—	+	Hansen, 1970, 1971 (7, 9)
Jordbær	—	+	Lenz & Daunicht 1970 (65)
Citrus			
madurensis	—	+	Lenz & Daunicht 1971 (66)
Æble	—	+	Ghosh 1973 (32a)
Hvede	sink-effekt øget via hæmning af dens egenfotosyntese	+	King et al 1967 (58)
Bønne	udvikling af rødder	+	Humphries & Thorne 1964 (53)
Sukkerroe,			
bladbede	ipodet rod med større »sink«-effekt	+	Thorne & Evans 1964 (106)
Bønne	øget rodvækst via vækststoftilf. ell. temp.	+	Humphries 1963 (54)
Sød kartoffel	øget knoldvækst (temp., vand, vækstst.)	+	Spence & Humphries 1972 (103a)

Tabel 5, fortsat

3) »Source«, hæmning af totalfotosyntese:

Planteart	Behandling	Reaktion*)	Reference
Majs	halvdelen af hvert blad fjernet	+	Kiesselbach 1948 (54)
Kartoffel	fjernelse af småblade	+	Humphries & Dyson 1965 (54)
Æble	blade delvis fjernet	+	Maggs 1964, 1965 (75, 76)
Pinus radiata	udfoldede blade fjernet (delvis)	+	Sweet & Wareing 1966 (104)
Bønne, majs	blade delvis fjernet	+	Wareing et al 1968 (117)
Hvede	øvrigt blade skygget	+	King et al 1967 (58)

4) Transportsystemet, hæmning af transport:

Græskar	afkøling af nodie	0	Webb & Gorham 1965 (89)
Sød kartoffel	- - bladstilke	-	Tsuno & Fujise 1964-65 (89)
Sukkerrør	midtribbe brækket	-	Hartt 1963 (40)
Æble	ringning af bladstilke	-	Heinicke 1932 (48)
Æble	ringning omkring nodiet	-	Kurssanow 1933 (61)
Æble	bark-ringning	-	Neubauer 1939 (89)
Æble	-	-	Loustalot 1943 (89)

*) +: bladenes fotosynteseintensitet ell. nettoassimilationshastighed øget.

-: - - - - - mindsket.

0: - - - - - ikke påvirket.

(54) refereret fra Humphries 1967.

(58) - - King et al 1967.

(89) - - Neales & Incoll 1968.

i bladet. Oftest er der tale om en negativ korrelation. I mange forsøg er der foretaget indgreb på enten 'source' eller 'sink', så at forholdet mellem dem ændres. Det kan virke ind på bl. a. fotosynteseintensiteten (tabel 5).

Ved at gå ud fra den nævnte litteratur vil resultaterne fra forsøgene med æbletræer blive diskuteret. Jeg vil søge at forklare resultaterne i en sammenhæng, hvor virkningen af 'source', 'sink' og vekselvirkningen mellem dem spiller en afgørende rolle.

3.2.1. Intensiteter i kulhydratomsætningen.

Fotosyntesen er den proces, hvor der absorberes energi og produceres organisk stof, som er udgangsmateriale for alle følgende processer i planten:

$$\frac{\text{Total produktion}}{t} = \text{areal} \times \frac{F}{t \times \text{areal}}$$

$$= \frac{R_b}{t} + \frac{\Delta S_b}{t} + \frac{T_{\Sigma p}}{t} \quad (\text{IV})$$

$$\frac{T_{\Sigma p}}{t} = \frac{\Delta S_p}{t} + \frac{R_p}{t} + \frac{R_f}{t} + \frac{V_f}{t} \frac{R_f}{t} + \frac{V_f}{t} \quad (\text{V})$$

Her er F, R, T og V enheder stof omsat ved henholdsvis fotosyntese, respiration, translokation og vækst, t = tidsenhed. ΔS angiver ændring i sorbitol-kulhydratindhold i tilsvarende enheder. b betyder blade, Σp er begyndelsen af det fælles phloem fra blade mod 'sink' (figur 9). p er phloem og f er frugt eller andre voksende organer.

Ved fotosyntesen dannes der et foreløbigt 'endeprodukt', som i mange plantearter er sucrose eller hexoser, ofte midlertidigt omdannet til og 'ophobet' som stivelse. I æbleblade er det især sorbitol (afsnit 3.1.2.). Dette stof transporteres gennem bladmesofyllet ind i sirørene. Denne transport er forbundet med aktive processer. F. eks. accelereres den ved tilførsel af ATP (62). D.v.s. den er koblet til forbrug af energi udviklet ved respiration.

I modsætning til dette mener flere forskere,

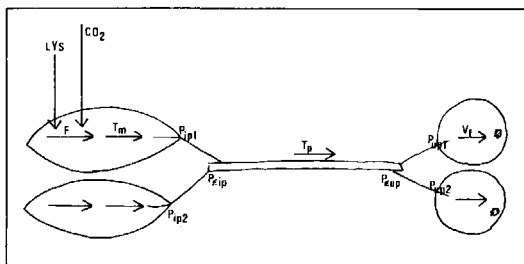


Fig. 9. Modelsystem af æbleblade og -frugter.

F = fotosyntese, T = translokation, P = potentiale, V = vækst, m = mesofyl, ip = ind i phloem, p = phloem, up = ud af phloem.

at translokationen i phloem bestemmes af potentialerne ved stoffets indtræden og udtræden af phloemsystemet, mens selve translokationen er af 'fysisk' natur (123). Fysiske love for strømning gennem rør (Poiseuilles lov) og diffusion af opløst stof i vædske (Ficks lov) forløber efter formelen:

$$I = \frac{P_1 - P_2}{R} \quad (VI)$$

hvor I er transporthastighed, $P_1 - P_2$ en potentialegradiant, R en modstandskomponent, som i de fysiske love er proportional med længden og omvendt proportional med arealet eller arealets kvadrat. Ohm's lov for elektricitet er også efter samme model. Hvis transporten i sirør foregår ved tryk- eller massestrømning eller ved diffusionlignende mekanismer, vil denne sammenhæng gøre sig gældende. Mekanismen bag phloemtransporten er dog stadig en omdiskuteret sag (24, 27, 70, 100, 105, 107, 122, 123).

Hovedparten af det der transporteres gennem phloem vil blive brugt til vækst og respiration i de modtagende organer. Ved respiration fås energi til væksten, der er en aktiv proces (62).

Resten af den substratmængde, som når frem, bruges til selve væksten. I den første del af vækstperioden kan væksten i et organ være af eksponentiel natur (107, 118a).

$$V = V_0 \cdot e^{\mu t} \quad (VII)$$

V er tørstofmassen ved tidspunkt t, hvor V_0 gælder for tidspunkt 0. μ er den specifikke

væksthastighed, d.v.s. den hastighed hvormed de enkelte enheder optager stof. Der kan også omregnes til volumenenhed, hvis vandprocenten er konstant.

Vækstintensiteten (f. eks. g/tid) vil være differentialkvotienten til VII:

$$dV/dt = V_0 \cdot e^{\mu t} \mu = V\mu \quad (VIII)$$

Vækstintensiteten vil derfor stige med f. eks. frugtens størrelse. Dertil kræves stadig mere stof. Det kan kun opfyldes indtil en vis grænse. Den eksponentielle sammenhæng gælder derfor kun i begyndelsen af et organs vækstperiode. På længere sigt fås ofte en sigmoid sammenhæng, det gælder f. eks. for æblefrugter (19). D.v.s. at vækstintensiteten i den midterste del af vækstperioden nærmer sig til en konstant:

$$dV/dt = k \quad (IX)$$

De nævnte processer er hver for sig behandlet i mange undersøgelser i litteraturen og vil ikke blive behandlet mere indgående her. Her forsøges en vurdering af processerne i sammenhæng ud fra IV, V og de øvrige forudsætninger nævnt foran. Især diskuteres de forventede ændringer ved at indvirke på eller ændre enten 'source' eller 'sink', samt vekselvirkningen imellem dem. 3 situationer er illustreret i figur 10, A, B og C.

3.2.1.1. Virkning af ændring i fotosynteseintensitet (figur 10A).

Ved at øge lysintensiteten eller forhøje CO_2 -koncentrationen kan fotosynteseintensiteten blive større. Det er vist i mange undersøgelser. Derved skulle også intensiteterne i de følgende processer kunne øges (IV, V).

a) *Ophobning af assimilater.* Den kan blive større, hvis transport og forbrug videre frem i planten ikke kan følge med. Det passer med, at der ophobes mere sucrose i æbleblade med stigende CO_2 -koncentration (tab. 4). I tomatblade ophobes der mere stivelse, når CO_2 -koncentrationen stiger (71, 72). Der ophobes mere sukker i bederoeblade, og tilvæksten bliver større, når lysintensitet eller CO_2 -koncentra-

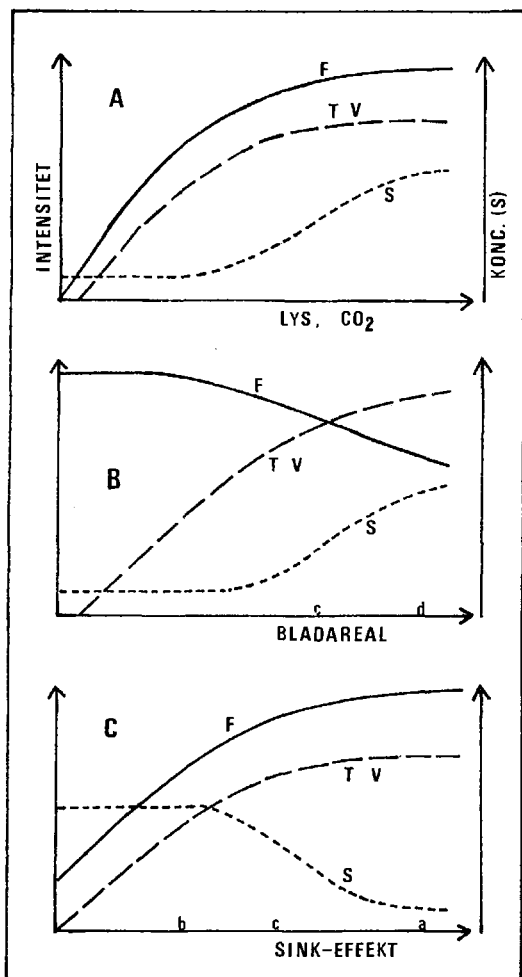


Fig. 10. Konstruerede sammenhænge mellem intensiteterne af forskellige processer og
A) ydre fotosyntese-fremmende faktorer,
B) bladareal (uændret 'sink'-antal),
C) 'sink'-effekt (uændret bladareal).

Symboler som fig. 9, S = sorbitol + kulhydrat-indhold.

tion bliver større (16). Skygning nedsætter samtidigt fotosyntese-intensitet og stivelseskoncentration i grannåle (67a).

b) *Transportintensitet.* Som omtalt foran og vist i tabel 4 er der en sammenhæng mellem CO₂-koncentration og den hastighed, hvormed forud dannede assimilater transporteres ud af æbleblade. Der er grund til at tro, at dette skyl-

des at transporten er afhængig af en fortsat produktion af assimilater og derfor bliver hurtigere med stigende fotosynteseintensitet. Hos sojabønne er transporten ud af bladene hurtigere ved høj end ved lav lysintensitet (108).

Ved at sammenligne forskellige plantearter blev der fundet en positiv korrelation mellem fotosyntese- og translokations-hastighed (52). Hartt og Kortschak (41) konkluderer, at der også kommer et 'push' fra bladet, afhængigt af lys. Selv i afskårne blade, hvor de naturlige 'sinks' er fjernet, sker der nogen transport ned gennem bladet langs de normale kanaler (42, 43, 69, 87).

c) *Vækstintensitet.* Vækstintensiteten i frugterne skulle stige, når der bliver bedre betingelser for fotosyntese. Det er ikke undersøgt her, men vi får den forventede reaktion, hvis bladarealet ændres (se senere).

3.2.1.2. Virkning af ændret bladareal ('source'-mængde) (figur 10B).

Hvis bladarealet ændres, ændres også den samlede produktion af assimilater. Det kan virke ind på følgende måde:

a) *Transport mellem 'source' og 'sink' og vækst i 'sink'.* Hvis der bliver færre blade vil det samlede potentiale ved indgangen til det fælles phloemsystem ($P_{\Sigma ip}$, figur 9) blive mindre. Er antallet af 'sinks' uændret, vil transportintensiteten – hvis VI gælder – kunne falde proportionalt hermed. (Potentialet i 'sink' må da samtidigt være lille sammenlignet med potentialet fra bladene, VI). Som vist ved forsøg på ringede grenstykker kan dette være tilfældet (figur 8). Den proportionale sammenhæng betyder, at den aktuelle væksthastighed i frugten ligger betydeligt under den potentielle og altså er begrænset af substrattilførslen. Det passer dels med, at forsøget er udført i den midterste del af frugtens vækstperiode, hvor væksthastigheden er konstant med tiden (IX), altså den periode hvor substratforbruget er størst. Desuden må bladarealet i forvejen være relativt lille sammenlignet med antallet af 'sinks' (venstre del af figur 10B).

I det tilsvarende forsøg med 'Graasten' må

vækstintensiteten i frugten have været nærmere den potentielle, da sammenhængen mellem bladareal og frugtens vækst ikke var proportional (I). Vi må være nærmere midten af figur 10B.

b) *Fotosynteseintensitet*. Hvis fotosynteseintensiteten ikke i forvejen er oppe på det maksimale ved de ydre forhold, som gælder, vil den kunne stige i de resterende blade efter at andre blade er fjernet eller deres fotosynteseproduktion hæmmet (tabel 5). Derved vil nemlig det samlede potentiale til det fælles phloemsystem ($P_{\Sigma ip}$, figur 9) kunne falde. Forskellen i potentiale op i de øvrige blade vil stige. Det samme gælder da for transporthastigheden i de enkelte blade (VI). Assimilerne føres hurtigere bort, derved kan fotosyntesehastigheden tænkes at stige. Samtidigt kan stomata åbne mere (81).

Omvendt vil fotosynteseintensiteten kunne falde når bladarealet øges. Ikke-bærende træer får et større bladareal end tilsvarende bærende træer. Det kan også medvirke til, at transporten ud af bladene på ikke-bærende træer bliver langsommere og deres fotosynteseintensitet mindre (tabel 1). Ved kvælstofmangel er forskellen i bladudvikling hos planter med og uden frugt mindre end hos velforsynede træer (38a). Samtidigt bliver også forskellen i nettoassimilations-hastighed mindre (69a). Det tyder på, at bladmængden spiller en rolle.

3.2.1.3. Virkning af forskel i 'sink'-effekt (figur 10C).

Forbruget ved vækst i 'sinks' vil være afhængigt af mængden eller antallet af 'sinks' (f. eks. antal frugter). Det vil også være afhængigt af den potentielle specifikke vækstintensitet i de enkelte 'sinks' (herunder arten af 'sinks').

Det er allerede nævnt, at væksten kan forløbe eksponentielt med tiden i de tidligste faser (VII). Vækstintensiteten og forbruget øges da kraftigt med tiden (VIII). Hvis bladarealet ikke ændres væsentligt, må det ske ved, at transportintensiteten øges, f. eks. ved at potentialet ved 'sinks' falder, så at potentialegradienten stiger (VI).

Hvis den potentielle samlede 'sink'-effekt fra frugterne i et bærende træ er større end den tilsvarende værdi hos de voksende væv i et ikke-bærende træ, må translokationsintensiteten mellem blade og 'sinks' blive størst i de bærende træer. Det kan virke videre og mindske ophobning i bladene og øge fotosynteseintensiteten, sådan som det er vist (tabel 1).

Det er nævnt foran, at forskel i bladareal også kan være med til at forklare forskellen mellem bærende og ikke-bærende træer. Men resultater fra 1973 tyder på, at i al fald på kort sigt falder transporthastigheden efter at frugten er fjernet. Frugterne blev fjernet fra nogle 'Graasten'-sporer den 13/7. Den 16/7 blev der tilført $^{14}\text{CO}_2$ til disse samt til sporer, som stadig havde frugter. Efter yderligere 2 døgn var der 53,8 % af den optagne ^{14}C tilbage i bladene på de bærende sporer, men 69,1 % i de ikke-bærende spors blade. Der kan næppe på så kort tid være sket nogen større ændring i bladarealet. Forløbet efter at frugten er fjernet er nok dette: Først nedsættes intensiteterne fordi der fjernes 'sinks' (frugter). Det kan f. eks. betyde, at situationen ændres fra position a til b i figur 10C. Efterhånden udløses der en øget vækst i andre organer, herunder blade. Derved kan 'sink'-effekten igen stige noget (pos. c, figur 10C, f. eks. svarende til pos. c, figur 10B). Men når de nye blade er udvokset, stiger forholdet 'source'/'sink' (pos. d, fig. 10B). D.v.s. både ringere 'sink'-effekt og større bladmængde kan virke med til, at bl. a. fotosynteseintensiteten bliver ringest hos bladene i de ikke-bærende træer.

Også i andre tilfælde er det fundet, at 'sink'-effekt påvirker transporthastighed. Transporten ud af tomatblade kan øges ved at indføre ekstra 'sink' af kartoffelknolde eller ved at behandle frugten med auxiner (57). Fjernes skudspids eller rødder ('sink') går ^{14}C langsommere ud af ærteblade (69). Når tilvæksten mindskes ved at temperaturen sænkes ophobes der også mere sukker i bladene (16). Korrelationen mellem 'sink'-effekt og fotosynteseintensitet er vist i mange tilfælde (tabel 5).

Som omtalt synes den højere fotosyntese-in-

tensitet hos bærende sporer i forhold til sporer uden frugt at være forbundet med at stomata er mere åbne. Det er bekræftet i forsøg udført af Tunsuwan og Bünnemann (114a). Ældre amerikanske undersøgelser tyder også i samme retning (77a). Forskellen er større på sporeblade end på langskudsblade. Mindre end en time efter at frugterne er fjernet begynder stomata at lukke (114a).

Virkningen på stomata kan tolkes på den måde, at en ringere 'sink'-effekt via den ringere translokations- og fotosyntese-intensitet (IV, V) giver et langsommere forbrug af CO₂ og derved en højere CO₂-koncentration i bladets indre. Øget CO₂-koncentration kan få stomata til at lukke i (80). Denne virkningsmåde imødegås dog af Natr og Ludlow (88a).

3.2.1.4. Fotosynteseintensitet og assimilationshobning.

Korrelationen mellem disse to processer afhænger ud fra det foranstående af påvirkningens art. Sammenlignes to iøvrigt ens systemer, men med forskellige forhold mellem bladareal og 'sink'-effekt, vil korrelationen kunne blive negativ (figur 10B og C). Det er vist i en del tilfælde (89). F. eks. vil en svag 'sink' i forhold til en stærkere kunne give en langsommere transport, så at kulhydrater ophobes i bladene. Det kan igen hæmme fotosynteseintensiteten. Der ophobes kulhydrater i blade i løbet af dagen, mens indholdet falder om natten (f. eks. stivelse i tomatblade, 71, og sorbitol i æbleblade, 25). Hvis stivelses-hydrolyse eller transport hæmmes i mørkeperioden p. gr. a. lav temperatur, falder også vækst- og fotosynteseintensitet (50a). I sojabønneblade stiger kulhydrat-koncentrationen med belysningstiden indtil et maximum, hvor så fotosyntese-intensitet og stomatas åbningsgrad mindskes (114b). Derfor kan der også ved forskellig 'source'/'sink'-effekt forventes den største forskel i ophobning og fotosyntese-intensitet et stykke op på dagen, når fotosyntesen har været i gang et stykke tid. Det tyder tabel 2 også på.

Men sammenlignes systemer med ens 'sink'-effekt, men med forskellig fotosyntese-intensi-

tet i bladene på grund af forskellig lysintensitet eller CO₂-koncentration, så vil sammenhængen mellem fotosynteseintensitet og ophobningen i bladene kunne blive positiv (figur 10A), sådan som det allerede er omtalt (3.2.1.1.).

Natr (88, 88a) har ikke fundet entydige resultater i forsøg med bladsegmenter. Men da disse samtidigt kan virke som 'sinks', kompliceres tolkningen.

3.2.1.5. Translokations-systemet, afstand mellem 'source' og 'sink'.

Figur 8 tyder på, at når gradienterne bliver større ved at bladarealet øges kan transportintensiteten, som må være nogenlunde proportional med vækst-intensiteten, stige proportionalt hermed. Hvis VI således gælder, skulle modstanden mellem 'source' og 'sink' spille en rolle for transport-intensiteten. Transporten bliver da også mindre, hvis phloemet afbrydes ved ringning (12, tabel 1). Samtidigt ophobes der mere i bladene (12, tabel 3). Fotosyntesen bliver langsommere når transporten hæmmes (tabel 5).

Større længde (afstand) eller mindre tværsnitsareal af ledningssystemet skulle kunne gøre transporten langsommere. Forsøg udført af Mason og Maskell (78a) allerede i 1928 tyder på, at dette kan være tilfældet. Men disse forsøg blev udført under forhold, hvor modstanden i forvejen nok var øget en del p. gr. a. delvis ringning. Ifølge Canny (24) kan maksimal transport kun ske over korte afstande. Æblefrugter sidder nærmere bladene end de organer, hvor væksten især sker når træerne er uden frugt. Forskellen i transport-intensitet m. v. mellem træer med og uden frugt kunne derfor også skyldes de forskellige afstande mellem 'source' og 'sink'. Men forsøget i 1973 tyder på, at forskelle i afstand på indtil 80 cm ikke i sig selv spiller nogen stor rolle for transportintensiteten (II, III). I bedste fald skal der måske flere meter til før afstanden under normale forhold kan få en større virkning. Haller (34b) fandt heller ikke nogen entydig sammenhæng mellem blad-frugt afstand og frugtens vækst. Frugterne kunne forsynes med assimi-

ter fra blade indtil 3 meter borte. Canny (24a) fandt ved pølsetræs-frugter en større transport-hastighed ved f. eks. 50 end ved 200 cm afstand til bladene, men kunne ikke endeligt bevise eller modbevise en afstandssammenhæng svarende til VI.

Ved en fylogenetisk betragtning vil det nok forekomme logisk, at længden af phloem-systemet ikke kan spille den helt dominerende rolle for transporthastigheden. Phloemsystemet er specialiseret til transport af organisk stof sammenlignet med f. eks. bladenes mesofyl-celler. Det ville derfor være naturligt, om der er en betydeligt større barriere (modstand) mod transport her og ind i phloem end i selve phloem. I modsat fald ville man fylogenetisk kunne vente sig, at den påbegyndte specialisering af phloemcellerne var gået endnu videre. Det er jo sket i trakeider og især xylemceller for vandtransport, hvor langt større hastigheder er påkrævet.

De større intensiteter i bærende end i ikke-bærende træer må derfor især skyldes forskelligt forhold i effekten af 'source' og 'sink', fremfor afstandsforskelle. Noget tyder da også på, at andre væv kan være stærkere 'sinks' end frugterne, selv om disse sidder nær bladene. Det gælder skudspidser i perioden lige efter blomstringen (smgln. fig. 2 og 6). Tiltrækningen fra skudspidser kan måske her blive så kraftig og potentialet i sirørssystemet så lavt, at det på en eller anden måde udløser frugtfald. Det støttes af, at man ved at fjerne skudspidser kan få en bedre frugtsætning (99).

3.2.2. Fordeling af assimilater i planten.

Ikke blot intensiteterne af forskellige processer, men også den endelige fordeling af assimilaterne på vækst i forskellige organer bestemmes af mængden og arten af 'sinks'. Det er især tydeligt ved at sammenligne tilvæksten hos træer med og uden frugt (tabel 1). Konkurrence mellem 'sinks' med forskellig effekt må også kunne forklare, hvorfor tilvæksten i bærende træer bliver så ringe i andre dele, især dog i rødder. Her falder hovedvækstperioden sammen med en periode, hvor også frugten vokser

kraftigt, og disse har den største 'sink'-effekt. Som omtalt foran skulle en forskellig hæmning af transporten p. gr. a. forskellig afstand ikke i sig selv spille den store rolle. Helt udelukket kan det dog ikke, når det drejer sig om frugter og rødder. Desuden vil 'sinks' der sidder nær blade altid have den fordel, at assimilaterne først vil passere dem. Fjernere 'sinks' vil derimod ikke have nogen chance, hvis der først er udviklet kraftige 'sinks' nær bladene, så at disse 'sinks' bruger hovedparten af assimilaterne.

Respirationstab.

^{14}C -tabet ved respiration kan som omtalt andrage fra under 10 % af den optagne ^{14}C i et sporesystem med blade og frugt til henvend 50 % i træer, hvor der foregår en mindre aktiv vegetativ vækst. Men disse tal siger ikke umiddelbart noget om respirations-intensiteten. Hvis man tænker sig et system uden vækst eller oplagring, må al den optagne ^{14}C igen forsvinde ved respiration (IV, V). Respirationen må her være en basisånding (R_1), som er nødvendig for at opretholde det levende system. Den vil være afhængig af mængden (M) af levende celler og deres funktion. I systemer med vækst er der derudover tale om en respiration (R_2) proportional med vækstintensiteten, eller i store træk også med fotosynteseintensiteten, da disse størrelser i de fleste tilfælde vil være nært forbundet med hinanden (68, 79). Forholdet mellem stof brugt i respirationen (R) og dannet i fotosyntesen (F) bliver derfor:

$$\frac{R}{F} = \frac{R/t}{F/t} = \frac{\frac{R_1}{t} + \frac{R_2}{t}}{F/t} = \frac{k_1 M + k_2 F/t}{F/t} \quad (\text{X})$$

Af ligningen fremgår det, at jo mindre en masse der er som kræver basisånding, og jo større en vækstintensitet der er, desto nærmere vil R/F komme mod minimumsværdien k_2 . Dette til trods for at den samlede respirationsintensitet samtidigt vil stige.

En sådan sammenhæng kan være med til at forklare det lille respirationstab i et kraftigt voksende blad-frugt-system. Men det er allige-

vel ikke sikkert, at det alene kan forklare sagen. I forsøg med kløver fandt McCree (79) $k_2 = 0,25$. D.v.s. det mindst mulige respirationstab skulle være på godt 25 % af brutto-fotosyntesen. Andre forklaringer på at tabet kan nå under 10 % i et blad-frugt-system kan være refixering af respireret CO_2 i frugten (14). Måske kan der også tilføres respirationsmateriale eller -energi til frugten, uden at det er koblet til det mærkede ^{14}C (6).

3.2.3. Årsager til 'sink'-effekt. Andre virkningsveje.

Ud fra det der er diskuteret skulle det være klart, at forhold der betinger et vævs eller organs evne til at forbruge stof er af meget stor betydning. Spørgsmålet om årsagerne hertil vil ikke blive udførligt behandlet her. Men det er tydeligt, at der må være genetisk betingede forskelle i forskellige vævs potentielle evne til at forbruge stof. Ligeledes spiller udviklingsforløbet og dermed tiden en rolle. Det er sandsynligt, at vækststoffer betyder noget her. Frugter og andre væv i kraftig vækst kan indeholde betydelige mængder af vækststoffer (32b, 83, 90). Vækststoffehandling har i en række tilfælde øget transporten af isotop-mærkede assimilater eller mineralstoffer hen til det behandlede sted (22, 29, 44, 45, 55, 60, 83, 84, 85, 86, 101, 102, 118). Disse vækststoffer kan virke ved at stimulere syntese og vækst i det pågældende væv. Andre mener dog at vækststoffer kan virke andre steder i planten efter at de er transporteret ud af 'sink'.

Ydre forhold er naturligvis også vigtige. Måske afgør temperaturen i høj grad 'sink'-virkningen (32). Den ringe vækst ved lave i forhold til højere temperaturer skyldes måske i højere grad en direkte virkning på væksten end at selve fotosyntese-intensiteten er hæmmet (120). Mineralstoffer og andre forbindelser som bruges i væksten må naturligvis også være til stede i tilstrækkelig mængde.

Som vist kan virkninger fra 'source' og 'sink' gennem sammenhængen IV og V og de ændringer, der kan opstå efterhånden som forskellige organer vokser, forklare mange af de reaktioner, som er observeret. Men det udelukker na-

turligvis ikke, at også andre virkningsveje kan gøre sig gældende. Nogle muligheder kan nævnes: Vækststoffer fra 'sink' kan måske virke på transporten uden for denne som nævnt ovenfor. Vækststoffer har også været forbundet med stomatas åbningsmekanisme (81, 109). Der kan ske ændringer i enzymaktivitet (31, 81, 110, 116, 117). Ydre forhold kan inducere ændringer, f. eks. i fotosyntesekapacitet (73), bladstrukturen er forskellig på forskellige skud af et æbletræ (32a). Der kan ske vækst og ændringer i ledningssystemet (90).

3.2.4. Konklusion.

Resultater fra undersøgelser med æbletræer er diskuteret sammen med resultater fra litteraturen. Virkning af og vekselvirkning mellem effekten af 'source', d.v.s. bladenes evne til at producere assimilater, og effekten af 'sinks', d.v.s. vævs og organers evne til at forbruge stof, er behandlet. Disse forhold betyder meget for såvel den samlede produktion og fordeling af tørstoffet som for intensiteterne i forskellige processer. I denne sammenhæng gør bl. a. følgende forhold sig gældende:

- Når fotosyntese-intensiteten i bladene stiger f. eks. ved at lysintensiteten eller CO_2 -koncentrationen øges, kan også transport ud af bladene og vækst i andre organer blive hurtigere.
- Ved at øge bladarealet i forhold til en given 'sink'-effekt kan transporten til og væksten i 'sink' blive hurtigere. Ved et lavt 'source'/'sink'-forhold kan der være en proportional sammenhæng. Ved et højt 'source'/'sink'-forhold falder fotosyntese-intensiteten.
- Tilsvarende bliver ved et givet bladareal fotosyntese- og translokations-intensiteten størst, når 'sink'-effekten er stor i forhold til bladarealet.
- Den største udnyttelse af bladene, d.v.s. den største fotosyntese-intensitet, fås derfor ved gunstige ydre betingelser for fotosyntese, når samtidigt 'sink'-effekten er stor i forhold til bladarealet.
- Korrelationen mellem fotosyntese-intensiteten og ophobning af kulhydrater i bladene kan være negativ, hvis der sammenlignes systemer

med forskelligt forhold mellem bladmængde og 'sink'-effekt. Derimod er den positiv, hvis der sammenlignes systemer, hvor fotosynteseintensiteten påvirkes ved at de ydre betingelser for fotosyntesen ændres.

f) I forhold til effekten af 'source' og 'sink' synes afstanden mellem disse ikke i sig selv at spille nogen stor rolle for transport-intensiteten under normale forhold. Der vil nok først ved flere meters afstand kunne komme en betydelig modstand.

g) Tilvækstfordelingen i en plante bestemmes i høj grad af mængden og arten af 'sinks', herunder deres indbyrdes evne til at omsætte stof. Der er konkurrence mellem 'sinks', når deres vækstperiode falder sammen. Kraftige 'sinks' nær blade kan da blokere for assimilattransport til 'sinks' længere borte.

h) Respirationstab i pct. af brutto-fotosyntesen er mindst når vækstintensiteten er kraftig. Det kan bl. a. skyldes, at basis-ånding da kan forsynes ud fra en lille andel af det producerede stof p. gr. a. den større omsætningshastighed.

4. DANNELSE, SÆSONÆNDRINGER OG ANVENDELSE AF RESERVER

I det foregående er omtalt hvordan træets assimilater direkte udnyttes i vækst og respiration. Hos flerårige planter sker der imidlertid også en større eller mindre oplagring af stoffer, som først bruges på et senere tidspunkt. Hos træagtige planter må vi formode, at oplagsnæring

bruges vinter og især forår, hvor der sker en betydelig videreudvikling af forskellige organer, inden fotosynteseapparatet påny er udviklet og i stand til at exportere assimilater.

4.1. Dannelse af oplagsnæring. Oplagringsorganer.

Hos unge grundstammer er det ved at tilføre $^{14}\text{CO}_2$ vist, hvordan assimilater udnyttes på forskellige tidspunkter i løbet af vækstsæsonen (4). Når $^{14}\text{CO}_2$ tilføres om sommeren falder ^{14}C -indholdet kun lidt fra løvfald til følgende forsommer (tabel 6), ^{14}C -fastlægningsen må derfor især have afspejlet væksten på de pågældende tidspunkter. Anderledes er det når $^{14}\text{CO}_2$ tilføres i september og især oktober. Da falder ^{14}C -mængden i træet betydeligt fra løvfald til midten af juni næste år, hvor væksten er godt i gang. Dette fald udgør godt 20 % af den ^{14}C , der er optaget ved exponering i oktober. Roden er på dette tidspunkt det organ, der modtager mest af den transporterbare ^{14}C (4), og her sker da også det største samlede ^{14}C -svind i vinterens og forårets forløb (tabel 6). Der er dog efter oktobertilførsel et ^{14}C -svind i alle organer fra løvfald til næste sommer, nemlig på 50–65 % af de respektive organers indhold ved løvfald.

I en senere undersøgelse med 3-årige 'Lobo' blev $^{14}\text{CO}_2$ tilført i oktober. Træets ^{14}C -indhold faldt fra 20/11 til 20/6 næste år, og dette fald var på ca. 60 % af indholdet pr. 20/11 såvel for topdele som roddele (13, tabel 1, fig. 1–2). Her som i den forrige undersøgelse var dette

Tabel 6. ^{14}C -indhold efter forskellige exponerings- og udtagnings-tidspunkter.

Pct. af totalt optaget ^{14}C pr. plante. Fra 4, figur 1. De $^{14}\text{CO}_2$ -exponerede blade er indsamlet og regnet med ved alle udtagninger.

Expon. dato	Plantens totale ^{14}C -indhold ved udtagning				^{14}C -tab fra løvfald til forsommer		^{14}C -indhold i ny skudvækst
	straks	4–5 dage efter expon.	ved løvfald	følg. forsommer	hele pl.	rod	for- sommer
6/7	100	82.5	59.6	56.2	3.4	2.9	2.8
8/8	100	76.3	59.9	55.7	4.2	2.3	1.6
10/9	100	72.6	61.0	51.0	10.0	4.2	4.0
15/10	100	74.4	52.1	30.9	21.1	18.1	3.5

relative fald gennem vinter og forår stærkest i barken. Men også i undersøgelsen på 'Lobo' indeholdt roden langt den største ^{14}C -mængde og derfor var det *absolutte* fald størst her. P. gr. a. et betydeligt rodsvind (roddød?) om vinteren kunne dette fald i roden dog ikke i dette tilfælde beregnes nøjagtigt. Men det tyder på, at roden kvantitativt set spiller en betydelig rolle som oplagringsorgan, selvom dens værdi i forhold til de overjordiske dele ikke kan fastslås nøjagtigt på grundlag af de to undersøgelser. Dette forhold vil nok også variere med en række faktorer, f. eks. vækstforhold (ernæring, 4; bæringsgrad) og træalder. Hos syren mobiliseres de største reserver fra roden (82), ellers tillægges roden i relation til topdele varierende værdi som oplagringsorgan (se 4).

4.2. Oplagsnæringens natur og dens sæsonmæssige variation.

Efter ^{14}C er optaget i æbletræer om efteråret falder indholdet af de oplagrede ^{14}C -forbindelser kraftigst i forårsperioden, især marts-april (figur 11). I den sidste undersøgelse (13) synker ^{14}C -indholdet i roden dog hele vinteren igennem, samtidigt med at der tabes rodtørstof. På koncentrationsbasis er faldet dog også for

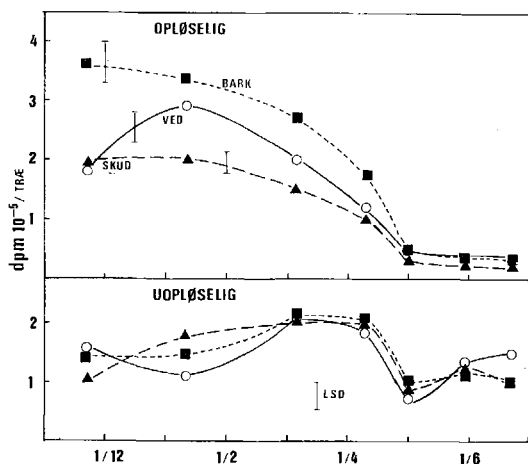


Fig. 11. Sæsonvariation i ^{14}C -fraktioner i årsskud samt i bark, henholdsvis ved, fra grene + stamme. Udtrykt i absolut ^{14}C -aktivitet pr. træ, 20 μCi $^{14}\text{CO}_2$ pr. træ tilført i oktober. 3-årige 'Lobo' (13, fig. 1).

roden kraftigst i april. Det må derfor konkluderes, at den største udnyttelse af træets oplagsnæring sker om foråret.

^{14}C -faldet i de *overjordiske* dele er størst i methanol-opløselige forbindelser (figur 11). Men der sker også sæsonmæssige ændringer mellem de forskellige kulhydratkomponenter. I litteraturen vedrørende oplagsnæring i træagtige planter tales der oftest om stivelsesmaxima efterår og forår, mens sukkerkoncentrationen kan stige om vinteren (se diskussion 4 og 13). I undersøgelsen med 3-årige 'Lobo' er der alene i stammeveddet tegn på en stigning i ^{14}C -mærket sukker om vinteren. Derimod stiger mængden af uopløselig ^{14}C mere generelt senvinter, mens methanol-opløselig ^{14}C falder. Om foråret falder ^{14}C -indholdet i begge fraktioner. Xylemsaftens sorbitolkoncentration synes størst imens maximet i uopløselig ^{14}C etableres (13, fig. 5). I roden er målingerne og tolkningen mere usikre. I den første undersøgelse sker det største ^{14}C -fald i roden vinter og forår også i de methanol-opløselige forbindelser (4, tabel 2). I den sidste undersøgelse er der en kraftig ^{14}C -mærkning i methanol- eller vand-uopløselige forbindelser og faldet er betydeligt her. På en relativ basis er det sæsonmæssige fald dog også her størst i den opløselige ^{14}C (13, fig. 2). Hydrolyse på de uopløselige fraktioner viser, at glucose er det kraftigst ^{14}C -mærkede stof (13, tabel 4). Den stammer nok fra stivelse, hvor andre undersøgelser viser en betydelig sæsonmæssig variation.

I den *methanol-opløselige fraktion* er der mest ^{14}C i neutrale forbindelser, og her igen i sorbitol, dernæst i sucrose. I roden er forskellen mellem de to stoffer dog ikke stor (13, tabel 2-3). Der er da også påvist tydelige, sæsonmæssige ændringer i totalkoncentrationen af sorbitol eller glucose, selv om den relative betydning af disse stoffer kan variere med bl. a. sæson, år, organ og træmateriale (13, fig. 3, 4). Koncentration i barken på de overjordiske dele stiger om efteråret, når et maximum om vinteren og falder derpå igen forår og forsommer (26). I de overjordiske dele findes en stor del af oplagsnæringen hos æbletræer uden tvivl i

form af sorbitol og sukker, sikkert i højere grad end tidligere antaget (smlgn. 82).

Det er muligt, at vækststoffer spiller en rolle ved at mobilisere oplagsnæringen om foråret. F. eks. øges mobiliseringen af stivelse i æbleskud når der tilføres NAA (93).

Kvælstofholdige reserver og kvælstoftilførsel er særdeles betydningsfulde for æbletræers vækst og udvikling (36, 92). En betydelig del af disse reserver forekommer også i »opløselig« form som amider og aminosyrer, især arginin (50, 92, 111, 112). Men kvantitativt set udgør disse reserver kun en mindre del af de samlede reserver, som dannes på grundlag af assimilaterne om efteråret (13, tabel 2). Der synes også at ske en mobilisering af protein fra bark og ved i forbindelse med løvspring, og transporten i forbindelse hermed sker i phloem (113, 114).

4.3. Anvendelsen af reserver.

Beregninger i forbindelse med undersøgelsen på 3-årige 'Lobo' tyder på, at der i et træ med en samlet tørstofmængde på ca. 300 g mobiliseres reserver på mindst 13 g tørstof. Hertil kan der komme en yderligere mobilisering fra rødderne, som ikke kunne vurderes sikkert (se diskussionen, 13). Kun en mindre del, her ca. 3 g ud af de 13 g tørstof, genfindes i nyudviklede blade, blomster og skud om foråret (se også tabel 6). D.v.s. det meste må være brugt til respiration, enten direkte i oplagsorganerne, eller måske snarere efter at være transporteret op i knopperne i forbindelse med den kraftige udvikling, der sker her inden og under knopbrydningen.

De ca. 3 g tørstof i nyvæksten, som ifølge beregningen kan stamme fra oplagsnæring, kan sammenlignes med en total tørstofproduktion i disse dele på 15 g allerede den 1/5 (13). Andre undersøgelser tyder også på, at oplagsnæ-

ringen kun kan betyde noget videre som byggemateriale i de tidligste faser om foråret. Sporer eller årsskud af 'Golden Delicious' og 'Graasten' blev exponeret med $^{14}\text{CO}_2$ på forskellige tidspunkter efter knopbrydning, og den endelige fordeling af ^{14}C i blade, blomster (frugter) og skud blev målt (11). Ved periodevis at udtage større prøver fra det samme plantemateriale blev tilvæksten i disse dele fulgt. Specielt blev forholdet mellem vækstintensiteterne af de forskellige organer bestemt. Dette forhold bør nemlig svare til forholdet mellem organernes ^{14}C -fordeling, hvis byggematerialet alene kommer fra den løbende fotosyntese. Kun i de tidligste vækstfaser var der en større forskel. F. eks. fixeres der i årsskudsblade hos unge årsskud i maj, mens disse endnu kun har 5–6 blade, 15–20 gange mere ^{14}C end i selve det bladbærende skud, mens bladenes vækstintensitet kun er ca. 7 gange større end selve skuddets (tabel 7). Indtil blomsterne begynder at vise farve, fixeres der efter $^{14}\text{CO}_2$ -tilførsel 3–4 gange mere ^{14}C i en spores blade end i dennes blomster (figur 2). Derimod er vækstintensiteten i bladene højst 1,5 gange større end i blomsterne (11, fig. 3, tabel 1). Disse sammenligninger tyder på, at 1/2–2/3 af de byggematerialer som bruges i den tidligste tilvækst, ikke stammer fra den løbende fotosyntese, men formentlig fra reserver. Men disse forskelle gælder kun i de tidligste faser, hvor der sker en tilvækst pr. spore på ca. 200 mg tørstof og pr. årsskud på 500–1000 mg, mens den totale tilvækst pr. frugt eller skud i løbet af vækstsæsonen kan udgøre flere gram tørstof.

En anden undersøgelse tyder også på, at oplagsnæringen ikke indgår i større mængder som byggestof i nyvæksten hos æbletræer. Unge ubehandlede grundstammer i kar blev sammenlignet med: a) stammen ringet i september

Tabel 7. Forholdet mellem blade og træagtige skuddeles ^{14}C -fixering og vækstintensiteter på forskellige tidspunkter. (11, tab. 3).

	3/5	9/5	20/5	30/5	juni–juli
^{14}C -indhold, blade/træ	20	15	8.6	4.2	2.0
Vækstintensiteter, blade/træ	7	7	4.1	3.9	1.6

eller oktober, b) alle blade fjernet i september eller oktober, c) sorbitolsprøjtning i oktober (12). Derved skulle det være muligt at få forskellige mængder af oplagsnæring i træerne og at se, om nyvæksten næste forår så blev påvirket. Analyser i december viste, at ringning tenderer mod at øge, og defoliation at mindske sukkerkoncentrationen i træets top (12, fig. 1). Men den kraftigste virkning af behandlingerne var, at væksten, især i roden, var mindsket efter ringning og defoliation i september (12, fig. 2). Derfor blev de samlede mængder af sorbitol, sukker og andre stoffer, der kan spille en rolle som reserver (13), særligt små efter disse behandlinger (tabel 8). Men alligevel var der ikke nogen stor forskel i mængden af unge skud udviklet næste forår (tabel 8). Ringning gav mindre skudtilvækst over ringen, men det blev delvis kompenseret af nye skud, som fremkom under ringen. Priestly (96) anvendte ringning i et lignende forsøg, også uden tydeligt at kunne påvirke næste års skudtilvækst. D.v.s. den løbende produktion af assimilater hurtigt overtager den kvantitative forsyning af nyvæksten (se også diskussion, 13). Reserveerne må altså antages især at virke som energimateriale, og kun i den tidligste udvikling om foråret at betyde noget som byggestof. Disse relationer mellem løbende fotosyntese og reserver kan

sikkert variere betydeligt mellem forskellige plantearter (59).

4.4. Betydningen af reserver eller anden overført effekt for vækst og udvikling.

Det foregående tyder på, at reserveerne kvantitativt set kun betyder lidt for nyvæksten hos æbletræer om foråret. Dog kan der overføres effekter fra året før, som kan have betydning for vækst og udviklingen det pågældende år. Som omtalt i sektion 3.1.3. kan en frugtafgrøde reducere tilvæksten i det øvrige træ. I samme undersøgelse blev det også vist, hvorledes vækstkorrelationer fra året før kan påvirke væksten i indeværende år (9). Sidste års ikke-bærende træer havde, alt andet lige, en større tilvækst end sidste års frugtbærende træer. Dette kunne dog i hovedsagen forklares ved at træerne var større og derfor nok havde et større vækstpotentiale. Men skuddene afveg fra de andre organer. Sidste års ikke-bærende træer havde i forvejen lidt længere og især tykkere skud. Men de udviklede i det pågældende år langt flere, lidt længere, men snarere tyndere skud end sidste års bærende træer (tabel 9; 9, tabel 3). Det skyldes også, at en del tidligere kortskud fik kraftig terminal vækst.

Hos vekselbærende træer kan gennemsnitslængden på årsskud være størst i bæreaaret (1,

Tabel 8. Sorbitol + sukker-indhold (mmol/træ) i rødder + bark fra stamme og grene i december, samt tørvægt (g/træ) i nye skud næste juli. R₁ og R₂: ringning af stammen i henh. sept. og okt. D₁ og D₂: defoliation henh. sept. og okt. S: sorbitolsprøjtning okt. U: ubehandlet (12, tab. 4).

	R ₁	R ₂	D ₁	D ₂	S	U
mmol sukker/træ, december	7.4	10.6	5.1	9.3	11.4	10.8
g tørvægt/træ, juli	22.7	23.9	18.2	20.0	21.1	21.5

Tabel 9. Virkning af en frugtafgrøde på udvikling af årsskud i det indeværende og det følgende år (Fra 9, fig. 2).

Behandling	Tilvækstperiode	Antal årsskud pr. træ	cm pr. årsskud	mg tørvægt pr. cm
+ frugt 1966	1966	75	12.3	57
— frugt 1966	1966	92	14.3	88
+ frugt 1966	1967	137	16.5	82
— frugt 1966	1967	295	20.5	71

fig. 3). Dette kan som ovenfor forklares med en positiv virkning overført fra sidste års ikke-bærende tilstand. Den virkning må da være så kraftig, at den kan overskygge den negative virkning, som frugten senere får for længdetilvæksten (smlgn. 9, figur 2). Hos vekselbærende træer kan længde-tilvæksten altså være påvirket af to modsat rettede kræfter, fra henholdsvis sidste års og indeværende års bærings-tilstand. Forholdet imellem dem bliver da afgørende for det samlede resultat (se diskussion i 9; 9, tabel 4). Også hos andre plantearter er der vist en negativ korrelation mellem bæringsgraden et år og skudtilvæksten følgende år (28). Den vækstoffremmende virkning fra den ikke-bærende tilstand året før kan i visse tilfælde meget tidligt på vækstsæsonen ses også på tykkesestilvæksten (1, figur 6).

Det ser altså ud til, at især skudvækstaktiviteten om foråret kan afhænge af forhold knyttet til vækst og udvikling året før. Forskel i vækstintensitet kan skyldes forskel i tilgængeligheden af vækst-, evt. respirationsmateriale, i specifik væksthastighed eller i organets (knoppens) forudgående størrelse eller udvikling (VIII). Forskelle i mængden af reserver ville kunne give forskellig substratmængde for respiration og vækst tidligt forår. Mængden af reserver kunne tænkes at være størst efter et år uden frugt. Ganske vist har det ikke været muligt generelt at påvise højere sorbitol-sukkerkoncentrationer hos ikke-bærende end hos bærende træer (8). Ifølge litteraturen er stivelsesindholdet dog ofte fundet højest i træer uden frugt (8, tabel 7). Priestley (97) finder koncentrationer af sukker + stivelse højest i ikke-bærende træer, især hos vekselbærende sorter. Men uanset om koncentrationen af oplagsnæring er påvirket, så er den samlede mængde oplagsnæring nok større hos træer uden end hos træer med frugt, da de ikke-bærende træer har en større tilvækst og dermed får større mængder af oplagringsvæv. Men forsøgene omtalt foran tyder ikke på nogen snæver sammenhæng mellem mængden af oplagsnæring ophobet om efteråret og den tidlige skudvækst (tabel 8).

Den specifikke væksthastighed kunne påvirkes af forhold, som her løber parallelt med opkoblingen af oplagsnæringen. Det kunne være via vækststoffer eller næringsstoffer. Indholdet af kvælstofholdige reserver er af betydning for væksten om foråret, især ved en dårlig kvælstofforsyning (36, 92). Vækst- og bæringsforhold kan virke ind på kvælstofoptagelse og fordeling (37). Men analyser fra det omtalte forsøg tyder dog på, at kvælstofforsyningen har været inden for det optimale, så en virkning herigennem er ikke sandsynlig.

Mængden af udgangsmateriale for væksten, d.v.s. knopstørrelsen, kan meget vel have været forskellig hos de to hold træer. F. eks. var træmængden pr. blad på sporerne året før næsten dobbelt så stor hos træer uden som hos træer med frugt (9, tabel 3). En forskel i størrelse vil forstærkes, hvis væksten er af eksponentiel karakter og den specifikke væksthastighed i øvrigt er den samme (VIII). Mængden af vækststoffer kan afhænge af knoppens størrelse, så vækststoffer kan også tænkes at spille en rolle her (54a). Forskellen i skudvækstaktivitet om foråret kan derfor være knyttet til knoppens størrelse og forudgående udvikling. Dette kan sammenlignes med, at knopperne f. eks. også påvirkes af frugtudvikling og tilvækst med hensyn til blomsterknopdannelsen.

4.5. Konklusion.

Oplagsnæring i form af kulhydrater synes ikke at spille nogen stor kvantitativ rolle ved at indgå som byggemateriale i nyvæksten om foråret. Det nyudviklede fotosynteseapparat bliver hurtigt hovedleverandør.

Størstedelen af oplagsnæringen synes at blive brugt i respiration. Oplagsnæring, eller andre forhold knyttet til betingelser med en god mulighed for ophobning af reserver året før, kan i højere grad tænkes at have betydning ved at stimulere de tidligste udviklingsprocesser om foråret. Men den nærmere sammenhæng i disse forhold er ikke klarlagt. Dog ser det ud til, at virkninger på vækst og udvikling overført fra året før i højere grad er knyttet til forhold sommer-sensommer i det foregående års vækst-

sæson. Ændringer i mængden af oplagsnæring i træet ved ydre indgreb om efteråret påvirkede ikke i større omfang mængden af nyvækst næste forår.

5. KONKLUSIONER FOR FRUGTAVLEN

5.1. Produktion og udnyttelse af assimilater.

Over 90 % af det tørstof, som træet bruger i dets vækst, stammer fra bladene og er dannet her ved fotosyntesen udfra kuldioksyd. Bladene og deres funktion vil derfor også afgøre udbyttet. For at få den mest effektive frugtproduktion må følgende 3 forhold være afgørende:

- a) en optimal bladfylde i forhold til ydre betingelser, som betyder noget for bladenes produktion, f. eks. lysintensitet, så disse forhold kan udnyttes bedst muligt, og produktionen bliver størst mulig pr. bladarealenhed.
- b) at andre forhold som virker ind på bladenes produktions-intensitet gøres optimale,
- c) at mest muligt af det producerede stof udnyttes i frugtens vækst.

Vedrørende b gælder, at bladene kun når op på topydelse, hvis de forsyner væv der har en stor vækstaktivitet, som f. eks. frugter fra juli og resten af frugtens vækstperiode, eller skudspidser i den første del af vækstsæsonen. For at samtlige blade skal yde mest muligt, skal det samlede bladareal derfor være relativt lille i forhold til frugtantal.

I et snævert blad-frugt-system udnyttes indtil 90 % af de stoffer som dannes i bladene, i frugtens vækst. I træer uden frugter udnyttes kun 50–60 %. Resten 'tabes' ved respiration.

Disse sammenhænge betyder, at både punkt b og c er opfyldt bedst muligt, hvis der er mange frugter på et træ i forhold til bladarealet.

Det betyder også, at mængden af 'ineffektivt' træ, d.v.s. grene, stamme, rødder, bør være så lille som muligt i forhold til den optimale bladflade og funktionen med at bære frugten etc. Mængden af 'ineffektivt' træ i forhold til bladarealet må være mindst på et skud med rod. For hvert år lægges der mere 'ineffek-

tivt' træ til som grene og stamme, der også skal forsynes fra bladene. Frugtproduktionen må derfor blive mindre effektiv med træets størrelse og alder.

Fra et 'plante-økonomisk' synspunkt må den størst mulige produktion i bladene, og den størst mulige udnyttelse af denne produktion i frugten, herunder mindst mulig 'spild' i andre organer, derfor kunne fås ved a) hurtigst muligt at etablere en optimal løvtykkelse og bæreflade pr. arealenhed med mindst mulig vækst i andre dele, b) derpå størst mulig bæring, d.v.s. flest mulig antal frugter pr. bladarealenhed med hensyn til frugtstørrelse, – kvalitet etc.

Fra resultaterne kan det også udledes, at det må være vigtigt fuldstændigt at opklare mekanismen bag frugtens evne til at tiltrække assimilater og til at påvirke bladenes effektivitet. Det kunne gøre det muligt i endnu højere grad at styre frugt- eller vækstudvikling og at udnytte bladene mest muligt.

5.2. Vækst.

Da frugten så kraftigt tiltrækker assimilaterne fra bladene, bliver væksten mindre i andre dele af træet, hvis der sammenlignes med træer uden frugt. Det gælder blade og skud, i endnu større grad grene og stamme og i særlig grad rødderne. Rødderne vokser meget lidt, hvis der er mange frugter på træet.

5.3. Frugtsætning.

Skudspidserne vokser kraftigt og trækker kraftigt på assimilaterne i perioden lige efter blomstringen. Derved kan de konkurrere med de unge frugter om assimilaterne. Det kan måske ved en kraftig samlet skudtilvækst gøre, at flere frugter falder af.

5.4 Frugtstørrelse.

Frugtstørrelsen afhænger af hvor stort bladareal hver frugt kan råde over. Er der få blade pr. frugt, stiger størrelsen omtrent proportionalt med at bladarealet øges. Men der skal en stadig større stigning til i bladareal pr. frugt for at få en given stigning i frugtstørrelse, desto flere blade pr. frugt og jo større frugten er i

forvejen. Tidligt modnende sorter kræver et særligt stort bladareal pr. frugt, for at der kan nås en vis frugtstørrelse. Afstanden mellem frugten og de blade, der skal forsyne den, synes ikke at spille nogen stor rolle for frugtens størrelse.

5.5. Sommerbeskæring.

Efter den kraftigste terminale vækst er forbi fra først i juli kan årsskudsbladene være med til at forsyne det øvrige træ med assimilater. Ved sommerbeskæring bliver træets produktionsevne derfor dårligt udnyttet. Muligvis kan frugtstørrelsen forringes ved denne behandling. Iøvrigt må det altid betragtes som et spild og en dårlig udnyttelse af stofproduktionen, hvis skud- og grenmateriale skæres bort inden det har været basis for en vis frugtproduktion.

5.6. Oplagsnæring, vækst og udvikling forår.

Om efteråret gemmes assimilater i rødder og andre organer som oplagsnæring. Den bruges igen tidligt forår, sikkert især ved at sætte de tidlige processer i gang i forbindelse med løvspring. Derimod synes den kun i mindre omfang at bruges som byggemateriale i den nye vækst om foråret. En forskel i mængden af oplagsnæring giver ikke nogen synderlig forskel på mængden af nyvækst om foråret. De nye blade bliver hurtigt leverandører af byggemateriale.

Derfor kan der nok heller ikke ventes nogen større virkning af at holde løvet effektivt sent om efteråret.

5.7. Andre virkninger fra eet år på væksten næste år.

Derimod kan forhold knyttet til sommeren eller tidligt efterår året før snarere tænkes at spille en rolle. Træer, som i denne periode har gode betingelser for vegetativ vækst, har f. eks. en kraftig skudvækstaktivitet næste forår. Det gælder også hos vekselbærende træer. Derfor kan den tidligste skudvækst her være kraftigst hos træer i det år, de har blomster og frugt.

5.8. Vandforsyning.

Fordampningen både pr. træ og pr. bladareal kan være større hos træer, som bærer

frugt, end hos træer uden frugt. Det gælder nok især sensommer og efterår, hvor frugten stadig vokser kraftigt, og hvor den terminale skudvækst er afsluttet. Samtidigt kan rodvæksten som nævnt være ringe hos sådanne træer. Det kan derfor tænkes, at små, tidligt og kraftigt bærende træer på små afstande særlig let kan komme til at lide af vandmangel, eller omvendt måske lettere vil kvittere for vanding end ældre træer på større afstande.

Det kan også konkluderes derhen, at en højere grad af kontrol og styring af de ydre betingelser kan være nødvendig, hvis den størst mulige effektivitet i dyrkningen skal udnyttes og opretholdes.

6. ERKENDTLIGHED

Det har kun været muligt at gennemføre de forsøg der ligger til grund for afhandlingen, og at viderebehandle materialet, på grund af den kollegiale og ledelsesmæssige forståelse på Statens Forsøgsstation Blangstedgaard. Jeg udtrykker en tak for den støtte og forskningsfrihed der har været til stede, og adresserer den til forstanderne N. Dullum og E. Poulsen. En tak for godt samarbejde rettes til forsøgsleder J. Grauslund, som jeg har haft den nærmeste faglige kontakt til. Jeg takker for værdifuld teknisk assistance, som især er udført af fru Erna Hildebrandt, Inge Pedersen, Ketty Andersen, Lis Kejlhof. Tak rettes til professor S. Dalbro for opmuntring under arbejdets udførelse og færdiggørelse.

Jeg takker Statens veterinær- og jordbrugsvidenskabelige Forskningsråd, som har støttet undersøgelserne ved bevillinger til tælleudstyr til radioaktivitetsmålinger, samt Dataanalytisk Laboratorium, Lyngby, som har udført statistiske beregninger. En tak rettes til fru Lise Wilkinson, London, som har oversat de fleste af afhandlingerne til engelsk.

7. OVERSIGT

Der gives en oversigt over resultaterne, som er behandlet i 13 tidligere afhandlinger (referencer nr. 1-13). Desuden omtales to forsøg ud-

ført i 1973. Endelig er der suppleret med nogle samlede vurderinger og konklusioner.

Materialet omfatter en omtale af A) den løbende produktion, transport og fordeling af fotosynteseprodukter, af B) forsøg vedrørende oplagsnæring og dens betydning, samt C) nogle konklusioner for frugtavl.

Der er i en del tilfælde sammenlignet forskellige fysiologiske processer hos træer med og uden frugt, som må danne yderpunkter for den variation, som flere processer kan gennemløbe. Måling af optaget ^{14}C efter $^{14}\text{CO}_2$ -tilførsel, tilvækstmålinger, samt sukker- og sorbitolanalyser, har været de mest anvendte metoder.

A. Produktion, transport og forbrug af fotosyntater

Unge, voksende blade beholder hovedparten af den ^{14}C , som de optager, mens udvoksede blade afgiver indtil 90 % af den optagne ^{14}C . Produktionen af assimilater i andre organer f. eks. frugter, er ringe sammenlignet med bladenes produktion. Hovedparten af den transporterbare ^{14}C forsvinder ud af bladene på 4–5 dage, den kraftigst mærkede komponent er sorbitol. Efter transport over i frugten omdannes sorbitol til bl. a. fructose og sucrose.

De kraftigst assimilats-forbrugende organer ('sinks') er frugter fra 2–3 uger efter blomstringen, voksende skudspidser først på sommeren samt skud i kraftig tykkelsesvækst. Frugterne trækker først og fremmest på assimilaterne fra de nærmeste blade. Træer med mange frugter har sammenlignet med træer uden frugt mindre tilvækst i andre organer, især er rodens vækst hæmmet. Men den totale tørstofproduktion pr. træ kan ved kraftig bæring være lidt større i bærende end i ikke-bærende træer. Den andel af den optagne ^{14}C , der forsvinder ved respiration, udgør 40–50 % for træet som helhed. I områder med kraftigt voksende skud og frugter forsvinder dog kun henholdsvis 10–20 % og < 10 %.

Blade nær frugter har sammenlignet med blade uden nær påvirkning af frugter en højere fotosyntese-, translokations- og transpirationsintensitet. Ophobningen af sukkerkomponen-

ter kan være mindre, og stomata har en større åbningsgrad.

Forsøg med nedsat, normal og øget CO_2 -koncentration viser, at der er en positiv sammenhæng mellem CO_2 -koncentrationen og den hastighed, hvormed forud mærkede assimilater transporteres ud af bladene. Samtidigt bliver sucrose-koncentrationen i bladene større ved stigende CO_2 -koncentration. I et forsøg med varierende bladmængder, men uændret frugtantal, på ringede grenstykker, var der en proportional sammenhæng mellem bladareal og frugttilvækst hos 'Golden Delicious'. Derimod kunne der ikke vises nogen stor eller sikker virkning af forskellig afstand mellem blade og frugter på frugttilvæksten. Der var fra 0 til 78 cm mellem blade og frugter.

Resultaterne diskuteres ud fra den sammenhæng, der må være mellem produktion og forbrug af assimilater. Det antal enheder stof, som dannes ved fotosyntesen i et givet tidsrum, må være lig med det, der bortrespireres, ophobes eller transporteres ud af bladene. Det der transporteres ud, må igen være lig med det, der ophobes i andre organer, forbruges ved vækst eller respiration. Bladenes effekt m.h.t. at producere stof, 'sinks' (organers) effekt m.h.t. at forbruge stof, især ved vækst, samt forholdet imellem dem, tillægges en dominerende rolle, når intensiteterne i forskellige processer og fordelingen af assimilater i træerne skal forklares. Virkningerne på disse forhold diskuteres i relation til resultaterne fra de foretagne undersøgelser og fra litteraturen, når der foretages indgreb eller ændringer på følgende:

- Fotosynteseintensiteten, ved at ydre forhold som lysintensitet eller CO_2 -koncentration ændres.
- Bladareal, når samtidigt 'sink'-effekten antages konstant.
- 'Sink'-effekt, når samtidigt bladmængden holdes konstant. Heri indgår den selvforstærkende virkning fra, at vækstforløbet kan være af eksponentiel natur i visse tidligere vækstfaser.
- Afstanden mellem blade og 'sink'.

Ud fra diskussionen er der stillet en konklusion op. Den er opført i afsnit 3.2.4.

B. Oplagsnæring

Oplagsnæring dannes især i den sidste 1–1½ måned inden løvfald. En betydelig del af oplagringen sker i rødderne. Især i de overjordiske dele findes en stor del af oplagsnæringen i form af sorbitol, sucrose og glucose. Indholdet af disse stoffer falder sidst på vinteren. Samtidigt øges indholdet af methanol-uopløselige forbindelser, formentlig især stivelse. Om foråret sker et fald i alle fraktioner, og den samlede oplagsnæring mindskes da også mest i denne periode. Det er beregnet at mindst 4–5 % af træets samlede tørstofmængde kan udnyttes som oplagsnæring. Det meste (over 75 %) heraf bruges nok til respiration, når blade, blomster og skud udvikles tidligt forår. Den del af oplagsnæringen, der direkte fastlægges ved vækst i nye organer, er kun lille sammenlignet med den samlede tilvækst her. Allerede fra omkring blomstringstidspunktet synes de nye blade at producere det meste af det stof der bruges. I et forsøg blev der udført forskellige behandlinger om efteråret, som påvirkede vækst og oplagsnæring. Men der var ikke nogen tilsvarende stor forskel i mængden af skudtilvækst næste forår. Det tyder også på, at oplagsnæringen næppe i større mængder indgår som byggestof.

Alligevel kan der i et givet år vises virkninger på f. eks. skudtilvæksten af forskelle i tilvækstmønstre året før. Således får sidste års ikke-bærende træer i forhold til sidste års bærende træer, alt andet lige, betydeligt flere og lidt længere årsskud. Det kan endda være tilfældet ved typisk vekselbærende træer, selv om forholdet her vil modvirkes af, at sidste års ikke-bærende træer her får frugter, som efterhånden vil hæmme skudtilvæksten.

Denne virkning overført fra året før kunne være knyttet til en samtidig virkning på mængden af oplagsnæring. Men det tyder det, der er omtalt ovenfor, ikke så meget på. Der kan også være tale om en virkning via niveauet af andre, formidlende stoffer f. eks. vækststoffer,

eller gennem en virkning på knopstørrelsen og et dermed forbundet vækstopotiale.

C. Konklusioner for praksis. Se afsnit 5.

8. SUMMARY

Production, distribution and utilization of photosynthates in apple trees.

Results which were published in 13 earlier papers (references 1–13) are reviewed and extended by some evaluations and conclusions. Two experiments carried out in 1973 are also described and included in the discussion.

The material comprises a description of A) the current production, translocation and distribution of photosynthates, of B) reserves and their function, and C) same conclusions for fruit growing. As many physiological processes may be supposed to range from a state in trees with fruits to a state in trees without fruits, special importance has been placed upon a comparison of these two stages. The methods used have included application of $^{14}\text{CO}_2$ and measurements of the ^{14}C absorbed, measurements of growth in different parts of the trees, and sorbitol and sugar analysis.

A. Production, translocation and utilization of photosynthates.

Young rapidly growing leaves keep the main part of the ^{14}C absorbed, while the translocation out of fully developed leaves amounts to c. 90 % og the ^{14}C absorbed (references 2, 3, 6). The main part of the translocation out of leaves takes place within the first 4–5 days after $^{14}\text{CO}_2$ -introduction. Up to 80 % of the ^{14}C absorbed in leaves may be found in sorbitol, which also is the most dominating translocate (2, 3, 6). Arriving into the fruit sorbitol is converted into glucose, fructose and other substances (6). Photosynthesis in the fruit skin comprises only a minor fraction of the comparable production in the leaves (7).

The strongest sinks in apple trees are fruits from 2–3 weeks following flowering, terminal growing shoot tips early summer, and shoots

in their most active period of secondary growth (2, 3, 11). The material necessary for the growth of a fruit is provided first of all by the nearest leaves, the area of leaves necessary to sustain one fruit depending upon the time of the season and the size of the fruit (5, 38).

Compared to trees without fruits trees carrying many fruits show a reduced growth in other organs, with an increasing effect downwards into the tree, especially the growth of the roots is inhibited (1, 9). The total dry matter production per tree may be the same or even higher in fruit-bearing trees.

The share of ^{14}C disappearing by respiration amounts to 40–50 % of the ^{14}C absorbed, but in regions with strongly growing shoot tips only 10–20 %, and in growing fruits below 10 % (2, 3, 4, 8, 11).

Leaves near fruits compared to leaves under no near influence of fruits have higher rates of photosynthesis, translocation, and transpiration. The degree of stomatal opening is greater, and the accumulation of components in the sugar fraction may be less (2, 7, 8, 10).

In experiments in 1973 previously ^{14}C -labelled leaves on fruitbearing spurs were exposed to decreased, normal or increased CO_2 -concentration for 2 days. A positive correlation between increasing CO_2 -concentration and the rate by which ^{14}C disappeared from the leaves was demonstrated. The concentration of sucrose increased with increasing CO_2 -concentration. In another experiment the growth of a constant number of fruits (3 or 4) were related to the amount of leaves on ringed branch sections. In 'Golden Delicious' the growth of the fruits from July 4 till September 13 was proportional to the area of leaves. In an experiment on 'Graasten' there was also a positive relationship, but not strictly a proportional one. The leaves and fruits were placed at different distances within the ringed sections. There were 3 main regions of distances: below 10 cm, 30–48 cm and 51–78 cm. However, the decrease in growth of fruits by increasing distance was slight and not significant.

The results are discussed within the rela-

tionship which must exist between production and consumption of assimilates. A certain number of units of dry matter which is produced by photosynthesis in a certain time interval, must be equal to what is used by respiration, accumulated, or transported out of leaves. The transported amount again must equal what is accumulated in other organs or used by growth or respiration. The effect of leaves for producing assimilates, the effect of sinks for consuming matter, in particular by growth, and the proportion between these effects, is regarded to play a dominating rôle, when intensities in different processes and the distribution of assimilates within the trees are explained. Different ways of changing the effects of sources or sinks are discussed in relationship to the presents investigations and the literature, and the following is concluded:

a) When the intensity of photosynthesis in the leaves is increased f. ex. by increasing light intensity or CO_2 -concentration also the rate of transport out of leaves and the growth of other organs may accelerate.

b) By increasing leaf area in proportion to a certain sink-effect the rate of transport and of growth in sinks may increase. At a low source/sink proportion a proportional relationship may exist. At a high source/sink proportion the rate of photosynthesis will decrease.

c) By increasing the effect of sinks at a certain leaf area the rate of photosynthesis and translocation may increase. The sink-effect of a fruit will increase in the early stages of growth when the growth intensity will tend to be of an exponential nature. The sink-effect of fruits in a bearing tree may be higher than the total sink-effect of other organs in a non-bearing tree, thus explaining the higher rates in photosynthesis and translocation which are found in the trees with fruits. A cooperating factor may also be that the non-bearing fruits develop more leaves, also increasing the source/sink proportion (b).

d) Thus the greatest efficiency of leaves is reached when external conditions for photo-

synthesis are optimal, and at the same time the effect of sinks are high in proportion to leaf area.

e) Correlation between rate of photosynthesis and accumulation of carbohydrates (including sorbitol) in leaves may be negative, if systems of different proportions between leaf area and sink-effect is compared. Opposite, the relationship may be positive when systems are compared where external factors affecting photosynthesis are changed.

f) Compared to the effects of source and sink the distance between them does not seem to play a big part for the rate of translocation under normal circumstances. A distance of several meters may be necessary to answer for a greater value of resistance.

g) The distribution of growth within a plant is to a great extent determined by the amount and properties of sinks. Competition exists between sinks when their periods of growth coincide. Strong sinks near leaves will block the transport of assimilates for remote sinks.

h) The loss by respiration in per cent of gross photosynthesis is lowest when the rate of growth is high. Part of the explanation may be that respiration for maintenance of the living systems then may be supplied by a smaller part of the produced material due to the higher turn-over rate.

B. Reserves

Storage materials are formed mainly during the last 1–1½ month before leaf fall, a great part is stored in roots (4, 13). Especially in the parts above ground a major part of the reserves is found as sorbitol, sucrose, and glucose. The content of these substances decreases during the later part of the winter, contemporary with an increase in the content of methanol (80 %) – insoluble components, presumably starch in particular. In the spring all fractions of reserves are reduced, resulting in the greatest total reduction. A minimum utilization of 4–5 % of the total dry matter of the tree has been calculated (13). The major part of the

reserves (more than 75 %) is supposed to be used for respiration in connection with development of leaves, flowers and shoots in the very early stages of the spring. The amount of storage materials fixed directly by growth in new tissues forms only a small part of the total growth in these tissues. Already from about the time of flowering the main part of the materials for growth seem to come from the current production of assimilates by the leaves (11). In experiments affecting the amounts of growth and storage in the autumn by ringing or defoliation in September or October no corresponding effect upon the amount of shoot growth next spring was found (12). This supports that reserves hardly play a greater quantitative rôle by acting directly as building materials.

However, there may be effects upon growth or development transferred as a result of the growth and fruiting patterns the preceeding year (1, 9). A characteristic phenomenon is a greater number and average length of current year's shoots on non-cropping compared to cropping trees of the preceeding year. This may even be found on biennial bearing trees, although the relationship here is counteracted by the fact, that the preceeding year's "off"-trees here will be in their "on"-year, where an inhibiting effect of the growing fruits upon the growth of the current year's shoots will turn up.

This effect of the preceeding year's growth and fruiting patterns might be connected to an effect upon the amount of reserves. However, the above-mentioned does not support this explanation very much. The effect from the preceeding year may also be established via an effect upon the level of other substances, f. ex. growth regulators, or via an effect upon bud size and a correlated growth potential.

C. Some conclusions for fruit growing

a) Production and utilization of assimilates. To get the most effective production of fruits the following must be fulfilled: a) The amount and distribution of leaves should be optimum

in relationship to external factors for photosynthesis, like light intensity. – b) Other factors affecting the photosynthesis of leaves should be optimal. – c) As much as possible of the assimilates produced should be utilized in the growth of fruits.

Concerning b the present investigations have shown that the productivity of leaves is highest when they supply tissues in heavy growth, as f. ex. fruits from July and onwards, or shoot tips in the early summer. The productivity of all leaves would therefore be high if leaf area is small in relationship to fruit number. Furthermore, in a close leaf-fruit system less than 10 % of the assimilates produced is lost by respiration. In trees without fruits 40–50 % may be lost.

The amount of 'ineffective' wood in the tree in proportion to leaf area will increase by age of the tree. The points above therefore are best fulfilled if an optimal leaf coverage is quickly established, and fruit number in proportion to leaf area then is as big as possible, considering fruit size etc.

b) *Growth*. The growth of other organs is depressed by fruits with increasing strength downwards into the tree, as compared to non-fruiting trees.

c) *Fruit set*. Shoot tips attract assimilates heavily in the early summer and may compete with the young fruits. This may be a reason for fruit drop.

d) *Fruit size*. The size of a fruit increases by increasing leaf area per fruit, at small leaf areas in a proportional way, furtheron the rate of increase diminishes. Early ripening cultivars require the greatest amount of leaves per fruit to get a certain fruit size. The distance between the fruits and the leaves to supply them influences the fruit size only to a minor extent.

e) *Summer cutting*. By diminishing terminal growth also the leaves on current year's shoots sustain the growth of other parts of the tree. Cutting them in the summer therefore is a bad utilization of their capacity. Fruit size may be decreased.

d) *Reserve materials*. During the autumn assimilates is stored in roots and other organs. They are used during the early development in the spring. But the amount of reserves does not affect amount of growth in the spring distinctly. Much effect from keeping the leaves working late in the autumn is therefore not to be expected.

Patterns of growth in one year may affect growth the next year. Shoot growth activity in the spring may be greater when trees were without fruits the year before than if they were cropping.

e) *Water relations*. Transpiration per tree and leaf area unit may be higher in cropping trees than in trees without fruits, in particular when shoot growth activity decreases. The cropping trees also may have a poor root growth. Small, early end heavily cropping trees might therefore in particular be sensitive to water deficiency, and this may be strengthened by dense planting systems.

9. REFERENCER

1. Hansen, P. 1966. Frugtmængdens indflydelse på tilvæksten hos æbletræer. (Effect of fruiting upon growth of apple trees). – Tidsskr. Planteavl 70: 91–98.
2. Hansen, P. 1967. ¹⁴C-studies on apple trees. I. The effect of the fruit on the translocation and distribution of photosynthates. – Physiol. Plant. 20: 382–391.
3. Hansen, P. 1967. ¹⁴C-studies on apple trees. II. Distribution of photosynthates from top and base leaves from extension shoots. – Physiol. Plant. 20: 720–725.
4. Hansen, P. 1967. ¹⁴C-studies on apple trees. III. The influence of season on storage and mobilization of labelled compounds. – Physiol. Plant. 20: 1103–1111.
5. Hansen, P. 1969. ¹⁴C-studies on apple trees. IV. Photosynthate consumption in fruits in relation to the leaf-fruit ratio and to the leaf-fruit position. – Physiol. Plant. 22: 186–198.
6. Hansen, P. 1970. ¹⁴C-studies on apple trees. V. Translocation of labelled compounds from leaves to fruit and their conversion within the fruit. – Physiol. Plant. 23: 564–573.

7. Hansen, P. 1970. ^{14}C -studies on apple trees. VI. The influence of the fruit on the photosynthesis of the leaves, and the relative photosynthetic yields of fruit and leaves. – *Physiol. Plant.* 23: 805–810.
8. Hansen, P. 1970. The influence of fruit yield on the content and distribution of carbohydrates in apple trees. – *Tidsskr. Planteavl* 74: 589–597.
9. Hansen, P. 1971. The effect of cropping on the distribution of growth in apple trees. – *Tidsskr. Planteavl* 75: 119–127.
10. Hansen, P. 1971. The effect of fruiting upon transpiration rate and stomatal opening in apple leaves. – *Physiol. Plant* 25: 181–183.
11. Hansen, P. 1971. ^{14}C -studies on apple trees. VII. The early seasonal growth in leaves, flowers and shoots as dependent upon current photosynthates and existing reserves. – *Physiol. Plant.* 25: 469–473.
12. Hansen, P. 1972. Some effects of ringing, defoliation, sorbitol spraying, and bending of shoots on rate of translocation, accumulation and growth in apple trees. – *Tidsskr. Planteavl* 76: 308–315.
13. Hansen, P. and Graustlund, J. 1973. ^{14}C -studies on apple trees. VIII. The seasonal variation and nature of reserves. – *Physiol. Plant.* 28: 24–32.
14. Allentoff, N., Philips, W. R. and Johnson, F. B. 1954. A study of carbon dioxide fixation in the apple. I. The distribution of incorporated ^{14}C in detached McIntosh apple. II. Rates of carbon dioxide fixation in the detached McIntosh apple. – *J. Sci. Food Agric.* 5: 231–234, 234–238.
16. Austin, R. B. 1972. The relationship between dry matter increment and sugar concentrations in beetroot leaves. – *Photosynthetica* 6: 123–132.
17. Avery, D. J. 1969. Comparisons of fruiting and deblossomed maiden apple trees, and of non-fruiting trees on a dwarfing and an invigorating rootstock. – *New Phytol.* 68: 323–336.
18. Avery, D. J. 1970. Effects of fruiting on the growth of apple trees on four rootstock varieties. – *New Phytol.* 69: 19–30.
19. Bain, J. M. 1951. The physiology of growth in apple fruits. 1. Cell size, cell number, and fruit development. – *Aust. J. Sci. Res.* 4: 75–91.
21. Bielecki, R. L. 1969. Accumulation and translocation of sorbitol in apple phloem. – *Aust. J. Biol. Sci.* 22: 611–620.
22. Booth, A., Moorby, J., Davies, C. R., Jones, H., Wareing, P. F. 1962. Effects of indolyl-3-acetic acid on the movement of nutrients within plants. – *Nature* 194: 204–205.
23. Burt, R. L. 1964. Carbohydrate utilization as a factor in plant growth. – *Aust. J. Biol. Sci.* 17: 867–877.
24. Canny, M. J. 1971. Translocation: mechanisms and kinetics. – *Ann. Rev. Plant Physiol.* 22: 237–260.
- 24a. Canny, M. J. 1973. Translocation and distance. I. The growth of the fruit of the sausage tree, *Kigelia pinnata*. – *New Phytol.* 72: 1269–1280.
25. Chong, C. and Taper, C. D. 1971. Daily variation of sorbitol and related carbohydrates in *Malus* leaves. – *Canad. J. Bot.* 49: 173–177.
26. Christensen, J. V. og Hansen, P. 1969. Beskæringstidspunktets indflydelse på væksten af unge æbletræer. – *Tidsskr. Planteavl* 73: 326–330.
27. Crafts, A. S. and Crisp, C. E. 1971. Phloem transport in plants. – San Francisco 1971.
28. Crane, J. C. and Nelson, M. M. 1972. Effects of crop load, girdling, and auxin application on alternate bearing of the Pistachio. – *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 97: 337–339.
29. Davies, C. R. and Wareing, P. F. 1965. Auxin-directed transport of radiophosphorus in stems. – *Planta* 65: 139–156.
31. Filner, P., Wray, J. L. and Varner, J. E. 1969. Enzyme induction in higher plants. – *Science* 165: 358–367.
32. Geiger, D. R. 1966. Effect of sink region cooling on translocation of photosynthate. – *Plant Physiol.* 41: 1667–1672.
- 32a. Ghosh, S. P. 1973. Internal structure and photosynthetic activity of different leaves of apple. – *J. hort. Sci.* 48: 1–9.
- 32b. Gil, G. F., Martin, G. C. and Griggs, W. H. 1972. Fruit set and development in the pear: extractable endogenous hormones in parthenocarpic and seeded fruits. – *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 97: 731–735.
33. Grochowska, M. J. 1963. Studies on natural

- growth regulators in apple trees in relation to biennial bearing. – Bull. l'Acad. Polon. Sci. Cl. V, 11: 585–590.
- 34a. *Haller, M. H. and Magness, J. R.* 1925. The relation of leaf area to the growth and composition of apples. – Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 22: 189–196.
 - 34b. *Haller, M. H.* 1930. The relation of the distance and direction of the fruit from the leaves to the size and composition of apples. – Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 27: 63–68.
 35. *Hancock, C. R. and Barlow, H. W. B.* 1963. A comparison of the productivity of leaves on primary and secondary stems. – Ann. Rep. East Mall. Res. Stat. 1962: 77–80.
 36. *Hansen, P.* 1968. Æbleblades næringsstofindhold IV. Virkning af tidspunkt for kvælstoftilførsel på kvælstofindhold og vækst hos æbletræer i sandkultur. – Tidsskr. Planteavl 72: 113–120.
 37. *Hansen, P.* 1971. The effects of cropping on uptake, contents, and distribution of nutrients in apple trees. – Tidsskr. Planteavl 75: 615–625.
 38. *Hansen, P. og Stoyanov, S.* 1972. Frugt-udtynding II. Den nødvendige bladmængde til forsyning af frugten hos forskellige æblesorter. – Tidsskr. Planteavl 76: 646–652.
 - 38a. *Hansen, P.* 1973. The effect of cropping on the growth and uptake of nutrients by apple trees at different levels of nitrogen, potassium, magnesium and phosphorus. – Acta Agric. Scand. 23: 87–92.
 40. *Hartt, C. E.* 1963. Translocation as a factor in photosynthesis. – Naturwiss. 21: 666–667.
 41. *Hartt, C. E. and Kortschak, H. P.* 1963. Tracing sugar in the cane plant. – Proc. Int. Soc. Sugar Cane Technologists, 11. Congr. 1962: 323–334.
 42. *Hartt, C. E., Kortschak, H. P. and Burr, G. O.* 1964. Effects of defoliation, deradication, and darkening of the blade upon translocation of C^{14} in sugarcane. – Plant Physiol. 39: 15–22.
 43. *Hartt, C. E. and Kortschak, H. P.* 1964. Sugar gradients and translocation of sucrose in detached blades of sugarcane. – Plant Physiol. 39: 460–474.
 44. *Hatch, A. H. and Powell, L. E.* 1971. Hormone-directed transport of ^{32}P in *Malus sylvestris* samplings. – J. Amer. Soc. Hort. Sci. 96: 230–234.
 45. *Hatch, A. H. and Powell, L. E.* 1971. Hormone – directed transport of certain organic compounds in *Malus sylvestris* seedlings. – J. Amer. Soc. Hort. Sci. 96: 399–400.
 46. *Head, G. C.* 1967. Effects of seasonal changes in shoot growth on the amount of unsuberized root on apple and plum trees. – J. hort. Sci. 42: 169–180.
 47. *Head, G. C.* 1968. Seasonal changes in the diameter of secondarily thickened roots of fruit trees in relation to growth of other parts of the tree. – J. hort. Sci. 43: 275–282.
 48. *Heinicke, A. J.* 1932. The assimilation of carbon dioxide by apple leaves as affected by ringing the stem. – Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 29: 225–229.
 50. *Hill-Cottingham, D. G. and Cooper, D. R.* 1970. Effect of time of application of fertilizer nitrogen on the distribution and identity of the nitrogenous constituents of young apple trees. – J. Sci. Fd. Agric. 21: 172–177.
 - 50a. *Hilliard, J. H. and West, S. H.* 1970. Starch accumulation associated with growth reduction at low temperatures in a tropical plant. – Science 168: 494–496.
 51. *Ho, L. C. and Peel, A. J.* 1969. Transport of ^{14}C -labelled assimilates and ^{32}P -labelled phosphate in *Salix viminalis* in relation to phyllotaxis and leaf age. – Ann. Bot. 33: 743–752.
 52. *Hofstra, G. and Nelson, C. D.* 1969. A comparative study of translocation of assimilated ^{14}C from leaves of different species. – Planta 88: 103–112.
 53. *Humphries, E. C. and Thorne, G. N.* 1964. The effect of root formation on photosynthesis of detached leaves. – Ann. Bot. N. S. 28: 391–400.
 54. *Humphries, E. C.* 1967. The dependence of photosynthesis on carbohydrate sinks: current concept. – Proc. 1st. Int. Symp. Tropical Root Crops 1967: II 34–45.
 - 54a. *Jankiewicz, L. S.* 1972. A cybernetic model for growth correlation in young apple trees. – Biol. Plant. 14: 52–61.
 55. *Jeffcoat, B. and Harris, G. P.* 1972. Hormonal regulation of the distribution of ^{14}C -labelled assimilates in the flowering shoot of carnation. – Ann. Bot. 36: 353–361.

56. Kazaryan, V. O., Balagezyan, N. V. and Karapetyan, K. A. 1965. Influence of the fruit of apple trees on the physiological activity of leaves. – Soviet Plant Physiol. 12: 265–269.
57. Khan, A. A. and Sagar, G. R. 1969. Alteration of the pattern of distribution of photosynthetic products of the tomato by manipulation of the plant. – Ann. Bot. 33: 753–762.
58. King, R. W., Wardlaw, I. F. and Evans, L. T. 1967. Effect of assimilate utilization on photosynthetic rate in wheat. – Planta 77: 261–276.
59. Kozłowski, T. T. and Keller, T. 1966. Food relations of woody plants. – Bot. Rev. 32: 293–382.
60. Kriedemann, P. E. 1968. An effect of kinetin on the translocation of ^{14}C -labelled photosynthate in Citrus. – Aust. J. Biol. Sci. 21: 569–571.
61. Kurssanow, A. L. 1933. Über den Einfluss der Kohlenhydrate auf den Tagesverlauf der Photosynthese. – Planta 20: 534–548.
62. Kurssanov, A. L. 1963. Metabolism and the transport of organic substances in the phloem. – Adv. Bot. Res. 1: 209–278.
63. Larson, P. R. and Gordon, J. C. 1969. Leaf development, photosynthesis and ^{14}C distribution in Populus deltoides seedlings. – Amer. J. Bot. 56: 1058–1066.
- 63a. Larson, P. R. and Dickson, R. E. 1973. Distribution of imported ^{14}C in developing leaves of Eastern cottonwood according to phyllotaxy. – Planta 111: 95–112.
64. Lenz, F. und Bünemann, G. 1967. Beziehungen zwischen den vegetativen und reproduktiven Wachstum in Erdbeeren (var. Senga Sengana). – Gartenbauwiss 32: 227–236.
65. Lenz, F. und Daunicht, H. J. 1970. Die Photosynthese von Erdbeerpflanzen in Abhängigkeit von Ernährung und Fruchtbehang. – Erw. Obstbau. 12: 61–62.
66. Lenz, F. und Daunicht, H. J. 1971. Einfluss von Wurzel und Frucht auf die Photosynthese bei Citrus. – Angew. Bot. 45: 11–20.
67. Levak, St., Grochowska, M. J., Kuryl, T. and Wyżińska, D. 1970. Changes in the leucoanthocyanidin content in the leaves of biennially bearing apple trees. – Acta Societatis Bot. Polon. 39: 141–150.
- 67a. Little, C. H. A. and Loach, K. 1973. Effect of changes in carbohydrate concentration on rate of net photosynthesis in mature leaves of Abies balsamea. – Can. J. Bot. 51: 751–758.
68. Loomis, R. S., Williams, W. A. and Hall, A. E. 1971. Agricultural productivity. – Ann. Rev. Plant Physiol. 22: 431–468.
69. Lovell, P. H., Oo, H. T. and Sagar, G. R. 1972. An investigation into the rate and control of assimilate movement from leaves in Pisum sativum. – J. Exp. Bot. 23: 255–266.
- 69a. Lüdders, P. und Lenz, F. 1971. Einfluss der N- Ernährung und des Fruchtbehanges auf Wachstum und Inhaltsstoffe von Erdbeerpflanzen im Herbst. – Gartenbauwiss. 36: 381–388.
70. MacRobbie, E. A. C. 1971. Phloem translocation. Facts and mechanics: a comparative survey. – Biol. Rev. 46: 429–481.
71. Madsen, E. 1968. Effect of CO_2 -concentration on the accumulation of starch and sugar in tomato leaves. – Physiol. Plant. 21: 168–175.
72. Madsen, E. 1971. Cytological changes due to the effect of carbon dioxide concentration on the accumulation of starch in chloroplasts of tomato leaves. – Kgl. Vet.- og Landbohøjskole. Årsskrift 1971: 191–194.
73. Madsen, E. 1971. The effect of carbon dioxide concentration on the photosynthetic rate in tomato leaves. – Kgl. Vet.- og Landbohøjskole. Årsskrift 1971: 195–200.
74. Maggs, D. H. 1963. The reduction in growth of apple trees brought about by fruiting. – J. hort. Sci. 38: 119–128.
75. Maggs, D. H. 1964. Growth-rates in relation to assimilate supply and demand. I. Leaves and roots as limiting regions. – J. Exp. Bot. 15: 574–583.
76. Maggs, D. H. 1965. Growth-rates in relation to assimilate supply and demand. II. The effect of particular leaves and growing regions in determining the dry matter distribution in young apple-trees. – J. Exp. Bot. 16: 387–404.
77. Magness, J. R. 1928. Relation of leaf area to size and quality in apples. – Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 25: 285–288.
- 77a. Magness, J. R. and Furr, J. R. 1930. Stomatal activity in apple leaves. – Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 27: 207–211.

- 78a. *Mason, T. G. and Maskell, E. J.* 1928. Studies on the transport of carbohydrates in cotton plants. II. The factors determining the rate and direction of movements of sugars. – *Ann. Bot.* 42: 571–636.
79. *McCree, K. J.* 1970. An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled condition. – *I. I. Setlik (Ed): Prediction and measurement of photosynthetic productivity.* – Wageningen. p. 221–229.
80. *Meidner, H. and Mansfield, T. A.* 1968. Physiology of stomata. – London 1968.
81. *Meidner, H.* 1969. »Rate limiting« resistances and photosynthesis. – *Nature* 222: 876–877.
82. *Meyer, M. M. and Splittstoesser, W. E.* 1969. The utilization of carbohydrate and nitrogen reserves in the spring growth of lilac. – *Physiol. Plant.* 22: 870–879.
- 82a. *Mika, A. and Antoszewski, R.* 1973. Photosynthesis and distribution of photosynthates in apple shoots treated by pinching and bark ringing. – *Biol. Plant.* 15: 202–207.
83. *Moorby, J.* 1968. The effect of growth substances on transport in plants. – *I. Y. Vardar (Ed): The transport of plant hormones,* Amsterdam 1968, p. 192–206.
84. *Morris, D. A. and Thomas, E. E.* 1968. Distribution of ^{14}C -labelled sucrose in seedlings of *Pisum sativum* L. treated with indolacetic acid and kinetin. – *Planta* 83: 276–281.
85. *Mothes, K.* 1964. The role of kinetin in plant regulation. – *Colloq. Int. Centre National Recherche scient.* No. 123: 131–140.
86. *Mullins, M. G.* 1970. Hormone-directed transport of assimilates in decapitated internodes of *Phaseolus vulgaris* L. – *Ann. Bot.* 34: 897–909.
87. *Nakata, S. and Leopold, A. C.* 1967. Radiographic study of translocation in bean leaves. – *Amer. J. Bot.* 54: 769–772.
88. *Nätr, L.* 1969. Influence of assimilate accumulation on rate of photosynthesis of barley segments. – *Photosynthetica* 3: 120–126.
- 88a. *Nätr, L. and Ludlow, M. M.* 1970. Influence of glucose absorption and photosynthate accumulation on gas exchange of barley leaf segments. – *Photosynthetica* 4: 288–294.
89. *Neales, T. F. and Incoll, L. D.* 1968. The control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilate concentration in the leaf: a review of the hypothesis. – *Bot. Rev.* 34: 107–125.
90. *Nitsch, J. P.* 1970. Hormonal factors in growth and development. – *I. A. C. Hulme (Ed): The biochemistry of fruits and their products.* vol. 1: 427–472. London, New York.
91. *Nösberger, J. and Humphries, E. C.* 1965. The influence of removing tubers on dry-matter production and net assimilation rate of potato plants. – *Ann. Bot. N. S.* 29: 579–588.
92. *Oland, K.* 1959. Nitrogenous reserves of apple trees. – *Physiol. Plant.* 12: 594–648.
93. *Pieniazek, J. and Saniewski, M.* 1968. The effect of some growth regulators on starch depletion in apple shoots. – *Bull. l'Acad. Polon. Sci. Cl. V.*, 16: 39–46.
96. *Priestly, C. A.* 1964. The importance of autumn foliage to carbohydrate status and root growth of apple trees. – *Ann. Rep. East Mall. Res. Stat.* 1963: 104–106.
97. *Priestly, C. A.* 1970. Some observations on the effect of cropping on the carbohydrate content in trunks of apple trees over a long period. – *Rep. East Mall. Res. Stat.* 1969: 121–123.
98. *Quinlan, J. D.* 1965. The pattern of distribution of ^{14}C carbon in a potted apple rootstock following assimilation of carbon dioxide by a single leaf. – *Ann. Rep. East Mall. Res. Stat.* 1964: 117–118.
99. *Quinlan, L. D. and Preston, A. P.* 1971. The influence of shoot competition on fruit retention and cropping of apple trees. – *J. hort. Sci.* 46: 525–534.
100. *Schumacher, W.* 1967. Die Fernleitung der Stoffe im Pflanzenkörper. – *I. W. Ruhland: Handbuch der Pflanzenphysiologie* 13: 61–177.
101. *Seth, A. K. and Wareing, P. F.* 1967. Hormone-directed transport of metabolites and its possible role in plant senescence. – *J. Exp. Bot.* 18: 65–77.
102. *Shindy, W. and Weaver, R. J.* 1967. Plant regulators alter translocation of photosynthetic products. – *Nature* 214: 1024–1025.
- 103a. *Spence, J. A. and Humphries, E. C.* 1972. Effect of moisture supply, root temperature, and growth regulators on photosynthesis of

- isolated rooted leaves of sweet potato (*Ipomoea batatas*). – *Ann. Bot.* 36: 115–121.
104. *Sweet, G. B. and Wareing, P. F.* 1966. Role of plant growth in regulating photosynthesis. – *Nature* 210: 77–79.
 105. *Thaine, R.* 1969. Movement of sugars through plants by cytoplasmic pumping. – *Nature* 222: 873–875.
 106. *Thorne, G. N. and Evans, A. F.* 1964. Influence of tops and roots on net assimilation rate of sugar-beet and spinach beet and grafts between them. – *Ann. Bot. N. S.* 28: 499–508.
 107. *Thornley, J. H. M.* 1972. A model to describe the partitioning of photosynthate during vegetative plant growth. – *Ann. Bot.* 36: 419–430.
 108. *Thrower, S. L.* 1962. Translocation of labelled assimilates in the soybean. II. The pattern of translocation in intact and defoliated plants. – *Aust. J. Biol. Sci.* 15: 629–649.
 109. *Treharne, K. J. and Stoddart, J. L.* 1968. Effects of gibberellin on photosynthesis in red clover (*Trifolium pratense* L.). – *Nature* 220: 457–458.
 110. *Treharne, K. J., Stoddart, J. L., Pogle, J., Paranjothy, K., 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.
 111. *Tromp, J. and Ovaa, J. C.* 1967. Seasonal variations in the amino acid composition of xylem sap of apple. – *Z. Pflanzenphysiol.* 57: 11–21.
 112. *Tromp, J. and Ovaa, J. C.* 1969. The effect of nitrogen application on the seasonal variations in the amino acid composition of xylem sap of apple. – *Zeitschr. Pflanz. physiol.* 60: 232–241.
 113. *Tromp, J. and Ovaa, J. C.* 1971. Spring mobilization of storage nitrogen in isolated shoot sections of apple. – *Physiol. Plant.* 25: 16–22.
 114. *Tromp, J. and Ovaa, J. C.* 1971. Phloem translocation of storage nitrogen in apple. – *Physiol. Plant.* 25: 407–413.
 - 114a. *Tunsuwan, T. und Bünemann, G.* 1973. Spaltöffnungsverhalten bei Apfelbäumen mit und ohne Früchte. – *Gartenbauwiss.* 38: 109–115.
 - 114b. *Upmeyer, D. J. and Koller, H. R.* 1973. Diurnal trends in net photosynthetic rate and carbohydrate levels of soybean leaves. – *Plant Physiol.* 51: 871–874.
 115. *Wardlaw, I. F.* 1968. The control and pattern of movement of carbohydrate in plants. – *Bot. Rev.* 34: 79–105.
 116. *Wareing, P. F.* 1968. The physiology of the whole tree. – *Rep. East Mall. Res. Stat.* 1967: 55–68.
 117. *Wareing, P. F., Khalifa, M. M. and Treharne, K. J.* 1968. Rate-limiting processes in photosynthesis at saturating light intensities. – *Nature* 220: 453–457.
 118. *Weaver, R. J., Shindy, W. and Kliever, W. M.* 1969. Growth regulator induced movement of photosynthetic products into fruits of 'Black Corinth' grapes. – *Plant Physiol.* 44: 183–188.
 - 118a. *Whaley, W. G.* 1961. Growth as a general process. – I W. Ruhland (Ed): *Handbuch der Pflanzenphysiologie XIV*: 71–112. Berlin, Göttingen, Heidelberg.
 120. *Wilson, J. W.* 1966. An analysis of plant growth and its control in arctic environments. – *Ann. Bot. N. S.* 30: 383–402.
 122. *Zimmermann, M. H.* 1971. Transport in the phloem. – I M. H. Zimmermann and C. L. Brown: *Trees structure and function*, p. 221–279. Berlin, Heidelberg, New York.
 123. *Christy, A. L. and Ferrier, J. M.* 1973. A mathematical treatment of Munch's pressure-flow hypothesis of phloem translocation. – *Plant Physiol.* 52: 531–538.

Manuskript modtaget den 3. december 1974.