

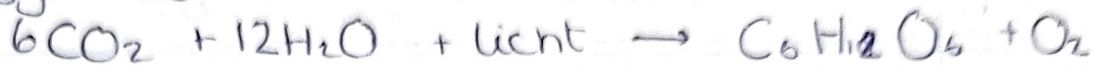
Assimilatie

* opbouw organische stoffen, energie nodig

* koolstofassimilatie

vorming glucose uit CO_2 en H^+
aanwezige moleculen C, O, H

* fotosynthese



vorming glucose

bestaat uit licht- en donkerreactie

◇ Lichtreactie

Binas 69B

① H_2O wordt gesplitst en energie gaat
 $2\text{H}^+ \leftarrow$ naar fotosysteem II

$\text{H}^+ \leftarrow$ ② cytochroom (energie arm)

③ elektronen krijgen weer energie (fotosysteem I)

$\text{H}^+ \leftarrow$ ④ vorming NADPH + H^+

⑤ 4 H^+ deeltjes vormen 4 ATP's

◇ Donkerreactie

ATP wordt met CO_2 en H^+ uit NADPH, H^+
omgezet in glucose

* VOORTGEZETTE ASSIMILATIE

glucose omzetten naar grotere ketens zoals
koolhydraten, aminozuren, vetzuren, glycerol en
eiwitten (autotroof)

naar glycogeen, vet, eiwit (heterotroof)

condensatie = aan elkaar binden, H_2O komt vrij

hydrolyse = los binden van elkaar, H_2O wordt gebruikt

koolhydraten \rightarrow C, H, O

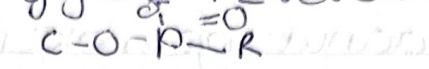
vetten \rightarrow C, H, O, soms P

eiwitten \rightarrow C, H, O, N, soms S (nucleinezuren)

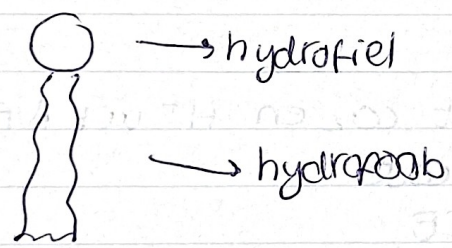
Lipiden

* vetten : glycerolmolecuul + 3 vetzuren = condensatie
 dubbele binding = onverzadigd

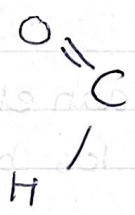
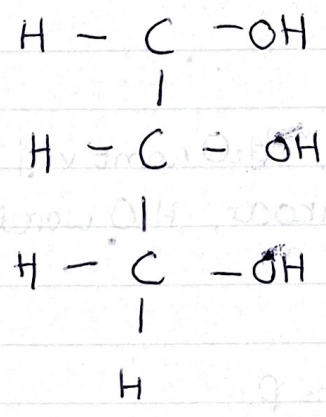
+ fosfolipiden : glycerol + 2 vetzuren + fosforzuur



* steroïden **woolstofringen**



glycerol = $\begin{matrix} H \\ | \\ H-C-OH \\ | \\ H-C-OH \\ | \\ H-C-OH \\ | \\ H \end{matrix}$ condensatie met 3 vetzuren



Hoofdstuk 12: Stofwisseling

Vroeger werd iemand, die in de gevangenis terecht kwam, 'op water en brood' gezet. Voor rijke en voornamelijk mensen was het leven in de gevangenis meestal comfortabeler, zij mochten zelfs soms hun bedienden meenemen en zich laten verzorgen. De stakker die inderdaad op water en brood moest, zal het niet lang hebben overleefd.

Dat er meer dan één soort voedsel nodig is om in leven te blijven, is nu bekend. Je hebt allerlei voedingsstoffen nodig die in de lichaamscellen gebruikt worden, want daar vinden continu **stofwisselingsprocessen** plaats. Aan één stuk door worden stoffen - moleculen - opgebouwd en afgegeven. Dieren nemen voedsel, water en zuurstof op en geven stoffen af (uitwerpselen, urine en koolstofdioxide); planten nemen water met zouten en koolstofdioxide op en geven waterdamp en zuurstof af. In de tussentijd hebben er allerlei chemische omzettingen plaats gevonden: 'stofwisselen'.

Het opbouwen en afbreken van moleculen gebeurt in alle cellen. Je weet dat een chemische reactie in een cel alleen kan plaatsvinden wanneer de juiste enzymen aanwezig zijn.

Als je groeit, en als een wond of een gebroken been geneest, worden veel moleculen opgebouwd om nieuwe cellen te kunnen vormen. Verder heeft elke cel continu **energie** nodig om alle chemische reacties en processen te laten plaatsvinden. Om energie vrij te maken, worden moleculen afgebroken. Een groot deel van de stoffen die je met je voedsel opneemt, dient voor het leveren van energie. Hoeveel energie nodig is, hangt af van je leeftijd en je mate van activiteit. Ongeveer 2/3 van de energie in je voedsel wordt alleen al gebruikt om je lichaamsfuncties in stand te houden; dat wordt de '**grondstofwisseling**' of '**basaal metabolisme**' genoemd.

In de scheikunde heb je al het een en ander geleerd over de belangrijkste stoffen en processen in levende wezens. Houd het scheikundeboek desnoods bij de hand, in de eerste paragraaf van dit hoofdstuk worden de hoofdzaken, van wat je al gehad hebt, alleen kort samengevat.

12.1. Organische en anorganische moleculen

Het is belangrijk dat je onderscheid kunt maken tussen organische en anorganische moleculen. Levende wezens bestaan voor het grootste deel uit het water (anorganisch) en de rest bestaat uit organische stoffen die opgebouwd zijn uit organische en anorganische moleculen.

Organische moleculen

- zijn meestal grote moleculen;
- zijn energierijke moleculen;
- komen niet voor in levenloze dingen, alleen in levende organismen en dode (resten van) organismen;
- bevatten altijd de volgende elementen: C, H en O en vaak ook N, S en P;
- belangrijke voorbeelden: koolhydraten (C, H en O), vetten (C, H en O), aminozuren (C, H, O, N en soms S), eiwitten (C, H, O, N en soms S), nucleïnezuren zoals DNA en RNA (C, H, O, N en P), ATP en vitamines.

Anorganische moleculen

- zijn kleine moleculen;
- zijn energiearme moleculen;
- komen voor zowel in levenloze als in levende dingen;
- elk element uit het periodiek systeem kan een bestanddeel zijn van een anorganisch molecuul;
- belangrijke voorbeelden: koolstofdioxide (CO₂), zuurstof (O₂), water (H₂O), nitraat (NO₃), ammoniak (NH₃-), stikstofgas (N₂), natriumchloride (NaCl).

12.1.1. Biochemie, de scheikunde van het leven

De kennis over organische en anorganische stoffen is gedurende de afgelopen anderhalve eeuw vergaard. Het onderzoek over deze stoffen in levende wezens heet **biochemie**. De term 'biochemie' is vrij modern (1970) en is samengesteld, je vermoedt het al, uit 'biologie' en 'chemie'.

Biochemie gaat over de scheikunde van het leven.

Er zitten duizenden verschillende chemische verbindingen in een organisme. Het doel van de biochemici is het ophelderen van moleculaire structuren en inzicht verkrijgen in de omzettingen (= stofwisseling) in de cel. Maar je kunt de cellulaire processen niet op moleculair niveau verklaren als je niet de basisprincipes van de scheikunde kent. Een gigantische stap voorwaarts in de biologische wetenschap was dan ook, toen men beseftte dat **organische stoffen** (stoffen die aangetroffen werden in organismen) **op dezelfde manier en volgens dezelfde wetten met elkaar reageren als anorganische stoffen** (= niet-levende stoffen). Toen die ontdekking werd gedaan (omstreeks 1820), kreeg de biologische wetenschap een enorme impuls.

Als je niet (meer) zo in de scheikunde zit, kun je [hier](#) een goed scheikunde-oefenprogramma downloaden, gemaakt door de SLO.

12.1.2. Organische moleculen

Organische moleculen hebben een **'koolstofskelet'**. De organische moleculen in organismen zijn vaak erg groot.

De vier belangrijkste groepen organische moleculen zijn:

1. koolhydraten;
2. vetten;
3. eiwitten (zie het hoofdstuk '[Eiwitten, de werktuigen van het leven](#)');)
4. nucleïnezuren (zie het hoofdstuk '[Moleculaire genetica](#)').

De grotere koolhydraatmoleculen, eiwitmoleculen en nucleïnezuren zijn opgebouwd uit een **lange rij kleinere moleculen van hetzelfde type**. Zulke verbindingen noem je **polymeren**. Een voorbeeld is het zetmeelmolecuul: dit bestaat uit een groot aantal aan elkaar gekoppelde eenheden van glucosemoleculen.

Polymeren spelen vaak een rol bij het in stand houden van structuren.

Voorbeelden zijn:

- cellulose in de celwanden van planten;
- chitine in de celwanden van schimmels en het uitwendige skelet van insecten;
- vetzuren in membranen;
- keratine, eiwit waaruit je haren en nagels bestaan;
- de nucleïnezuren als dragers van de erfelijke code.

In de moderne chemie worden veel synthetische polymeren gebruikt voor allerlei doeleinden.

12.1.3. Koolhydraten

Koolhydraten danken hun naam aan het feit dat ze bestaan uit **koolstof, en waterstof + zuurstof** altijd in de verhouding 2 op 1, dus net zoals in water. Aanvankelijk dacht men dan ook dat ze gevormd werden uit koolstof en water.

Belangrijke koolhydraten zijn:

- **glucose** (druivensuiker), een monosacharide; functies: brandstof voor de cel, bouwsteen van polysachariden;
- **lactose** (melksuiker), een disacharide; functie: voeding voor jonge zoogdieren, zit in (moeder)melk;
- **zetmeel**, een polysacharide; functie: glucoseopslag in planten, bijvoorbeeld in wortel, zaden en aardappel;
- **glycogeen**, een polysacharide; functie: glucoseopslag in dieren (in lever en spieren);
- **cellulose**, een polysacharide; functie: vormt de celwand van plantencellen.

12.1.4. Condensatie- en hydrolysereacties

Wanneer twee monosachariden aan elkaar gekoppeld worden, ontstaat een disacharide. Wanneer veel monosachariden aan elkaar gekoppeld worden, ontstaat een polysacharide. Het aan elkaar koppelen van deze moleculen gebeurt door een zogeheten **condensatiereactie**. Bij elke koppeling komt een watermolecuul (H₂O) vrij.

Omgekeerd kunnen uit een polysacharide vele monosachariden ontstaan. Elke keer dat een monosacharide wordt afgescheiden, moet een watermolecuul toegevoegd worden. Dit heet een **hydrolysereactie**, omdat het watermolecuul eerst gesplitst moet worden in OH- en H⁺.

Condensatie- en hydrolysereacties vinden niet alleen bij koolhydraten plaats, maar ook bij de vorming en de afbraak van vetten, eiwitten en nucleïnezuren. Dus meer algemeen: als organische moleculen aan elkaar gekoppeld worden onder afsplitsing van water, heet dat condensatie.

Als in het algemeen een organisch molecuul zich afsplitst van een ander organisch molecuul waarbij toevoeging van een watermolecuul nodig is, spreek je van hydrolyse.

Hydrolysereacties gebeuren volop in het darmkanaal, waar de polymeren in je voedsel worden afgebroken. Zie daarvoor ook het hoofdstuk 'Voeding en vertering', daarin de paragrafen over voedselbewerking in 16.4.

12.1.5. Lipiden

Lipiden zijn vetten en vetachtige stoffen. Ze bevatten C-, H-, O- en soms P-atomen. **Vetten zijn niet in water oplosbaar**; ze worden **apolaire stoffen** genoemd (stoffen die in water oplossen zijn **polair**).

Er bestaan drie groepen lipiden:

- vetten
- fosfolipiden
- steroïden

In tabel 1 staan hun belangrijkste functies:

type lipide

functie

vet

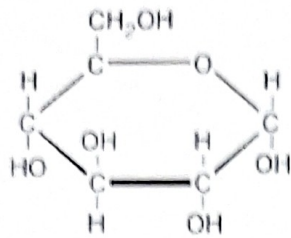
reservevoedsel
brandstof
isolatie

fosfolipide

bouwstof van o.a. plasmamembranen (alle organismen)

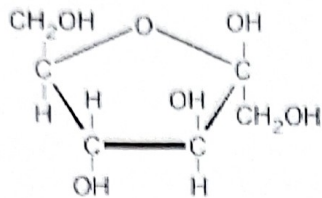
steroïden

bestanddeel van celmembranen (met name cholesterol)
bestanddeel van sommige hormonen



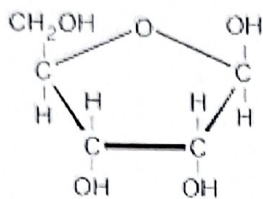
glucose

mono



fructose

mono



ribose

C_5

Figuur 1. Moleculaire structuur van drie monosachariden

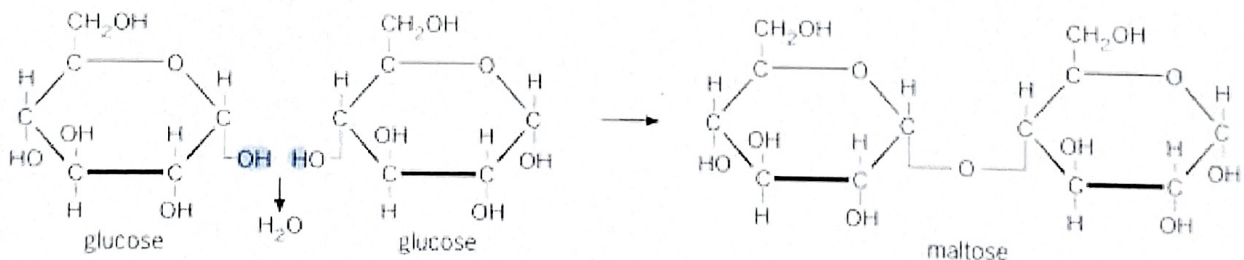
Koolhydraten zijn opgebouwd uit ringvormige moleculen. Wanneer ze bestaan uit één ring, spreek je van **monosachariden**. Zie figuur 1. Glucose en fructose zijn twee monosachariden.

Beide hebben de molecuulformule $C_6H_{12}O_6$, maar de ruimtelijke bouw is verschillend. Ribose dat onderdeel uitmaakt van DNA en RNA, heeft 5 C-atomen.

Wanneer twee suikermoleculen aan elkaar gekoppeld zijn, ontstaat een **disacharide**. Een voorbeeld van een disacharide is lactose (melksuiker). Een disacharide kan bestaan uit tweemaal dezelfde monosacharide, zoals maltose (= twee glucoses) of twee verschillende, zoals rietsuiker ofwel bietsuiker (= glucose + fructose).

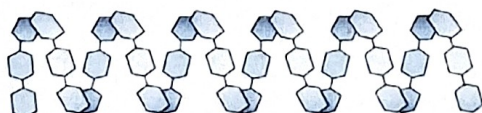
Bij de stofwisseling is meestal het zeer belangrijke glucose betrokken: vrijwel alle energie in cellen wordt geleverd door oxidatie van glucose.

Mono- en disachariden zijn als regel goed oplosbaar en smaken zoet, we noemen ze **saukers**.



Figuur 2. De vorming van maltose uit 2 glucose-moleculen

Grote koolhydraatmoleculen zijn opgebouwd uit veel aan elkaar gekoppelde suikermoleculen. Ze heten **polysachariden**. Dit zijn dus polymeren. Voorbeelden van polysachariden zijn: zetmeel, cellulose en glycogeen. Deze polysachariden zijn weliswaar uit dezelfde bouwstenen opgebouwd, maar ze hebben elk een andere ruimtelijke structuur. Hieronder is een stukje van het polysacharide zetmeel getekend.



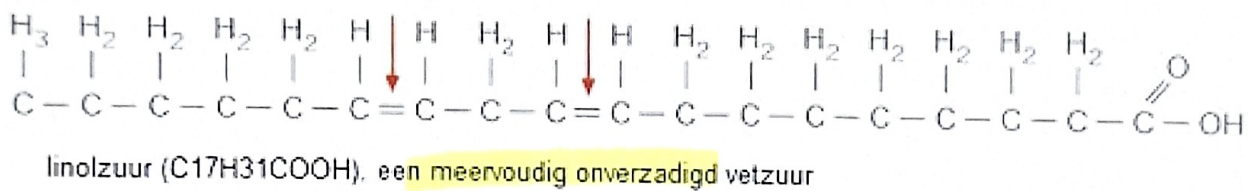
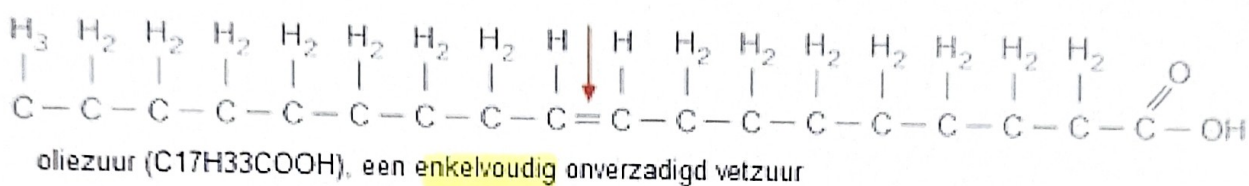
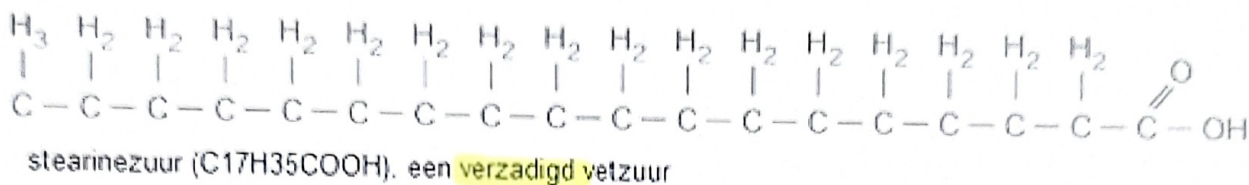
Figuur 3. Een polysaccharide (schematisch)

12.1.6. Vetten

Een vetmolecuul bestaat altijd uit **één glycerolmolecuul met daaraan vast drie vetzuurmoleculen**.

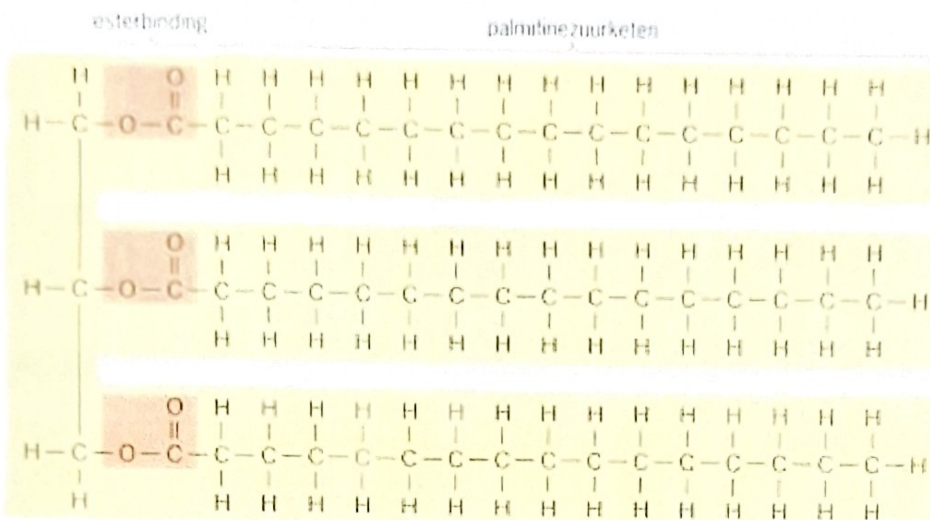
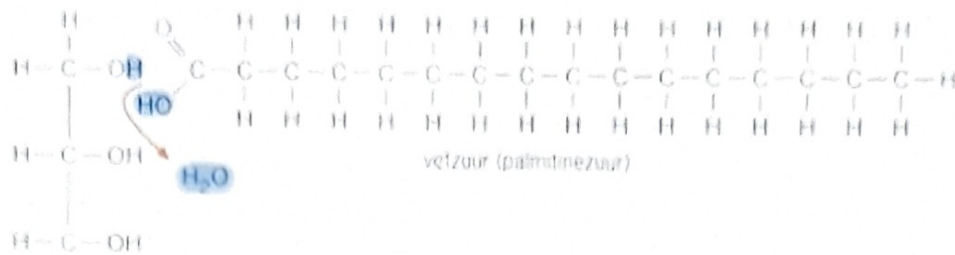
Enkele kenmerken van vetten zijn:

- De binding tussen het glycerol en de vetzuren gebeurt via een **condensatiereactie**; er **ontstaat een ester**. Zie figuur 5.
- De drie vetzuren kunnen hetzelfde zijn of verschillend. Zo is er een grote variatie aan vetten mogelijk.
- De meeste vetzuren bestaan uit ketens van 15 of 17 C-atomen.
- Er zijn verzadigde, enkelvoudig onverzadigde en meervoudig onverzadigde vetzuren. Dat houdt verband met het voorkomen van een of enkele dubbele bindingen tussen de C-atomen in de vetzuurketen. De dubbele binding gaat ten koste van een H-binding. De keten is daardoor niet 'verzadigd' met H-atomen.



Figuur 4. De structuurformules van drie verschillende vetzuren

Bij de vorming van een vetmolecuul splitsen de drie OH-groepen van glycerol en drie H-atomen van de OH-groepen van de vetzuren af en komen drie waterstofbruggen tussen glycerol en de vetzuren tot stand. Er komen drie watermoleculen vrij. De vorming van vet is dus een condensatiereactie, zie figuur 5.

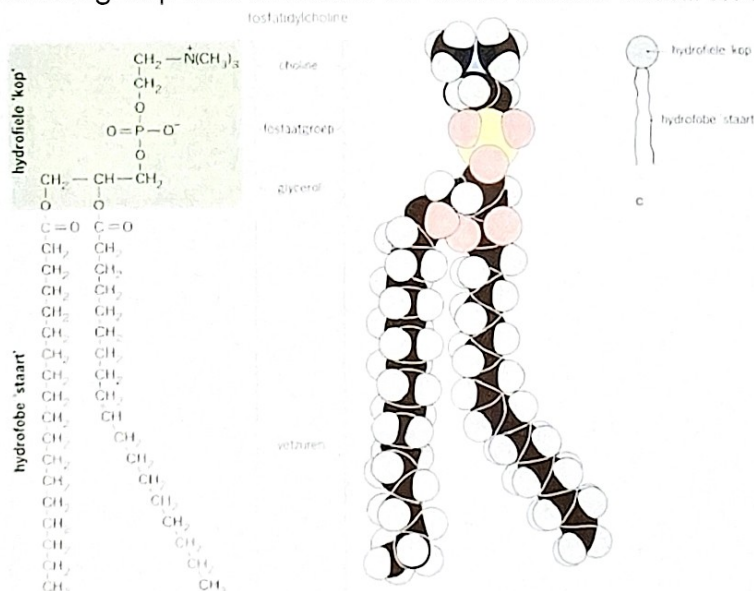


Figuur 5. De vorming van een vetmolecuul door binding van 3 vetzuren aan één glycerol. Hierbij komen 3 moleculen water vrij.

12.1.7. Fosfolipiden

Een fosfolipide lijkt op een vetmolecuul, maar bij een fosfolipide is één vetzuur vervangen door een **fosforzuur**. De fosfolipiden vormen de membranen in en om cellen. Zie daarvoor het hoofdstuk Cellen ([paragraaf 2.2.2](#)).

Er is een grote variatie aan fosfolipiden, omdat er verschillende groepen aan de fosfaatgroep kunnen zitten en verschillende vetzuren aan de andere (hydrofobe) zijde.



Figuur 7. De structuur van fosfatidylcholine, een fosfolipide en een belangrijk bestanddeel van het celmembran

12.1.8. Eiwitten

Eiwitten bevatten C-, H-, O- en N-atomen, soms ook S-atomen. Eiwitten verschillen van koolhydraten en vetten, doordat ze in een **vrijwel oneindige variatie voorkomen**. De twintig verschillende aminozuren die als bouwstenen voor de eiwitten dienen, kunnen kortere of langere ketens hebben en door het verschil in hun **restgroepen** een grote variatie in ruimtelijke structuur bezitten.

Belangrijke functies van eiwitten:

veel eiwitten zijn bouwstof (structureiwitten), bijvoorbeeld actine en myosine in spieren; collageen in bindweefsel;

alle enzymen zijn eiwitten;

er zijn veel transporteiwitten in celmembraan voor (actief) transport;

signaleiwitten op het celmembraan vangen signaalstoffen in de omgeving van de cel op;

bepaalde eiwitten op het celmembraan dienen als herkenningsmoleculen, waardoor afweercellen onderscheid kunnen maken tussen lichaamseigen cellen en lichaamsvreemde cellen;

antistoffen zijn eiwitten;

eiwitten in het bloed bepalen de colloïd-osmotische waarde;

bepaalde eiwitten in het bloed dienen om stoffen te transporteren.

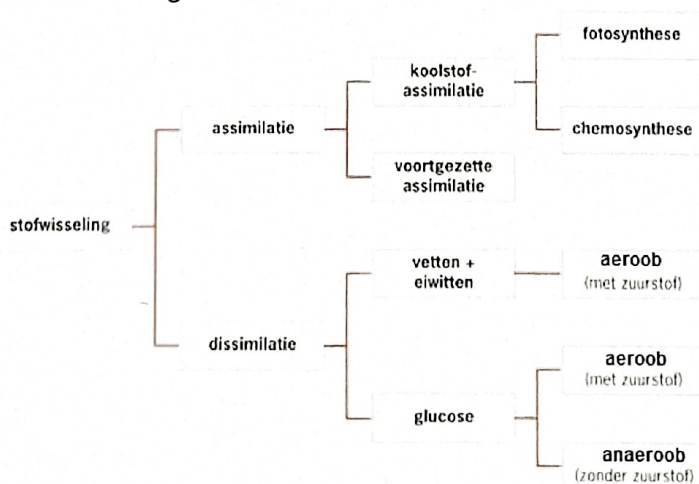
Eiwitten zijn zó belangrijk in alle levensprocessen dat er een afzonderlijk hoofdstuk aan is gewijd: 'Eiwitten, de werktuigen van het leven'.

12.2. Stofwisselingsprocessen

Alhoewel je dit waarschijnlijk al weet, volgt hieronder toch even een 'opfrisser' van je geheugen.

Autotrofe (letterlijk: 'zichzelf voedende') organismen kunnen hun organische moleculen uit bepaalde anorganische moleculen maken. Dit proces heet **koolstofassimilatie**, het leidt tot de productie van glucose. Uitgaande van glucose kunnen zij ook andere organische stoffen vormen: voortgezette assimilatie. Groene planten en enkele bacteriesoorten zijn autotrofe organismen.

Heterotrofe (letterlijk: 'door de ander gevoede') organismen zijn niet in staat om uit alleen anorganische moleculen hun eigen organische moleculen te maken. Ze zijn niet tot koolstofassimilatie in staat. Ze moeten **organische moleculen** via voeding tot zich nemen. De meeste bacteriesoorten, schimmels en dieren, waaronder mensen, zijn heterotrofe organismen.



Figuur 8. Schema van de stofwisseling in organismen

12.2.1. Assimilatie, dissimilatie en energie

Stofwisseling - ofwel **metabolisme** - is de samenvattende term voor alle chemische omzettingen in een levend wezen.

De omzettingen zijn in twee grote groepen te verdelen:

1. **Opbouwstofwisseling of anabolisme**: dit betreft omzettingen die energie kosten (endotherm) en waarbij grotere moleculen worden opgebouwd;

2. **Afbraakstofwisseling of katabolisme**: dit betreft omzettingen waarbij grote moleculen worden afgebroken, waardoor energie vrijkomt (exotherm).

Bij de opbouwende reacties gaat het om de producten, bij de afbrekende gaat het in het algemeen om de energie die erbij vrijkomt.

assimilatie = anabolisme

Het opbouwen van organische moleculen uit anorganische moleculen of kleinere organische moleculen.

dissimilatie = katabolisme

Het afbreken van organische moleculen tot kleinere moleculen

Hier is energie bij nodig

Hier komt energie bij vrij

12.2.2. Belangrijke stoffen die een rol spelen bij assimilatie en dissimilatie

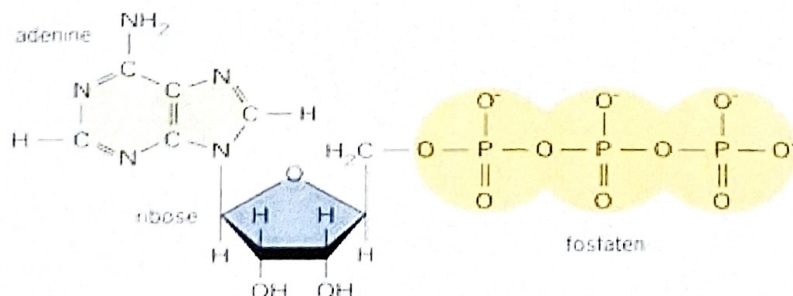
Enzymen

Bij stofwisselingsprocessen gaat het altijd om stoffen die gesplitst of juist aan elkaar gekoppeld moeten worden. In cellen heersen omstandigheden die verre van optimaal zijn voor de reacties die moeten plaatsvinden. Enzymen maken de biologische reacties mogelijk, doordat zij werken als katalysatoren. De vele, snelle stofwisselingsreacties worden mogelijk gemaakt door enzymen die reactie- en substraatspecifiek zijn. In het hoofdstuk 'Eiwitten, de werktuigen van het leven' worden de enzymen besproken.

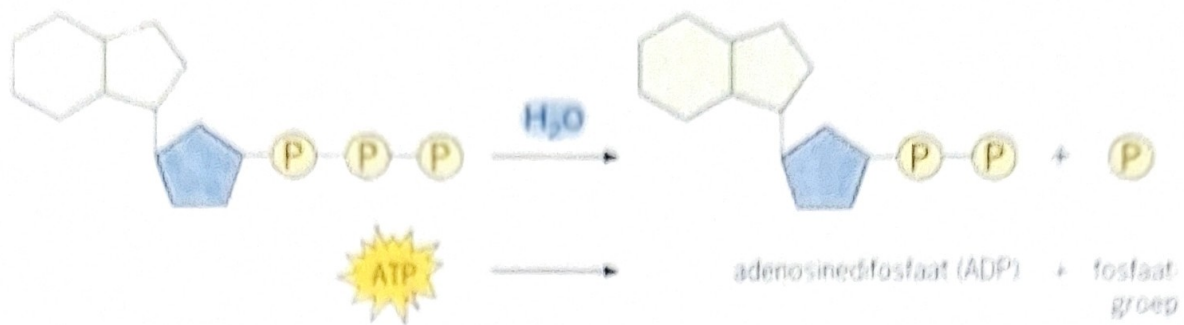
ATP, dé energiedrager

Dissimilatie, het stofwisselingsproces waarbij energie vrijkomt, gebeurt voornamelijk in de mitochondriën, terwijl de cel die energie elders en op een ander tijdstip nodig kan hebben. Energie kan naar alle delen van de cel vervoerd worden in de vorm van een soort bio-accu's, de **ATP-moleculen**. Een ATP-molecuul (adenosine-tri-fosfaat) bestaat uit adenine en ribose (net als in DNA) met daaraan een 'staart' van drie fosfaatgroepen. Meestal worden de fosfaatgroepen aangeduid met P (zie figuur 9).

De laatste fosfaatgroep zit met een energierijke binding vast. Wanneer ergens in de cel energie nodig is, wordt van de eerste de beste ATP-molecuul deze buitenste P losgekoppeld, waardoor de bij deze binding vastgelegde energie vrijkomt.



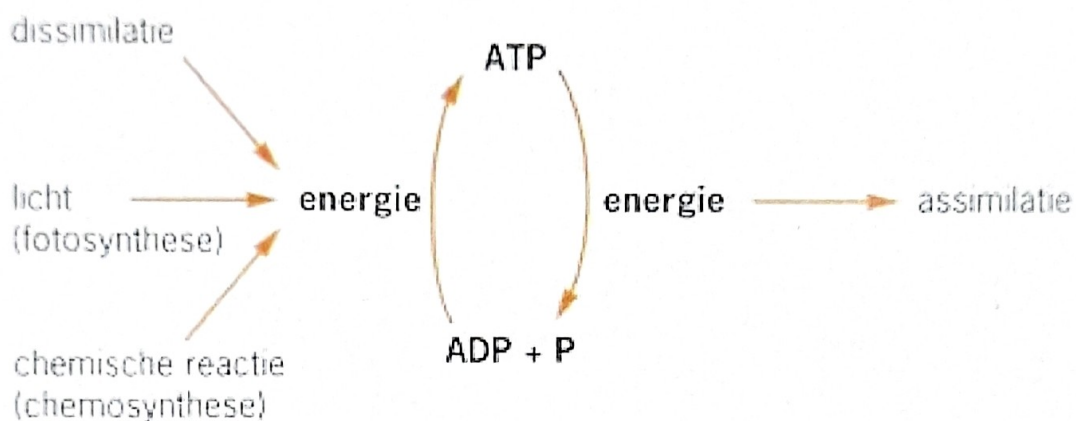
Figuur 9a. ATP



Figuur 9b. Vorming van ADP en P uit ATP (hierbij komt energie vrij)

Assimilatie en dissimilatie zijn via ATP-moleculen als het ware aan elkaar gekoppeld: bij dissimilatie wordt energie vrijgemaakt, die gebruikt wordt voor de koppeling van ADP en P tot ATP. Ergens anders in de cel kan deze energie dan gebruikt worden voor assimilatie van bouwstoffen, of voor transport of beweging (zie figuur 10).

De ATP- en ADP-moleculen kunnen de cel niet verlaten: elke cel heeft dus zijn eigen steeds opnieuw te gebruiken moleculen ADP/ ATP. In je lichaam bevinden zich niet meer dan enkele grammen ATP, maar de totale productie van ATP in een etmaal bedraagt meer dan 70 kilo!



Figuur 10. Het verband tussen dissimilatie, assimilatie en de vorming van ATP en ADP

NAD en NADP, de waterstofacceptoren

Bij veel stofwisselingsprocessen worden waterstofionen (H^+) overgedragen van de ene verbinding op de andere. De stof waarop H^+ wordt overgedragen, wordt een **waterstofacceptor** genoemd. Tegelijk met de overdracht van H^+ worden ook elektronen overgedragen. Daarom worden zij ook wel elektronenacceptor genoemd. Bij deze overdracht komt in sommige gevallen energie vrij. Je kunt ze dus ook wel beschouwen als energiedragers. Bij de afbraak van glucose speelt **NAD⁺** (nicotinamide-adenine-dinucleotide) als waterstofacceptor een rol, bij de fotosynthese is dat **NADP⁺** (nicotinamide-adenine-dinucleotide-fosfaat).

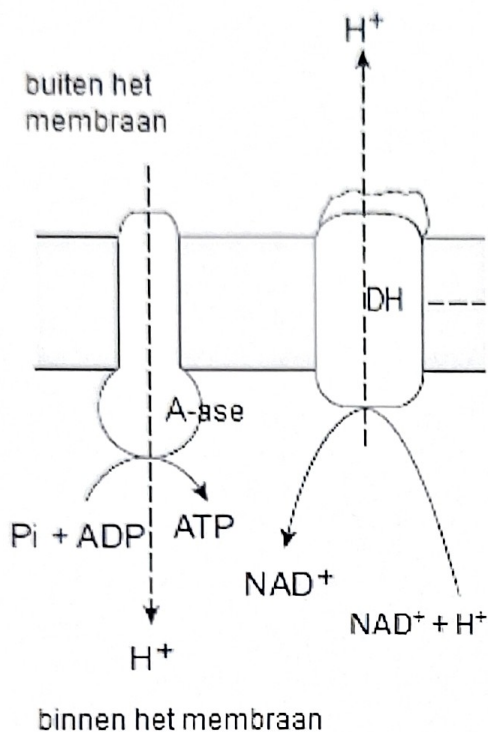
De vorm waarin NAD⁺ waterstof vasthoudt, wordt vaak weergegeven als NADH, H^+ . Ook de notatie NADH₂ wordt wel gebruikt. NADP dat waterstof heeft gebonden, is NADPH₂ of NADPH, H^+ . Net als bij ATP heeft de cel een beperkte voorraad waterstofacceptoren, die de cel niet kunnen verlaten. Ook andere stoffen kunnen fungeren als waterstofacceptor, bijvoorbeeld zuurstof (O_2).

ATP-synthase en NADH₂-dehydrogenase

De ATP-vorming gebeurt met hulp van **ATP-synthase**. Dit enzym ligt in de membranen van mitochondria en chloroplasten. Het is zo gebouwd dat het H^+ -ionen (protonen) kan doorlaten van de ene kant van het membraan naar de andere kant. Je kunt het molecuul

zien als een tunneltje. **Vorming van ATP kan alleen plaatsvinden als de protonen door ATP-synthase gaan.**

In de mitochondria ontstaan H^+ -ionen uit de splitsing van $NADH, H^+$ door **NADH-dehydrogenase**. De dehydrogenase-enzymen liggen ook in het membraan. Er ontstaat dus, dankzij de splitsing van $NADH, H^+$, een protonengradiënt dwars door het enzym ATP-synthase. De gradiënt levert de potentiële energie voor de ATP-productie. In figuur 11 is het verband tussen $NAD(H)$ en ATP weergegeven. Links ATP-synthase, rechts NADH-dehydrogenase (DH).



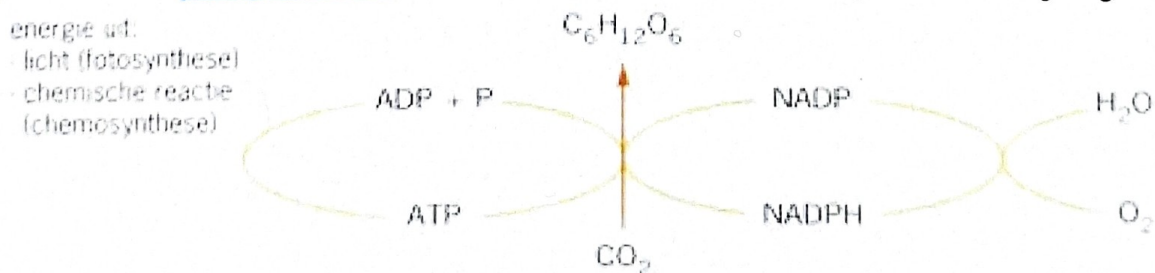
Figuur 11. Door de protonengradiënt kan ATP gevormd worden

A-ase = ATP-synthase; DH = NADH-dehydrogenase

[Deze animatie](#) laat zien hoe ATP-synthase werkt dankzij de protonengradiënt. De rol van NADH-dehydrogenase en het verband met ATP-synthase is ook te zien in [deze animatie](#). In de fotosynthese zijn de voor ATP-synthase benodigde H^+ -ionen afkomstig uit splitsen van water tijdens de lichtreactie.

12.3. Koolstofassimilatie

In de koolstofassimilatie wordt koolstofdioxide met de waterstof uit water omgezet in glucose. De energie die hierbij wordt vastgelegd, kan afkomstig zijn van (zon)licht (fotosynthese) of uit andere chemische omzettingen (chemosynthese). Zie ook het schema van [paragraaf 12.2](#). In beide gevallen wordt de energie eerst vastgelegd in ATP.

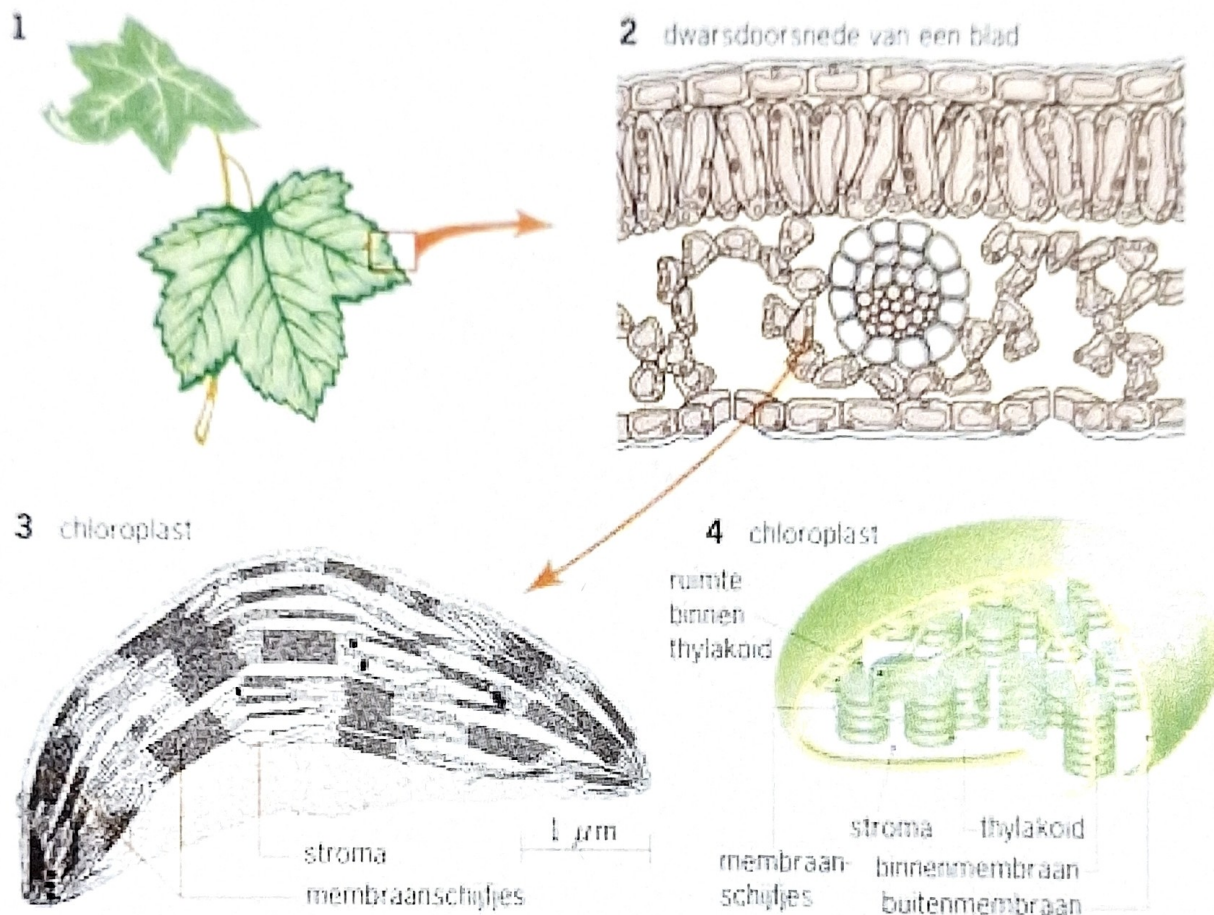


Figuur 12. Schema van de koolstofassimilatie

12.3.1. Fotosynthese

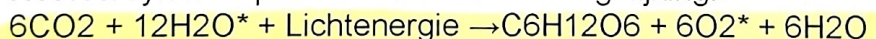
De fotosynthese wordt stap voor stap besproken in het hoofdstuk '[Fotosynthese ontrafeld: ontwikkeling van het biologisch denken](#)'. Hieronder volgt een korte samenvatting.

Het proces vindt plaats in groene planten (algen, mossen, varens, zaadplanten), in Cyanobacteriën en in purperen zwavelbacteriën. De chloroplast is gespecialiseerd in het uitvoeren van de fotosynthese. Dit dubbelmembranige organel zit vol met platte blaasjes, de **thylakoiden**. De membranen hiervan bevatten de fotopigmenten (o.a. chlorofyl) voor de fotosynthese. De **stroma** is de **stroperige vloeistof rondom de thylakoiden**. Bekijk ook nog eens de [animatie](#) op Bioplek (klik [hier](#) voor de tablet).



Figuur 13. In alle groenen delen van de plant zitten chloroplasten

Het fotosynthesep proces in een reactievergelijking:



(*: de zuurstofatomen van het water komen als zuurstofmoleculen vrij).

De lichtenergie is nu vastgelegd in **glucose** (druivensuiker). De groene planten maken van de gevormde glucose en opgenomen mineralen verder alle stoffen waar uit ze zijn opgebouwd, en de heterotrofe organismen maken daar dankbaar gebruik van. **Fotosynthese levert het voedsel voor vrijwel alle levende wezens op aarde**, of anders gezegd: het leven op aarde is mogelijk dankzij het fotosynthesep proces waarbij zonne-energie in voedingsstoffen wordt omgezet.

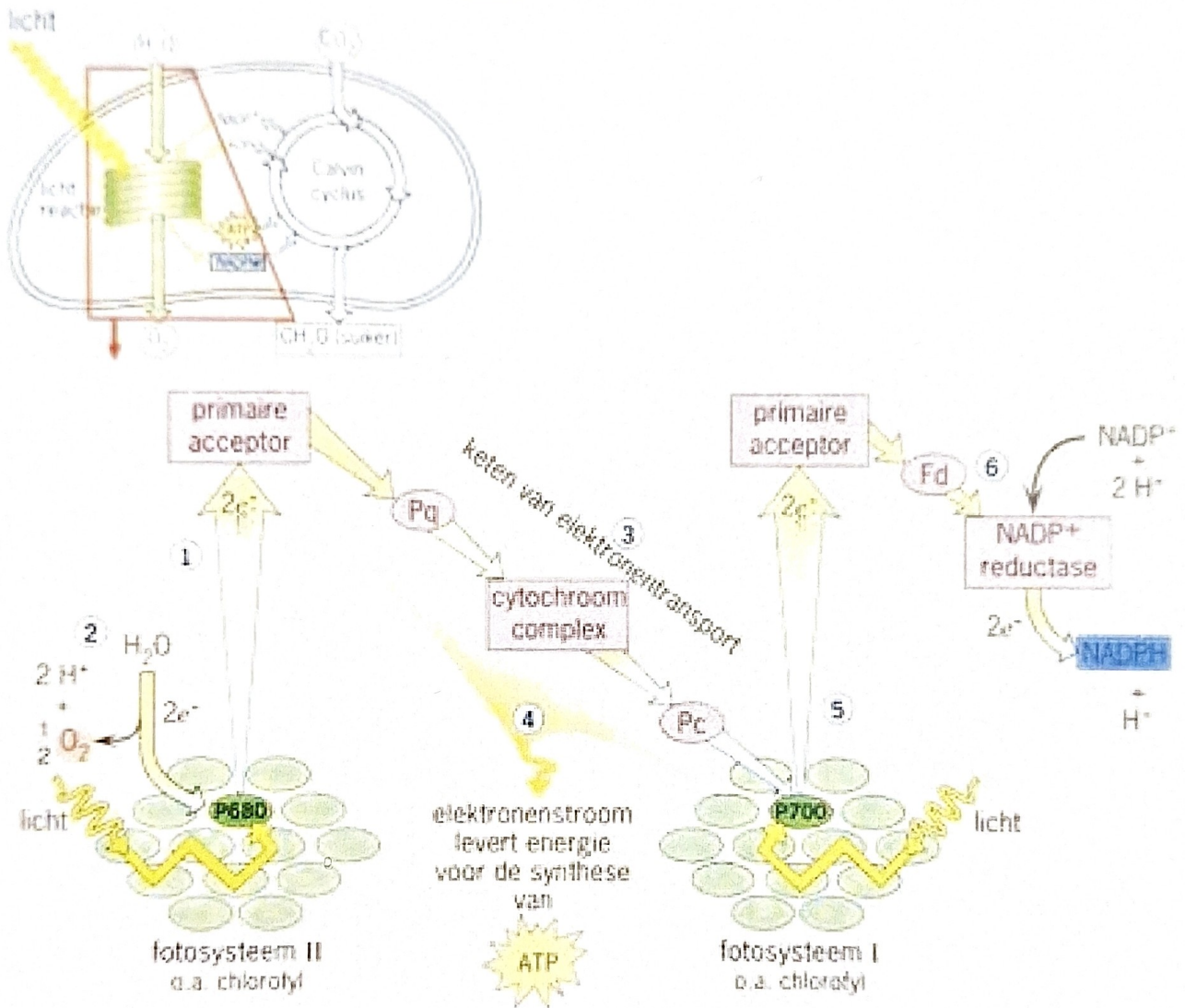
Het fotosynthesep proces bestaat uit twee stappen: de **lichtreactie** en de **donkerreactie**. Ze worden in de volgende paragrafen apart besproken.

12.3.2. De lichtreactie

De **lichtreactie** begint als een chlorofylmolecuul wordt 'aangeslagen', links onder in figuur 14 uitgebeeld. Een foton (=lichtpakketje) zorgt ervoor dat **water wordt gesplitst (2)**, en dat het **vrijkomende elektron naar een hoger energieniveau wordt gebracht (1)**. Daarom is de primaire acceptor, waarop het elektron terecht komt, ook bovenin de figuur geplaatst.

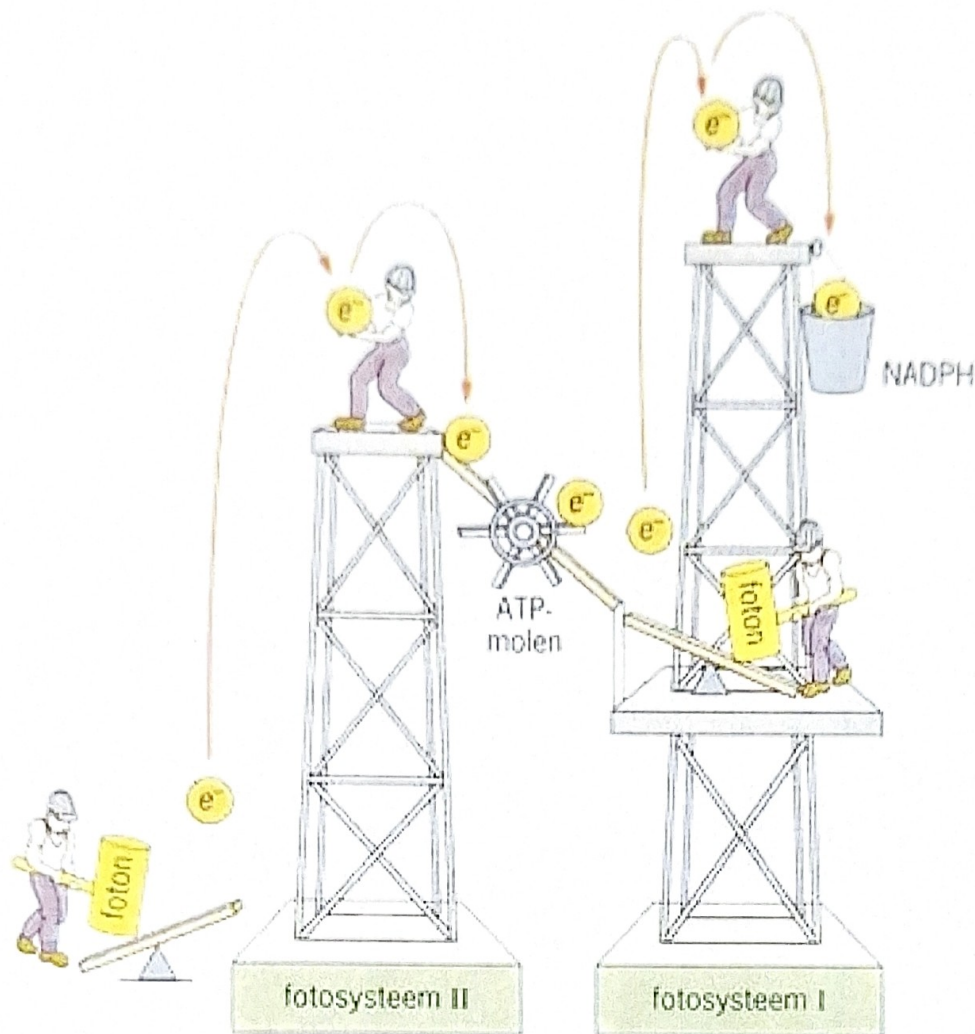
De elektronentransportketen (3) in de figuur is een reeks stoffen en het cytochroomcomplex die netjes naast elkaar verankerd liggen in de thylakoïdenmembranen van de bladgroenkorrel. **Tijdens het overdragen van het elektron komt genoeg vrij om ATP te kunnen vormen.**

Twee maal zorgt een foton voor het energierijk maken van het elektron: eerst bij fotosysteem II en dan nog eens bij fotosysteem I (5). De lichtreactie eindigt als het elektron samen met twee waterstofionen (die bij het watersplitsen gevormd zijn) gebonden worden aan **NADP+**, zodat **NADPH,H+** ontstaat.



Figuur 14. De lichtreactie (zie de tekst voor de uitleg)

In figuur 15 zie je een versimpelde weergave van de lichtreactie:



Figuur 15. Versimpelde weergave van de lichtreactie
Bekijk de [animatie](#) op Bioplek (klik [hier](#) voor de tablet).

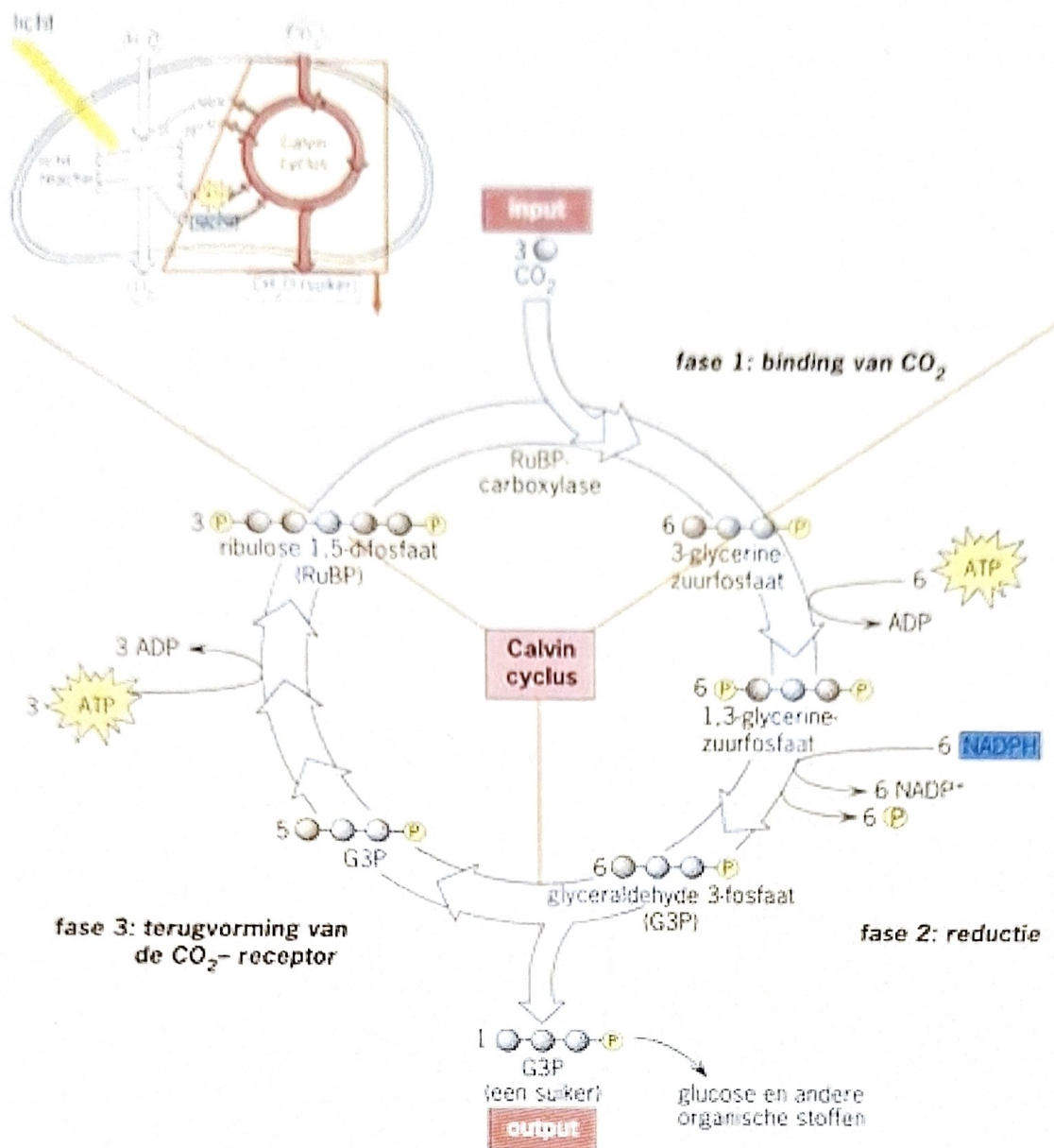
Samenvattend:

- water wordt gesplitst in zuurstof en waterstof;
- waterstof uit water wordt gebonden aan NADP^+ , zodat NADPH, H^+ ontstaat;
- lichtenergie wordt vastgelegd in ATP;
- de zuurstof die gevormd verlaat de bladgroenkorrel als zuurstofgas (O_2).

12.3.3. De donkerreactie

De **donkerreactie** bestaat uit processen, die niet direct van licht afhankelijk zijn. Dat ze dat indirect wél zijn, kun je aantonen: binnen enkele milliseconden na het uitschakelen van licht stopt de donkerreactie. Wanneer je aan een emulsie van chloroplasten voldoende ATP en NADPH, H^+ geeft, kan dit deel van het fotosyntheseproces wel degelijk ook in het donker plaatsvinden, vandaar de naam.

Tijdens de lichtreactie werd ATP gevormd en ook NADPH, H^+ . De cel heeft beperkte voorraden ADP en NADP^+ . Als alle beschikbare ADP is omgezet in ATP en alle NADP^+ in NADPH, H^+ , zullen er geen lichtreacties meer kunnen plaatsvinden: de moleculen ADP en NADP^+ zitten 'vol'. De donkerreactie is daarom essentieel om het fotosyntheseproces gaande te houden. Tijdens de donkerreactie wordt de energie die tijdelijk in ATP werd vastgelegd gebruikt om glucose te produceren, met hulp van CO_2 uit de lucht en de waterstof die in NADPH, H^+ is gebonden. Daarbij komen ADP en NADP^+ weer 'terug'; deze stoffen kunnen dan opnieuw bij de lichtreactie dienst doen.



Figuur 16. De donkerreactie

De donkerreactie wordt ook Calvincyclus genoemd, naar het onderzoeksteam van de heer Calvin die dit heeft uitgeplozen. Er is sprake van een cyclus, omdat het begin- en het eindproduct hetzelfde zijn. Per cyclus wordt een organisch molecuul gevormd dat uit drie koolstofatomen bevat. Voor één glucose-molecuul moet de cyclus dus twee keer 'draaien'.

Samengevat vinden tijdens de donkerreactie de volgende processen plaats:

- er wordt ATP uit de lichtreactie gebruikt;
- er wordt NADPH, H⁺ uit lichtreactie gebruikt;
- 6CO₂ wordt via de Calvin-cyclus gebruikt om C₆H₁₂O₆ te vormen;
- de ADP en NADP⁺ komen beschikbaar voor de lichtreactie.

De exacte serie chemische reacties kun je nakijken in Binas of Biodata. Deze [animatie](#) op Bioplek laat het verband tussen licht- en donkerreactie zien (klik [hier](#) voor de tablet).

12.3.4. Chemosynthese

Een aantal soorten bacteriën, zoals kleurloze zwavelbacteriën, nitrificerende bacteriën (nitriet -en nitraatbacteriën) en ijzerbacteriën kunnen koolstof assimileren via de **chemosynthese**.

Ze halen energie uit **oxidatiereacties**, waarbij anorganische stoffen worden omgezet in andere anorganische stoffen en vormen hier ATP mee. Dit ATP wordt weer gebruikt bij de opbouw van glucose uit koolstofdioxide.

Voor oxidatiereacties is uiteraard zuurstof nodig.

Bijvoorbeeld:

Nitrificerende bacteriën gebruiken de omzetting van stikstofverbindingen om aan energie te komen:

nitrietbacteriën: $2\text{NH}_3 + 3\text{O}_2 \rightarrow 2\text{HNO}_2 + 2\text{H}_2\text{O} + \text{energie}$

nitraatbacteriën: $2\text{HNO}_2 + \text{O}_2 \rightarrow 2\text{HNO}_3 + \text{energie}$

De energie wordt gebruikt voor de vorming van ATP, waarmee de bacteriën uit CO₂ en H₂O glucose opbouwen.

Nitrificerende bacteriën kunnen (vanwege die oxidatiereacties!) alleen in een zuurstofrijke omgeving leven en spelen een belangrijke rol in de stikstofkringloop.

12.3.5. Voortgezette assimilatie

In alle organismen, of ze nu autotroof of heterotroof zijn, moeten grotere organische moleculen uit kleinere worden gemaakt (bijvoorbeeld zetmeel uit glucose en eiwitten uit aminozuren). Dit type opbouwstofwisseling wordt voortgezette assimilatie genoemd. De energie die hiervoor nodig is, komt uit de dissimilatie.

Voortgezette assimilatie bij autotrofe organismen

Planten en andere autotrofe organismen maken al hun bouwstoffen uit de glucose die bij de koolstofassimilatie wordt gevormd.

Voorbeelden van omzettingen zijn:

Vorming van andere koolhydraten:

glucose + glucose + glucose + enz. + energie → zetmeel (reservestof);

glucose + glucose + glucose + enz. + energie → cellulose (bouwstof van celwanden);

glucose + fructose + energie → sacharose (reservestof).

Vorming van aminozuren:

glucose + NO₃ + energie → aminozuur (bouwstof).

Glucose omzetten in glycerol en vetzuren en vervolgens vorming van vetten:
drie vetzuren + glycerol → vet (bouwstof en reservestof).

Vorming van eiwitten uit aminozuren:

aminozuur A + aminozuur B + enz. + energie → eiwit.

Voortgezette assimilatie bij heterotrofe organismen

Heterotrofe organismen moeten de bouwstoffen voor hun voortgezette assimilatie uit hun **voedsel halen**.

Voorbeelden van omzettingen zijn:

Vorming van andere koolhydraten:

glucose + glucose + glucose + enz. + energie → glycogeen (reservestof).

Glucose omzetten in glycerol en vetzuren en dan vorming van vetten:
glycerol + 3 vetzuren → vet (bouwstof en reservestof).

Vorming van eiwitten uit aminozuren:

aminozuur A + aminozuur B + enz. + energie → eiwit.

12.4. Dissimilatie

Dissimilatie is het afbreken van grotere moleculen in kleinere, waarbij energie vrijkomt en wordt vastgelegd in de vorm van ATP. Deze ATP wordt gebruikt voor alle levensprocessen.

Tijdens de groei is de assimilatie groter dan de dissimilatie. Bij de eukaryote organismen (met een kern en mitochondriën) gebeurt de dissimilatie meestal met gebruik van zuurstof: **aeroob**. Bij gebrek aan zuurstof kan het ook zonder zuurstof (**anaeroob**), maar dat levert minder energie op; het is meestal een soort noodmaatregel van cellen, waardoor het organisme in ieder geval in leven blijft.

Er zijn bacteriën die uitsluitend anaeroob dissimileren. Zij leven bijvoorbeeld diep in de modderbodem van sloten en plassen, en ook in de aardkorst of diep in de oceaan.

12.4.1. Aerobe dissimilatie

Met **aerobe dissimilatie** wordt normale **verbranding** bedoeld, het proces waarbij een organische stof (in organismen meestal glucose) oxideert (aero = lucht). Aerobe dissimilatie komt zowel bij autotrofe als heterotrofe organismen voor. Het doel is: **energie vrijmaken voor alle mogelijke levensprocessen**, zoals actief transport, beweging, voortgezette assimilatie en het handhaven van de lichaamstemperatuur bij warmbloedige dieren.

De bruto reactievergelijking van de aerobe dissimilatie: $C_6H_{12}O_6 + 6H_2O^* + 6O_2 \rightarrow 6CO_2^* + 12H_2O + \text{energie}$ (genoeg voor 38 ATP)

Netto vergelijking van de aerobe dissimilatie: $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{energie}$ (= 36 ATP, zie de bron: *Aerobe dissimilatie: toelichting*)

Bij dissimilatie zijn waterstofacceptoren nodig. De belangrijkste waterstofacceptor is NAD⁺ (nicotinamide-adenine-dinucleotide), chemisch zeer verwant aan NADP⁺ (werkzaam bij de fotosynthese). De aerobe dissimilatie gebeurt in drie stappen, die elk op een eigen plaats in een cel plaatsvinden:

Stap 1: glycolyse

Deze vindt in het cytoplasma plaats. Netto ontstaan: 2 pyrodruivenzuur (PDZ), 2 ATP-moleculen en 2 NADH, H⁺. Voor dit proces is geen zuurstof nodig, ook bij anaerobe dissimilatie is glycolyse mogelijk. Bekijk de [animatie](#) op Bioplek (klik [hier](#) voor de tablet).

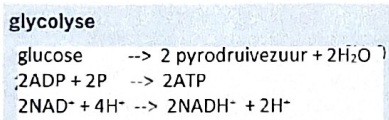
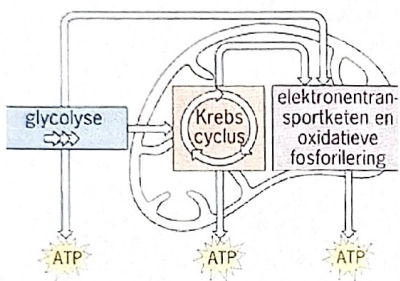
Stap 2: citroenzuurcyclus ofwel **krebscyclus**

Pyrodruivenzuur van de glycolyse gaat het mitochondrium binnen, waar de enzymen in de citroenzuurcyclus - als op een lopende band - zorgen voor de

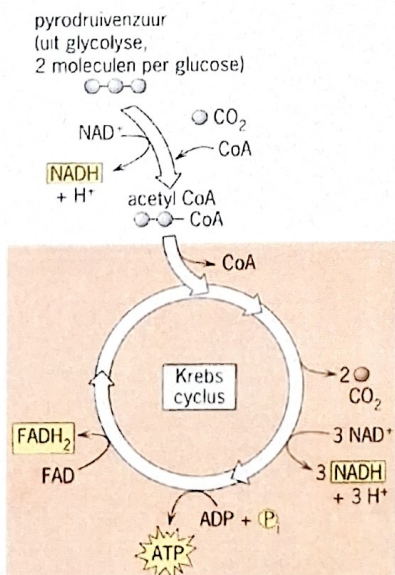
verdere afbraak, waarbij 1 ATP wordt gevormd. In de figuur kun je zien dat pyrodruivenzuur eerst wordt opgeknipt in azijnzuur en een molecuul CO₂. Het azijnzuurmolecuul wordt gekoppeld aan het co-enzym A en gaat zo de citroenzuurcyclus in. Dit wordt wel de decarboxylatie van pyrodruivenzuur genoemd. Behalve NADH, H⁺ ontstaat ook FADH₂ (een waterstofacceptor met een andere chemische structuur, maar dezelfde werking). Bekijk een [animatie](#) van het proces (klik [hier](#) voor de tablet).

Stap 3: oxidatieve fosforylering of ademhalingsketen

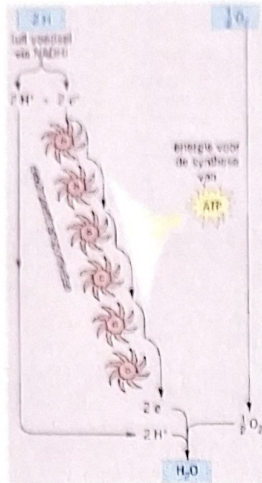
Deze vindt plaats op de binnenmembranen van mitochondriën. Bij deze stap wordt de waterstof van NADH, H⁺ en FADH₂ overgedragen op zuurstof. Zuurstof is dus de laatste waterstofacceptor in de keten. Als waterstof en zuurstof zich verbinden tot water, dan komt er veel energie vrij in de vorm van warmte (**knalgasreactie**). In de levende cel kan NAD⁺ de H⁺ binden en de elektronen overdragen aan een zogeheten elektronentransportketen, waardoor de energie stapsgewijs vrijkomt en door ATP kan worden opgenomen. Je kunt de oxidatieve fosforylering [hier](#) als animatie zien (klik [hier](#) voor de tablet). Je moet wel doorklikken, het is een reeks figuren en animaties.



Figuur 17a. Stap 1: glycolyse



Figuur 17b. Stap 2: citroenzuurcyclus ofwel krebscyclus



Stap 3: oxidatieve fosforylering ofwel ademhalingsketen

Samenvattend:

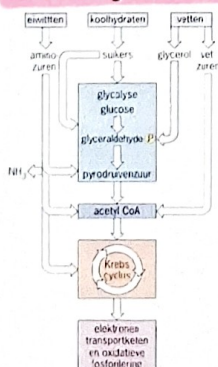
- bij de glycolyse ontstaan **2 pyrodruivenzuur**, **2 NADH,H+** en **2 ATP**;
- bij de citroenzuurcyclus ontstaan uit 2 pyrodruivenzuur (= 1 glucose): **6 NADH,H+**, **2 FADH₂** en **2 ATP**;
- de H-atomen van NADH,H+ en FADH₂ doorlopen de ademhalingsketen; dit levert **34 ATP** op;
- zuurstof fungeert als laatste waterstofacceptor;
- per F- of NADH,H+ ontstaan **3 ATP** moleculen. Dit is een vereenvoudiging, zie de toelichting in de bron onderaan deze paragraaf;
- per molecuul glucose ontstaan dus **4 + 34 = 38 moleculen ATP** (bruto).

12.4.2. Andere brandstoffen

Niet alleen glucose kan worden verbrand, ook andere stoffen kunnen als brandstof dienen. De moleculen hoeven dan niet eerst in glucose worden omgezet, ze kunnen op andere plaatsen in het dissimilatieproces worden ingepast.

Andere brandstoffen zijn:

- **aminozuren**; ze worden in het menselijk lichaam gedesamineerd in de lever, waarbij de aminogroep wordt verwijderd en de rest van het molecuul verder wordt gedissimileerd; waar precies het molecuul dan in de citroenzuurcyclus komt, hangt af van de structuur van het aminozuur;
- **vetten**; ze worden ontleed in glycerol en vetzuren, de glycerol wordt omgezet in glyceraldehyde en in de glycolyse ingepast, terwijl van de vetzuren steeds een acetylgroep wordt afgesplitst, die aan co-enzym-a gebonden wordt verwerkt;
- **koolhydraten**; deze worden eerst tot monosachariden (vooral glucose) afgebroken.



Figuur 18. Verbranding van eiwitten, koolhydraten en vetten

12.4.3. Respiratoir quotiënt

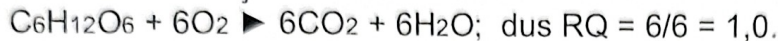
Bij aerobe dissimilatie wordt zuurstof verbruikt en komt koolstofdioxide vrij. De verhouding tussen afgestane koolstofdioxide en opgenomen zuurstof is afhankelijk van de verbruikte brandstof. Aan de hand van de verhouding, het zogeheten **respiratoir quotiënt**, kan je onderzoeken welke stof(fen) een organisme dissimileert.

Respiratoir quotiënt (RQ-waarde) = het aantal afgestane CO₂-moleculen gedeeld door het aantal opgenomen O₂-moleculen.



Elke brandstof (koolhydraat, vet en eventueel eiwit) heeft zijn eigen RQ-waarde. Hoe lager de RQ-waarde, des te hoger de energetische waarde van de brandstof.

Bij de dissimilatie van alleen **glucose** is de RQ gelijk aan **1,0**. De volgende berekening maakt dit duidelijk:



Bij de dissimilatie van alleen **vetten** is de RQ gelijk aan **0,7**. Bijvoorbeeld:
 $2C_{55}H_{106}O_6$ (dierlijk vet) + $157O_2 \rightarrow 110CO_2 + 106H_2O$; dus $RQ = 110/157 = 0,7$.

12.4.4. Anaerobe dissimilatie

Niet altijd is zuurstof aanwezig in de cellen. Sommige organismen (met name bacteriën) kunnen zuurstof niet eens verdragen.

Anaerobe dissimilatie van eiwitten wordt **rotting** genoemd. Rotting stinkt, doordat verbindingen als zwavelwaterstof (H₂S) en ammoniak (NH₃) vrijkomen. De H₂S ontstaat bij de afbraak van de aminozuren die zwavel bevatten. NH₃ ontstaat uit de aminogroep van aminozuren.

Zaden in de grond kunnen vaak kiemen ondanks zuurstofgebrek, doordat ze tijdelijk anaeroob kunnen werken.

Ook in je lichaam kan zuurstofgebrek optreden, met name in de spieren. Bij grote inspanning kan de zuurstoftoevoer door het bloed achterblijven bij de behoefte. De spieren kunnen dan nog een tijdje energie leveren, doordat ze kunnen overgaan op anaerobe dissimilatie.

Anaerobe dissimilatie van koolhydraten wordt **gisting** genoemd. Er zijn twee varianten die je moet kennen: melkzuurgisting en alcoholgisting. Welke gistingvorm in een cel plaatsvindt, hangt af van de enzymen die de soort kan maken.

12.4.5. Melkzuurgisting

Bij melkzuurbacteriën en in dwarsgestreepte spieren van gewervelde dieren (in geval van onvoldoende zuurstofaanvoer) is de volledige omzetting van glucose in CO₂ en H₂O onmogelijk. De cel volstaat dan met de afbraak tot **melkzuur**, een organische verbinding die ook wat energie bevat. De afbraak van gisting wordt **melkzuurgisting** genoemd.

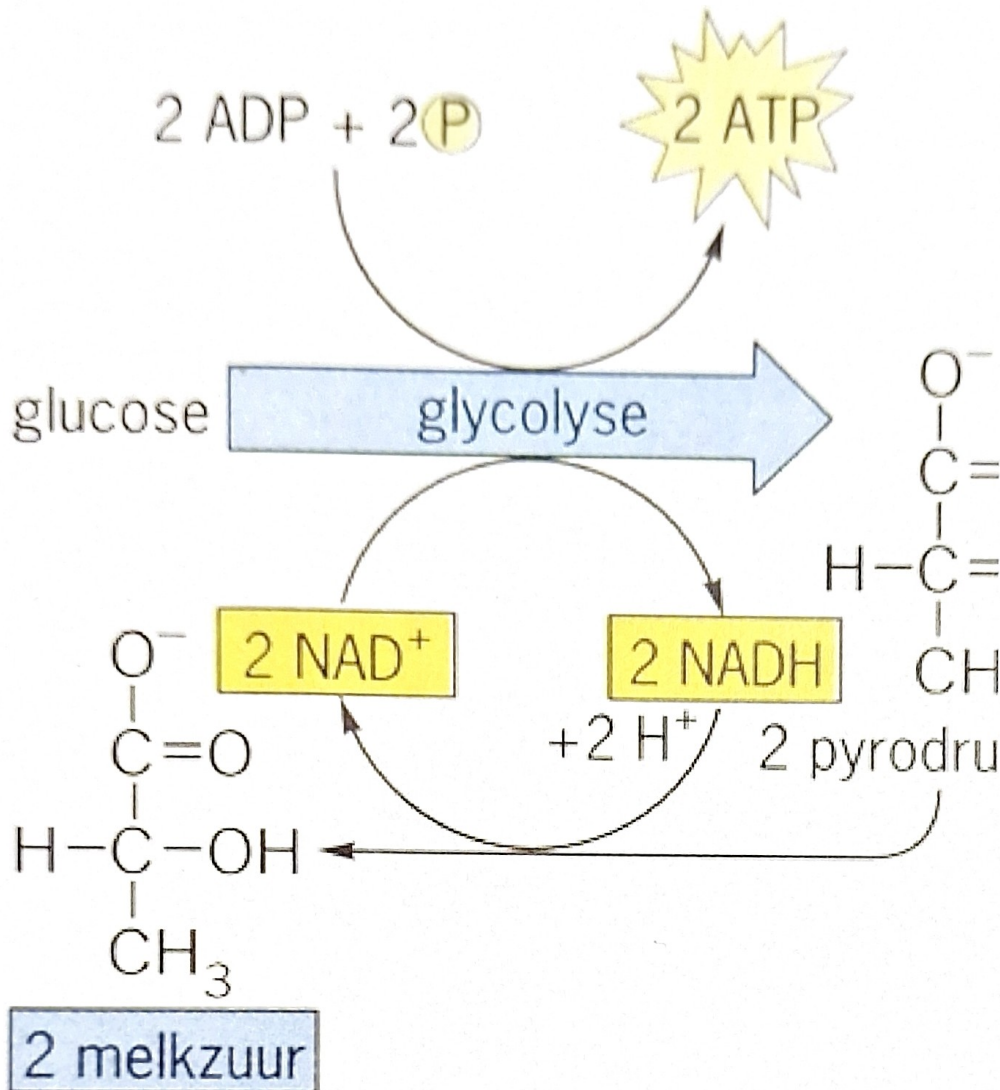
De melkzuurgisting begint met de glycolyse, net zoals bij de aerobe dissimilatie. Hierbij ontstaan **2 ATP, 2 NADH, H⁺ en 2 pyrodruivenzuur**.

Daarna wordt de pyrodruivenzuur omgezet in melkzuur:



Je ziet dat pyrodruivenzuur dus als waterstofacceptor fungeert.

De melkzuurgisting heeft als brutoreactie: $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ (glucose) \rightarrow 2 melkzuur (2C₃) + 2ATP.



Figuur 19. Melkzuurgisting

Melkzuur in spieren Wanneer bij grote inspanning in je spieren het verbruik van zuurstof groter wordt dan de ademhaling kan bijhouden, wordt glucose omgezet in melkzuur. Dit wordt door het bloed afgevoerd. In de lever worden twee melkzuurmoleculen weer samengevoegd tot glucose.

Melkzuur in het bloed maakt het plasma iets zuurder. Dat is gunstig wanneer je nog steeds inspanningen moet verrichten, want het ademhalingscentrum wordt door de iets verlaagde pH gestimuleerd: je gaat dan dieper en sneller ademen, zodat de zuurstoftoevoer verbetert.

Ophoping van melkzuur in de spieren kan leiden tot pijn en vermoeidheid. Massage kan dan helpen om het sneller af te voeren.

Melkzuurproductie door melkzuurbacteriën Melkzuurbacteriën (zoals *Lactobacillus bulgaricus*, die onder andere in Bulgaarse yoghurt zit) gedijen goed onder zuurstofarme omstandigheden. Ze halen hun energie uit melkzuurgisting van de suikers in melk. De melkzuurmoleculen worden uit de cellen verwijderd, zodat de melk zuurder wordt. Als de

pH onder een bepaalde waarde daalt, stopt de gisting: de pH is dan te ver van het optimum voor het organisme. Zuurkoolproductie is eveneens afhankelijk van melkzuurgisting.

12.4.6. Alcoholgisting

Sommige schimmels (gisten), bacteriën en kiemende zaden zetten bij zuurstofgebrek glucose om in alcohol (ethanol). Dit is de alcoholgisting of alcoholische gisting. Deze begint met de glycolyse, die hetzelfde is als die bij de aerobe dissimilatie. Er ontstaan na de glycolyse 2 ATP, 2 NADH, H⁺ en 2 pyrodruivenzuur.

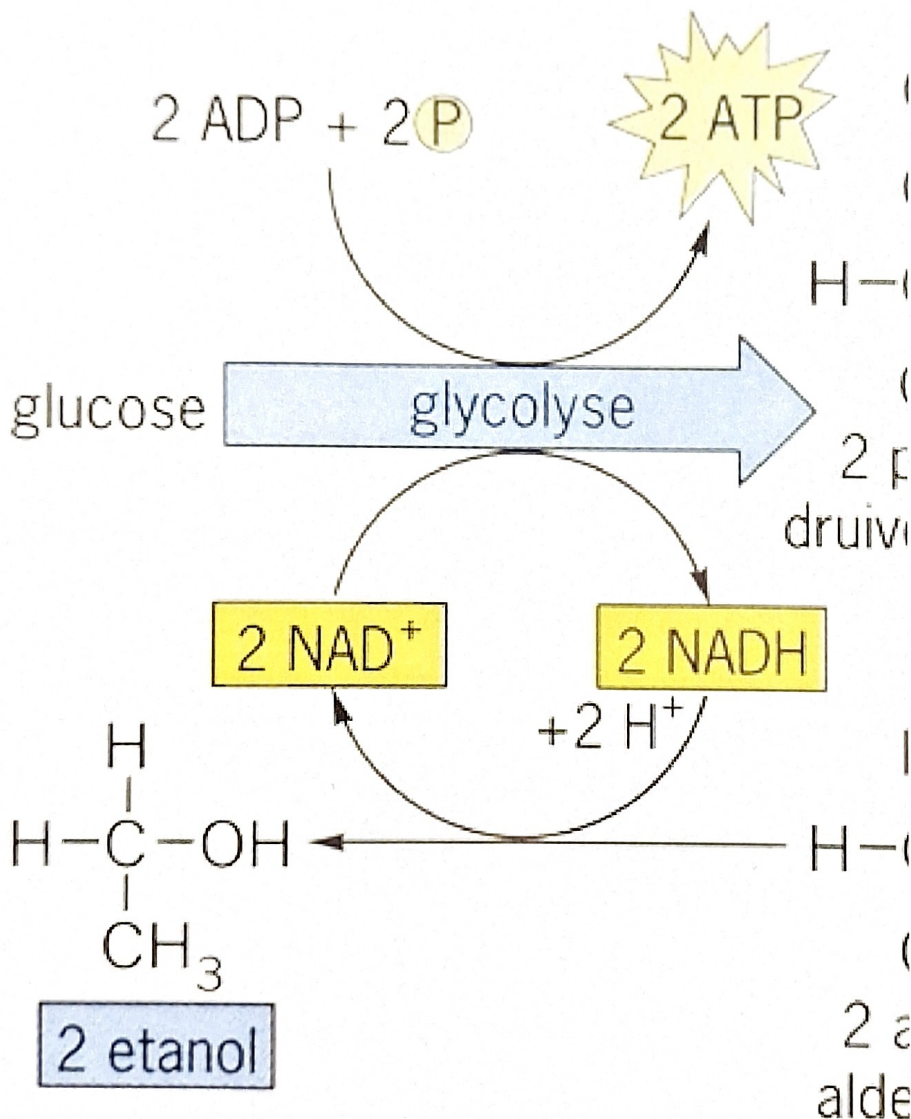
De glycolyse wordt gevolgd door de omzetting (in twee stappen) van pyrodruivenzuur in ethanol (alcohol):

Eerste stap: 2 pyrodruivenzuur (2C₃) ► 2 ethanal (2C₂) + 2CO₂ Tweede stap: 2 ethanal (2C₂) + 2NADH, H⁺ ► 2 ethanol (2C₂) + 2NAD⁺

Je ziet dat ethanal als waterstofacceptor fungeert.

De alcoholgisting heeft als brutoreactie:

C₆H₁₂O₆ (glucose) ► 2 ethanol (2C₂) + 2CO₂ + 2ATP



Figuur 20. Alcoholgisting

Ethanal (in dit schema aangeduid met acetaldehyde) fungeert als laatste waterstofacceptor. Per glucosemolecuul ontstaan bij de alcoholgisting slechts 2 ATP-moleculen. Bovendien ontstaan er per glucosemolecuul 2 moleculen CO_2 . Net als bij de melkzuurgisting wordt ook hier lang niet alle in de glucose aanwezige energie vrijgemaakt, want ethanol is een energierijke verbinding. Alcohol die wij drinken, wordt in ons lichaam in de lever verder afgebroken en levert veel energie op.

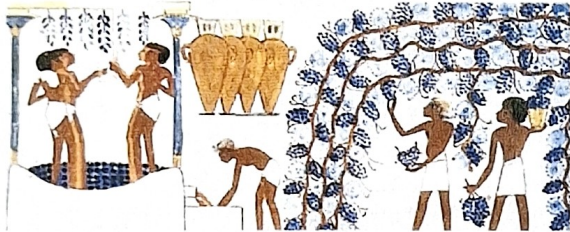
12.4.7. Gisting bij drank- en voedselbereiding

Gisten (eencellige schimmels) die gebruikt worden voor de bereiding van brood, wijn en bier stammen af van wilde soorten die in de natuur een rol spelen bij de afbraak van dood materiaal (gisten zijn reducenten, net als alle andere schimmels).

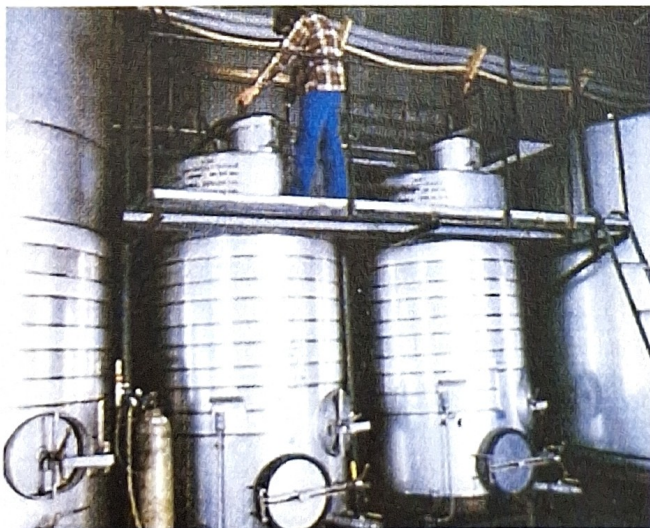
Alcoholgisting is al duizenden jaren bekend. Waarschijnlijk is ooit toevallig ontdekt dat vruchten die eenmaal vergist waren, daarna goed houdbaar waren, en dat het sap dan erg lekker werd.

Het is zelfs mogelijk dat die kennis in zekere zin ouder is dan de mensheid. Bekend is dat gistend fruit in de tropen graag wordt gegeten door diverse dieren. Stomdronken olifanten die de nodige vernielingen aanrichten, komen met enige regelmaat voor. Ook dronken apen en vogels zijn nogal eens waar te nemen. De wespen die het ons in de nazomer soms zo lastig maken, zijn vermoedelijk ook vaak een beetje teut...

Al lang was ontdekt op welke manier het proces het beste verliep, de verklaring van het proces zelf was echter tot in de 19^{de} eeuw mysterie en er werden soms magische oorzaken aan toegedacht.



Figuur 21a. De Egyptenaren maakten al wijn...



Figuur 21b. Gistingsvaten

Pasteur was de eerste die aantoonde dat er micro-organismen aan te pas kwamen. Langzaam leerden de wijnbouwers, de bierbrouwers en de bakkers daarna de omstandigheden optimaal te maken voor de gistcellen die het werk moesten doen.

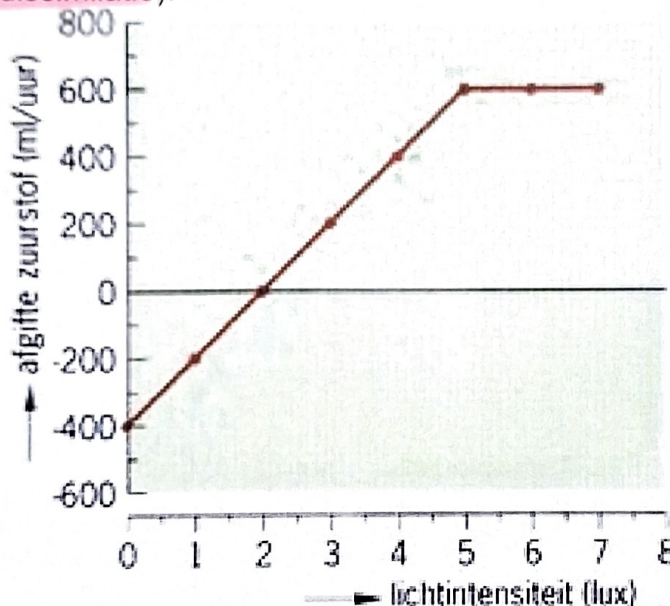
Ook de melkzuurgisting is al duizenden jaren in gebruik. Verse melk is niet houdbaar, maar al heel lang zijn in verschillende streken yoghurt- en kaasachtige producten in gebruik die melk geschikt maken om langer te bewaren. Ook zuurkool is een product van melkzuurgisting, niet uitgevonden voor de smaak, maar als conserveringsmethode.

12.5. Assimilatie en dissimilatie in groene planten

In een groene plant vinden zowel assimilatie als dissimilatie plaats. Dissimilatie gebeurt dag en nacht. De intensiteit ervan is afhankelijk van de activiteit van de cellen/weefsels.

Assimilatie door fotosynthese gebeurt alleen wanneer er licht is; de fotosynthese-intensiteit is afhankelijk van de hoeveelheid licht (lichtintensiteit). In het donker is de gaswisseling van een plant dus vergelijkbaar met die van een heterotroof organisme: zuurstof wordt opgenomen en koolstofdioxide afgegeven. Als het 's morgens licht wordt, komt de fotosynthese op gang; de plant gaat steeds meer zuurstof afgeven en koolstofdioxide opnemen. Als je bij een plant overdag de zuurstofafgifte meet, zijn je metingen het resultaat van beide processen die tegelijk plaatsvinden:

$\text{zuurstofafgifte} = \text{zuurstofproductie (fotosynthese)} - \text{zuurstofgebruik (dissimilatie)}$.



Figuur 22. Het verband tussen de lichtintensiteit en de zuurstofafgifte bij een groene plant

Als blijkt dat een plant netto zuurstof opneemt, dan geldt:
 $\text{zuurstofopname} = \text{zuurstofgebruik (dissimilatie)} - \text{zuurstofproductie (fotosynthese)}$.

Je kunt aannemen dat de dissimilatie bij elke verlichtingssterkte hetzelfde is, zolang je de temperatuur maar constant houdt. Bij een bepaalde lichtintensiteit zijn dissimilatie en fotosynthese precies aan elkaar gelijk, dit wordt het **compensatiepunt** genoemd.

12.5.1. Beperkende factoren

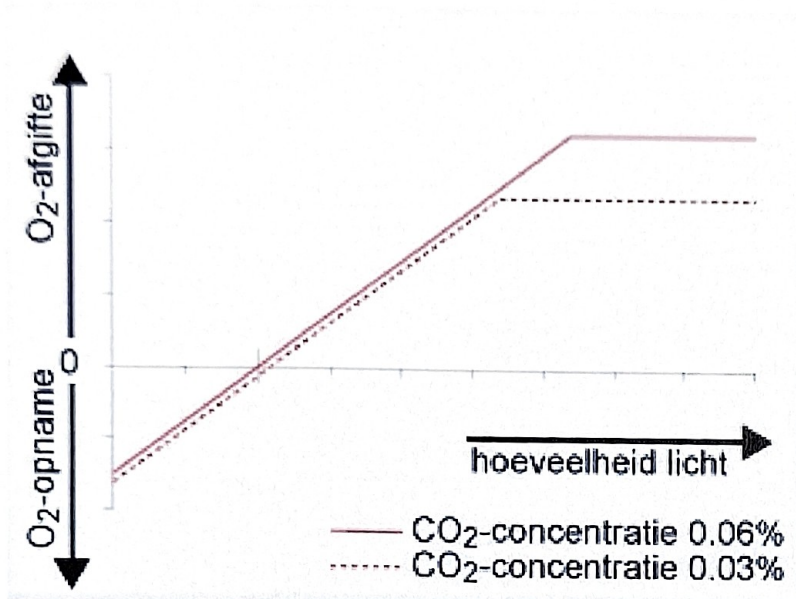
Bij een lichtintensiteit groter dan 5 lux neemt bij de plant van het diagram in figuur 22 de fotosynthese niet meer toe, hoeveel meer licht je ook geeft.

Bij lichtintensiteiten minder dan 5 lux levert meer licht wél een grotere fotosynthese op. In het traject van 0 tot 5 lux heeft licht invloed op de intensiteit van de fotosynthese, licht is daar blijkbaar een beperkende factor.

Een **beperkende factor** is de factor die de snelheid van het proces bepaalt.

De beperkende factor staat dus altijd op de horizontale as en is slechts beperkend, zolang er in de metingen een toename (schuine deel van de grafiek) te zien is. In dat traject is het proces immers voor zijn snelheid afhankelijk van datgene wat op de horizontale as is aangegeven.

Het is heel goed mogelijk dat de plant die voor dit diagram is gebruikt bij een hogere temperatuur een grotere dissimilatie vertoont, maar ook een grotere fotosynthese kan hebben. Dan is de temperatuur de beperkende factor voor de dissimilatie, en ook voor de fotosynthese bij een lichtintensiteit groter dan 5 lux.



Figuur 23. Bij het schuinverlopende deel van de grafiek is licht de beperkende factor. In het horizontale deel is de CO₂-concentratie de beperkende factor (want er vindt meer fotosynthese plaats bij een hogere CO₂-concentratie)

In 1905 ontdekte Blackman door dergelijke experimenten (zie [paragraaf 10.2.19](#)) de beperkende factoren. Naast temperatuur, licht en lucht (gaswisseling) kan de hoeveelheid chlorofyl een beperkende factor zijn. In planten met vergelingsziekte of met bladmozaïekziekten wordt minder chlorofyl gemaakt of is het chlorofyl defect. Bontbladige variëteiten van bomen en struiken worden, omdat ze sierwaarde hebben, vaak in tuinen aangeplant. Doordat ze minder bladgroen hebben, groeien ze langzamer dan de groene variëteit.