

ALGEMENE PLANTENTEELTKUNDE

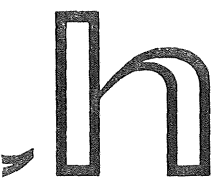
door

C.T. de Wit

DEEL 1a

en

DEEL 1 b



THEORETISCHE TEELTKUNDE

G R O N D S L A G E N P L A N T A A R D I G E P R O D U K T I E

Algemene Plantenteeltkunde I

(TEKST)

C.T. de Wit

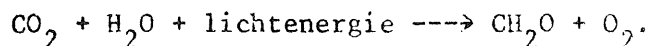
Afdeling Theoretische Teeltkunde

Plantenteeltkunde is de kennis van het voortbrengen en ver-
meerderen van plantaardige organismen ter verkrijging van
bruikbare produkten en begroeiingen. Om plantenteelt te be-
drijven en te verbeteren is het noodzakelijk een goede kennis
te hebben van de wetmatigheden en verschijnselen die zich voor-
doen bij de groei en ontwikkeling van planten en het gebruik
dat van plantaardige produkten wordt gemaakt. Hierbij speelt
de kennis van de uitwisselingsprocessen van materie en energie
tussen plant en milieu een centrale rol.

(Het verdient aanbeveling voor de bestudering van dit hoofdstuk
het prop.college plantkunde (nog) eens door te nemen).

1. Algen of groenwieren

Veel van belang zijnde uitwisselingsprocessen treden reeds
op bij de teelt van het eenvoudigste plantaardige organisme: de
in water levende, eencellige alg. Deze algen hebben chloroplasten,
groen gekleurde celbestanddelen, waarin de fotosynthese plaats
vindt (diktaat plantkunde). Dat wil zeggen dat energie van het
licht wordt vastgelegd als chemische energie, een proces dat in
eenvoudige colleges als dit, veelal wordt weergegeven door de
brutoreactie:



De van buiten invallende lichtenergie wordt geabsorbeerd door het
chlorophyl (diktaat plantkunde) en het voor de reactie benodigde
water en koolzuur wordt door de celwand opgenomen, terwijl de O_2
weer wordt afgegeven (figuur 1.1).

De CH_2O ("suiker") die zo gevormd wordt, is geen eindprodukt
maar wordt door de algen gebruikt voor het opbouwen van nieuw cel-
materiaal: celwand en protoplasma (diktaat plantkunde). Dit kost
chemische energie, die verkregen wordt door een deel van de in het
fotosynthese proces vastgelegde energie weer te verademen. Daar-
naast kost het in stand houden van de cel ook energie die eveneens
door verademing geleverd wordt. Deze respiratie manifesteert zich
in het donker door afgeven van CO_2 en opname van O_2 door de cel.

Cellen, hetzij van algen of van hogere planten kunnen wel
voor 80 à 95 procent uit water bestaan. (Voor welke tak van teelt-
kunde is dit water van groot belang?) De levende inhoud van de cel

bestaat voor het overige voor een groot deel uit eiwitten, die opgebouwd zijn uit aminozuren (diktaat organische chemie). Het is een vuistregel dat het eiwitgehalte van plantaardig materiaal ongeveer gelijk is aan 6 x het stikstofgehalte. (Ga met behulp van de chemische formules voor enkele belangrijke aminozuren na of deze vuistregel ongeveer klopt). Goed groeiende organen van planten hebben een eiwitgehalte van circa 25 procent betrokken op de droge stof. Dit betekent dus een stikstofgehalte van ongeveer 4 procent. Een tweede belangrijk bestanddeel van de cel is het celwandmateriaal, dat wel 50 procent van het drooggewicht uit kan maken en dat bestaat uit polymeren van suikers (cellulose enz.).

Bij verassing (wat gaat dan de schoorsteen uit?) blijkt dat de cel ook nog een groot aantal minerale bestanddelen bevat. Deze worden als ionen uit het milieu opgenomen. Kwantitatief de belangrijkste zijn: H_2PO_4^- , SO_4^{--} , Cl^- , K^+ , Na^+ , Ca^{++} en Mg^{++} . Een hele reeks overige minerale bestanddelen komen eveneens voor in plantaardige cellen, maar zijn kwantitatief minder belangrijk. (diktaat plantkunde, diktaat algemene bodemkunde).

Een cel groeit wanneer hij in de loop van de tijd toeneemt in grootte, of dit nu geschiedt door opname of vorming van suikers met eventueel daarop volgende vorming van eiwitten en overige celbestanddelen of door het opnemen van water.

Cellen groeien niet alleen, maar ontwikkelen zich ook (figuur 1.2). Aan het eind van de ongeslachtelijke levenscyclus van een algencel ontstaan sporen die uit kunnen groeien tot nieuwe cellen. Algencellen groeien en ontwikkelen in een waterig milieu; alleen sporen zijn in staat droge perioden te overleven.

Deze differentiatie in de tijd verhoogt dus de levenskansen van de algen aanzienlijk. De algen vertonen geen differentiatie in de ruimte; zij hebben geen organen zoals bladeren, stengels en wortels en dit bemoeilijkt de verbouw van deze plantensoort, zoals duidelijk blijkt uit foto's van de algenboerderij in Trebon (Tsjecho-Slowakije).

Het mengsel van algen en water, de algensoep, wordt over een hellend, uitgestrekt oppervlak geleid en door opstaande richels in turbulente beweging gehouden. Zo wordt zoveel mogelijk licht opgevangen, de opname van CO_2 uit de lucht vergemakkelijkt en alle algen op hun beurt blootgesteld aan het zonlicht. De algen-

cultuur dient in de open lucht plaats te vinden om via de verdamping van het water een te sterke opwarming van de algensoep te voorkomen. Dit heeft echter het nadeel dat hij gemakkelijk besmet raakt met protozoa (algenetende eencelligen), die een algencultuur in korte tijd kunnen decimeren. De doorlopende verdamping van water brengt met zich mee dat dit geregeld aangevuld moet worden en dat - om calamiteiten te voorkomen - onder het kweekplatform een bak aanwezig moet zijn voor het opslaan van de algensoep. Om te grote verdunning met regenwater te voorkomen, moet dit ook gebeuren tijdens regen. Het regenwater dient dan tezelfdertijd in een andere bak opgeslagen te worden om het te verdampen water weer aan te vullen.

Verder is de concentratie van stikstof en mineralen die de algen verdragen kunnen zo laag, dat het noodzakelijk is deze stoffen min of meer continue toe te dienen. Wanneer dan tenslotte voldoende algen gegroeid zijn, kunnen deze alleen met een vrij gecompliceerde batterij van centrifuges van het water gescheiden worden, waarna het produkt nog een uitgebreide industriële bewerking moet ondergaan om het geschikt te maken voor iets anders dan veevoer.

2. Hogere planten

Hogere planten zijn evenals algen gedifferentieerd in de tijd, met zaden, knollen of andere overblijvende organen als kenmerkend begin- of eindpunt van een levenscyclus.

Daarnaast zijn hogere planten ook gedifferentieerd in de ruimte. Dit maakt dat zij zich op het land thuis voelen en dus veel gemakkelijker verbouwd kunnen worden dan algen.

De opname van de benodigde bestanddelen uit het milieu vindt nu gescheiden plaats (figuur 2.1). De opname van stikstof, mineralen en water vindt ondergronds plaats door de wortels en de absorptie van CO_2 en licht bovengronds door de bladeren. Althans goede grond heeft een behoorlijk bufferend vermogen voor mineralen, stikstof en water (college bodemkunde) en het fijn vertakt wortelstelsel is er op gebouwd deze grond goed te exploreren (fig. 2.2). De bouw van de bladeren en hun onderlinge rangschikking maken deze organen uitermate geschikt voor het opnemen van CO_2 uit de lucht

differentiatie
in ruimte

wortel
blad

en het efficiënt opvangen van licht.

De CO_2 gaat door de huidmondjes (stomata) van de bladeren (figuur 2.3) naar binnen, maar het is onvermijdelijk dat door dezelfde openingen waterdamp naar buiten verdwijnt. Evenals bij de cultuur van algen heeft deze verdamping van water tot gevolg dat de aan zon blootgestelde cellen of organen niet te hoog in temperatuur oplopen. De aanwezigheid van huidmondjes in een overigens slecht doorlatende bladepidermis met cuticula (college plantkunde) maakt dat de plant zich bij droogte tegen uitdroging kan beschermen door sluiting van deze openingen.

Het is deze ruimtelijke differentiatie die het de plant mogelijk maakt op land te groeien en de verbouw van planten met veel minder technische problemen doet samengaan dan de verbouw van algen.

De ruimtelijke scheiding van de opname processen schept natuurlijk het probleem van transport tussen organen: transport van water, mineralen en stikstof van beneden naar boven en transport van fotosynthese produkten van boven naar beneden. Dit transport geschiedt in daarvoor ingerichte transportbanen, die veelal gebundeld zijn in de stengel van de plant (figuur 2.4).

Natuurlijk is het nodig dat de plant de groei van zijn organen coördineert. Dit gebeurt deels door hormonen en groeistoffen. Dit zijn stoffen die in minimale hoeveelheden in bepaalde organen van een plant gemaakt worden, dan getransporteerd worden naar andere organen en daarvan de groei bevorderen of tegengaan. Zo wordt bijvoorbeeld in het groeipunt van een stengel auxine (diktaat plantkunde) gemaakt dat het uitlopen van okselknoppen van bladeren onderdrukt.

Voor een ander deel gebeurt de coördinatie van de groei van organen door gebrek aan elkaars produkten. Bijvoorbeeld, een plant met weinig wortels kan weinig mineralen, stikstof en water opnemen en nog minder hiervan naar de bladeren vervoeren. Dit heeft een slechte bovengrondse groei tot gevolg, waardoor fotosynthese-produkten accumuleren, vervolgens naar de wortel vervoerd worden en daar een betere groei bewerkstelligen.

Bij de teelt van de planten gaat het niet alleen om een zo groot mogelijke drogestof produktie in een zo kort mogelijke tijd en tegen zo laag mogelijke kosten te verkrijgen, maar ook om door ingrijpen in de coördinatie van de groei, de produktie van die organen of stoffen te bevorderen die nuttig gebruikt kunnen worden.

deling van
ge stof

Voor de produktie van droge stof is het zaak ervoor te zorgen dat het fotosynthese-proces zo efficiënt mogelijk verloopt en ofschoon de omstandigheden die dit bewerkstelligen verschillend zijn voor verschillende plantensoorten, zijn de wetmatigheden die hierbij een rol spelen zo overeenkomstig, dat een generaliserende behandeling mogelijk is.

Specifieke eisen die aan de teelt van een plant gesteld worden hangen vaak ten nauwste samen met het gebruik dat we van de plant of van het oogstprodukt maken. Zo vertoont de teelt van planten waarvan de eiwitrijke bladeren gebruikt worden (spinazie, sla, gras, snijrogge) kenmerkende verschillen met die van planten waarvan de koolhydraatrijke zaden of opslagorganen (bieten, aardappelen, granen) het verkoopbare produkt zijn, en is de teeltwijze van deze kruidachtige planten aanmerkelijk verschillend van die van houtachtige planten (den, eik, appel). De teeltwijze van een enkele soort hangt ook af van het gebruik. Vlas geteeld voor de vezel vraagt een andere behandeling dan vlas geteeld voor het zaad. Esdoorn, geteeld als nationaal symbool van Canada, vraagt een andere behandeling dan esdoorn geteeld voor het hout en deze weer een andere behandeling dan die geteeld voor het winnen van "maple-syrup", de Amerikaanse nationale stroop.

mene
tenteelt

In de algemene plantenteelt komen vooral die wetmatigheden en verschijnselen ter sprake die bij de teelt van veel plantensoorten onder veel omstandigheden van belang zijn.

3. De fotosynthese van gewasoppervlakken

De grootte van de plantaardige produktie hangt natuurlijk ten nauwste samen met de snelheid waarmee het fotosynthese-proces, $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{lichtenergie} \rightarrow \text{CH}_2\text{O} + \text{O}_2$, in de bladeren verloopt.

psstelling

Deze snelheid wordt vaak vastgesteld door een hoeveelheid lucht met een bepaalde snelheid over een blad te leiden en de daling van de CO_2 concentratie tengevolge hiervan te meten. Voor teeltkundige toepassingen is het gemakkelijk de snelheid van fotosynthese uit te drukken in de eenheid $\text{kg CH}_2\text{O}$ per hectare blad per uur, dit is dus de hoeveelheid "suikers" die in een uur door een hectare blad gevormd worden.

Deze fotosynthese snelheid is laag in bladeren die niet goed functioneren tengevolge van ouderdom, watergebrek of tekort aan voedingsstoffen. Om een goede indruk te krijgen van de produktiemogelijkheden is het nodig alleen gezonde en goed met water voorziene bladeren in de beschouwing te betrekken. Tenzij uitdrukkelijk anders gesteld wordt, is dit hier het geval.

synthese
ties

erkende
oren

Afgezien van water, zijn CO_2 en licht nodig voor de fotosynthese en uit de figuren 3.1 en 3.2 blijkt dat de fotosynthese snelheid inderdaad van deze factoren afhangt. Bij lage lichtintensiteit neemt de fotosynthese vrijwel evenredig toe met de lichtintensiteit. Kennelijk is de snelheid waarmee het chlorophyl in energierijke toestand gebracht wordt (diktaat plantkunde) hier de beperkende factor. Met toenemende lichtintensiteit vlakkt de curve af. In dit vlakke gedeelte is de fotosynthese evenredig met het CO_2 gehalte van de lucht, omdat de snelheid waarmee de CO_2 uit de langsstromende lucht door de huidmondjes in het blad en vandaar naar de chloroplasten kan diffunderen de beperkende factor is.

tsverschillen

Uit een vergelijking van de fotosynthese functie van suikerbieten- en maisbladeren blijkt al dat de maximum fotosynthese afhangt van de plantensoort. Onderzoekingen hebben uitgewezen dat niet alleen bij bladeren van mais, maar ook bij die van suikerriet en vele tropische grassen de fotosynthese blijft toenemen met de lichtintensiteit. Bladeren van de overige granen, van aardappelen en vele andere gewassen hebben fotosynthese functies die op die van bietenbladeren lijken. De bladeren met de eerder afvlakkende fotosynthese functie hebben ook een lagere optimum temperatuur (figuur 3.1).

peratuur
mum

bemesting

Het CO_2 gehalte van de lucht is 250 - 300 ppm, zodat de fotosynthese van planten verhoogd zou kunnen worden door CO_2 bemesting. In de open lucht is dit zeer duur, omdat de CO_2 die tussen de bladeren wordt toegediend veel gemakkelijker ontsnapt naar hogere luchtlagen dan via diffusie zijn weg vindt naar de chloroplasten (college meteorologie). Maar in de besloten ruimte van kassen wordt CO_2 bemesting meer en meer toegepast, maar dan alleen gedurende de perioden dat de ramen niet openstaan om het oplopen van de temperatuur te verhinderen.

onlicht

De fotosynthese van bietenbladeren neemt weinig toe met de toename van lichtintensiteit boven $0.8 \text{ Joule cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ (1 Joule is 0.239 gram calorie), maar of deze intensiteit hoog of laag is, hangt van de intensiteit van het zonlicht af. De intensiteit van de straling in de stratosfeer is $8.5 \text{ Joule cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ (diktaat natuurkunde en meteorologie). Zelfs bij een heel heldere hemel wordt een deel van deze straling verstrooid en geabsorbeerd in de atmosfeer, zodat hoogstens $7 \text{ Joule cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ het aardoppervlak bereikt in het geval dat de zon loodrecht aan de hemel staat. Tengevolge van de verstrooiing bereikt 15 procent van deze straling het aardoppervlak in diffuse vorm (blauwe lucht). Met afnemende hoogte van de zon moeten de stralen een langere afstand door de lucht afleggen, zodat minder straling op het aardoppervlak arriveert. De intensiteit van de straling op een horizontaal oppervlak neemt daarenboven af, omdat de hoek van inval kleiner wordt. (Maak een tekening van de situatie).

absorptie en
verstrooiing in
atmosfeer

Het verband tussen hoogte van de zon en straling, dat het uiteindelijke gevolg is, wordt weergegeven door curve 1 in figuur 3.3. De hoeveelheden die als direkt en diffuse straling aankomen worden weergegeven door de curven 2 en 3. De stralingsintensiteiten gelden voor zeer helder weer. Over het algemeen is er zoveel waterdamp en stof in de lucht dat de straling op normale heldere dagen 15 procent lager is. Wolken absorberen en reflecteren een groot deel van de straling en op de dagen met een gesloten wolkendek kan de straling zo laag zijn als weergegeven wordt door curve 4.

wolking

De straling van de zon is niet alle van dezelfde kwaliteit. Ongeveer 50 procent is zichtbare en de andere 50 procent is warmte (infrarode) straling (collegediktaat natuurkunde). Een zwart oppervlak wordt door beide soorten straling verwarmd, maar alleen zichtbare straling - het licht - stelt de plant in staat fotosynthese te bedrijven. Het is deze lichtenergie die we verder zullen beschouwen.

zichtbare en
warmtestraling

het bladerdek

Een heel eenvoudig bladerdek bestaat uit grote, horizontale bladeren (figuur 3.4). De bovenste laag is op een heldere dag met de zon onder een hoek van 45 graden blootgesteld aan een lichtintensiteit van ongeveer $2.5 \text{ Joule cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ en produceert, in het geval van bietenblad, suikers met een snelheid van $18 \text{ kg CH}_2\text{O ha}^{-1} \text{ uur}^{-1}$. Deze eerste laag laat ongeveer 15 procent licht door, zodat de tweede laag een hoeveelheid licht van $0.38 \text{ Joule cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ ontvangt en een fotosynthese geeft van $11 \text{ kg CH}_2\text{O ha}^{-1}$.

uur⁻¹. De volgende laag ontvangt slechts 0.04 Joule cm⁻² min⁻¹, zodat de fotosynthese verwaarloosbaar is. De totale fotosynthese van dit "theoretische" bladerdek met een relatief bladoppervlak van 3 (dit is met een bladoppervlak gelijk aan 3 maal het grondoppervlak) is dus 30 kg CH₂O ha⁻¹ uur⁻¹ onder deze omstandigheden.

Een bladerdek bestaat echter niet uit grote, horizontale bladeren, maar uit kleine bladeren die allerlei hoeken ten opzichte van het grondoppervlak maken. Een dergelijk bladerdek met een relatief bladoppervlak van 2 is schematisch voorgesteld in figuur 3.5, waar op de linkerzijde staat aangegeven hoe het licht uit de verticale richting over de bladeren verdeeld wordt. Blijkbaar moet het relatieve bladoppervlak veel groter dan 1 zijn om alle licht te onderscheppen. Hierdoor wordt het licht veel beter over de bladeren gedistribueerd dan in het geval van horizontale bladeren. Daarenboven blijkt dat 30 procent van het licht dat op een blad aankomt niet geabsorbeerd wordt, maar in alle richtingen verstrooid en dit leidt ook weer tot een betere distributie van het licht, evenals de omstandigheid dat een deel van het licht niet direkt van de zon komt, maar reeds in diffuse vorm het bladerdek bereikt. Deze betere verdeling van het licht heeft een grotere efficiëntie van het bladerdek tot gevolg, omdat de fotosynthese van afzonderlijke bladeren minder dan evenredig toeneemt met de lichtintensiteit (figuur 3.1).

De verdeling van het licht over de afzonderlijke bladeren hangt dus af van het bladoppervlak, de reflectie en transmissie (verstrooiing), de gewasarchitectuur of de positie van de bladeren ten opzichte van de grond en elkaar, de hoogte van de zon en de graad van bevolking. Deze factoren zijn alle meetbaar en met behulp van rekenmachines kan de invloed op de lichtverdeling vastgesteld worden, waarna met behulp van een aangenomen fotosynthese functie voor de afzonderlijke bladeren het mogelijk is de fotosynthese van het bladerdek te berekenen. Deze berekeningen worden ongetwijfeld gecompliceerd door het verschijnsel dat de fotosynthese van de bladeren af kan hangen van de leeftijd en dat bij sommige plantensoorten (beuk wel, berk niet) in het licht bladeren met een andere fotosynthese functie gevormd worden dan in de schaduw.

lectie en
transmissie

Enkele berekeningen en metingen van de reflectie en transmissie van licht in een gewas van mais en tamme kastanje zijn weergegeven in de figuren 3.6 en 3.7. Het blijkt dat in beide gevallen de relatieve bladhoeveelheid meer dan 5 moet zijn om vrijwel alle licht te onderscheppen. In figuur 3.8, die voor gras geldt, is te zien dat de fotosynthese blijft toenemen met toenemend bladoppervlak zolang de relatieve bladoppervlakte kleiner dan 5 is. Bladeren onderin een dergelijk gesloten gewas dragen dus vrijwel niet aan de fotosynthese bij en worden vaak door de plant afgestoten. In bossen worden zij dus niet gevormd, omdat takken in diepe schaduw ook afgestoten worden; een verschijnsel dat mede bijdraagt tot het verschil in aanzien van alleenstaande bomen en bomen in bossen.

(Ga met behulp van figuur 3.8 na wat de consequentie is voor de fotosynthese van een gewas oppervlak wanneer 20 procent wordt weggegeten door insecten en wanneer 20 procent zwart wordt van schimmel bij een relatieve bladhoeveelheid van 2 en van 10.)

potentiële
fotosynthese

De potentiële fotosynthese van een gewas is de berekende fotosynthese voor een relatief bladoppervlak waarbij alle licht onderschept wordt (dus groter dan 5), bij de veronderstelling dat alle bladeren van het gewas optimaal fungeren. De potentiële fotosynthese van een gewas hangt dus af van de plantensoorten waaruit het gewas bestaat en van de stralingsomstandigheden. De werkelijke fotosynthese is veelal kleiner omdat sommige bladeren niet gezond of te oud zijn, een tekort hebben aan voedingsstoffen, omdat de watervoorziening te wensen over kan laten of de temperatuur van het optimum afwijkt en een deel van het licht opgevangen wordt door takken of ander niet assimilerend weefsel.

invloed zons-
hoogte en
bewolkingsgraad

potentiële

De potentiële fotosynthese van een bietengewas is weergegeven in figuur 3.9 in afhankelijkheid van de hoogte van de zon en van de bewolkingstoestand. De maximale fotosynthese is $60 \text{ kg CH}_2\text{O ha}^{-1} \text{ hr}^{-1}$, wat aanmerkelijk hoger is dan het maximum van 18 voor een bietenblad en het maximum van 30 voor een gewas met horizontale bladeren. De lichtintensiteit op bewolkte dagen bedraagt ongeveer 20 procent van die op heel heldere dagen, maar het blijkt dat de fotosynthese ten gevolge van de bewolking maar 50 procent terugloopt. De relatieve hoge fotosynthese op bewolkte dagen is een gevolg van de betere verdeling van het diffuse licht over de bladeren.

Het dagelijkse verloop van de zon kan berekend worden voor elk uur van de dag, voor elke breedtegraad en elk tijdstip van het jaar en de bewolgingsgraad kan gemeten worden. Het is daarom mogelijk het dagelijks totaal van de potentiële fotosynthese te schatten. De resultaten van een dergelijke berekening zijn weer gegeven in figuur 3.10 voor Nederland (52° N.B.), samen met het dagelijks totaal van de zichtbare straling.

dagelijkse
waarden

De potentiële fotosynthese in juni in Nederland is $375 \text{ kg CH}_2\text{O ha}^{-1} \text{ dag}^{-1}$, hetgeen overeenkomt met $375 \times 10^3 \times 1.8 \times 10^4 \text{ Joule ha}^{-1} \text{ dag}^{-1}$ (1 g CH_2O bevat ongeveer 1.8×10^4 Joule of 4.3 kilocal.). De lichtenergie die ontvangen wordt bedraagt ongeveer $8.6 \times 10^{10} \text{ Joule ha}^{-1} \text{ dag}^{-1}$, zodat de efficiëntie van de fotosynthese van het gewas 7.8 procent is. De efficiëntie in de winter blijkt 11 procent te zijn (waarom is deze hoger?). Het blijkt dat de turbulentie van de atmosfeer groot genoeg is om alle CO_2 , die voor deze fotosynthese nodig is, aan te voeren uit hogere luchtlagen.

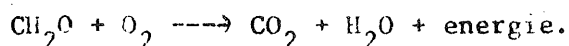
efficiëntie

De potentiële fotosynthese in de 6 wintermaanden kan alleen in kassen bereikt worden omdat buiten de temperatuur voor alle gewassen dan sub-optimaal is. Dit is natuurlijk niet het geval in de tropen, waar de jaarlijkse gang trouwens twee-toppig is, omdat de zon tweemaal per jaar de evenaar passeert. (Bestudeer nog eens de eerste bladzijden van uw atlas, waar ingegaan wordt op de oorzaak van de jaargetijden).

De dagelijkse potentiële fotosynthese in geval van helder en bewolkt weer en het dagelijks lichttotaal bij helder weer in afhankelijkheid van breedtegraad en maand van het jaar zijn in figuur 3.11 samengevat.

4. Respiratie

De suikers die tengevolge van het fotosynthese proces ontstaan zijn, zijn doorgaans geen eindprodukt, maar worden gebruikt voor de bouw van nieuw plantmateriaal. Deze bouw en het onderhoud van het reeds aanwezige materiaal kost energie, die verkregen wordt uit de ademhaling:



Hoe deze ademhaling samenhangt met de hoeveelheid plantmateriaal (hier uitgedrukt in relatief bladoppervlak) en de fotosynthese is weergegeven in figuur 4.1 voor ondergrondse klaver (dit is klaver die de vruchtjes na de bloei onder de grond werkt).

Netto-fotosynthese

Het verschil tussen (bruto) fotosynthese en respiratie wordt de netto fotosynthese genoemd en het is deze hoeveelheid die uiteindelijk bijdraagt tot de gewichtstoename van het gewas.

Stoffen van synthese

Voor het bouwen van celbestanddelen zoals eiwitten, vetten en cellulose worden de C-ketens van de suikers gesplitst en samengevoegd, in andere verhoudingen voorzien van waterstof en zuurstof en kunnen elementen als stikstof (N) en zwavel (S) geïncorporeerd worden. De hiervoor benodigde energie wordt geleverd door de ademhaling.

Al deze verschijnselen maken dat de vorming van de bovengenoemde structurele celbestanddelen gepaard gaat met gewichtsveranderingen. Deze gewichtsveranderingen kunnen min of meer berekend worden uit de nog steeds onvolledige kennis van de biochemische processen en somtijds ook direct gemeten worden. Onze huidige kennis op dit gebied (die snel verandert) is vereenvoudigd samengevat in figuur 4.2. De structuurformules van enkele hierbij een rol spelende verbindingen zijn weergegeven in figuur 4.3.

Hierbij is aangenomen dat glucose ($C_6H_{12}O_6$) het produkt van de fotosynthese is. De omzetting hiervan in vet gaat met een groot gewichtsverlies gepaard, omdat vet meer gereduceerd is (dat wil zeggen naar verhouding veel minder zuurstof-atomen bevat) en omdat bij de vorming nogal wat C als CO_2 verdwijnt. In de figuur is af te lezen dat 1 gram glucose slechts 0.37 gram vet oplevert. Dit is een van de redenen dat de zaadopbrengst van vethoudende gewassen zoals koolzaad veelal minder dan de helft is dan van een graangewas, ofschoon de groeitijd niet veel verschilt.

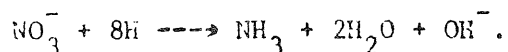
Het voordeel van vetrijke zaden is natuurlijk dat veel energie in een klein gewicht is opgeslagen. Er is echter ook een groot nadeel. Evenals het energie kost om van Wageningen naar Amsterdam te rijden en weer terug, kost het energie om van vet weer suikers te maken, zoals bij de kieming van zaden gebeurt. Gemeten in gewicht blijkt dat weliswaar 1 gram vet weer 1,6 gram suiker oplevert, maar de weg van suiker naar vet en weer terug naar suiker maakt dat van de oorspronkelijke 1 gram suiker slechts 0,37 x

1,6 = 0,59 gram overblijft. De tijdelijke opslag van reserves (waarom altijd tijdelijk?) is veel goedkoper in de vorm van zetmeel. In dat geval komt van de oorspronkelijke 1 gram suiker weer $0,91 \times 1,05 = 0,94$ gram terug. Het transport van organische stof tussen organen vindt nooit plaats in de vorm van vet.

Bij de vorming van cellulose, dat een voornaam bestanddeel uitmaakt van celwanden, hout en dergelijke, gaat maar 10 procent van het gewicht verloren. Deze stof kan in de plant niet weer afgebroken worden tot suikers.

De vorming van eiwitten uit aminozuren (college organische scheikunde) gaat met weinig gewichtsverlies gepaard en bij hydrolyse en hersynthese van het eiwit gaat slechts 6 procent ($1 - 0,8 \times 1,16$) van het gewicht verloren, om de energie voor de synthese te leveren.

De vorming van aminozuren uit glucose gaat met een belangrijk gewichtsverlies gepaard. Wanneer de stikstof als ammoniak (NH_3) beschikbaar is, blijkt 1 gram cellulose 0,72 gram aminozuren op te leveren. In de regel wordt de stikstof echter als NO_3^- opgenomen en in dat geval is betrekkelijk veel energie nodig voor de reductie van nitraat tot ammoniak, volgens:



Het gevolg hiervan is dat 1 gram glucose in dit geval slechts 0,49 gram aminozuur oplevert.

Tenslotte moet opgemerkt worden dat de energie uit 1 gram glucose het mogelijk maakt dat circa 10 gram mineralen worden opgenomen.

Het resultaat van dit alles is, dat 1 gram fotosynthese producten in de vorm van suikers, voldoende is voor de vorming van 0,7 gram plant materiaal, bestaande uit 25% eiwit, 55% cellulose, 6% vet, 6% suiker en 3% mineralen. Zaden van granen, hout van bomen, knollen van aardappelen bestaan echter voor een groot deel uit zetmeel of cellulose-achtige bestanddelen, zodat de gewichtsefficiëntie bij de vorming hoger is. Het is al gezegd dat de gewichtsefficiëntie van de vorming van vetrijke zaden veel lager is.

houds-
aling

De ademhaling voor het onderhoud van levend plant materiaal hangt nauw samen met het eiwitgehalte en de temperatuur. Vooral de eiwitten die nauw bij de synthese processen betrokken zijn (enzymen) hebben een levensduur in de orde van dagen en moeten dus doorlopend weer opgebouwd worden. Bij temperaturen van ongeveer 20°C kost het onderhoud van een hoeveelheid plant materiaal die 1 kg eiwit bevat, ongeveer 0.05 - 0.10 kg suiker per dag, maar dit bedrag kan bij een 10° hogere temperatuur wel tweemaal groter zijn.

voorbeeld

(Ten tijde van het inscharen van vee staat er per ha ongeveer 3000 kg droog gewicht gras dat groeit met een eiwitgehalte van 20 procent. De bruto-fotosynthese bedraagt $300 \text{ kg CH}_2\text{O ha}^{-1} \text{ dag}^{-1}$ en de temperatuur is ongeveer 20°C . Maak een schatting van de groeisnelheid van dit gewas.)

5. Potentiële groeisnelheden

eisnelheden

Als vuistregel kunnen we aannemen dat gedurende het groeiseizoen ongeveer 40 procent van de bruto-fotosynthese weer verloren gaat aan synthese processen en onderhoud. Wanneer de potentiële fotosynthese in de zomer $300 - 375 \text{ kg ha}^{-1} \text{ dag}^{-1}$ (figuur 3.10) is, zoals bij bieten in Nederland, volgt hieruit een groeisnelheid van ongeveer $200 \text{ kg per ha}^{-1} \text{ dag}^{-1}$. Berekeningen voor andere gewassen leveren ongeveer hetzelfde resultaat op, zelfs voor mais, omdat de in principe gunstige fotosynthese in Nederland teniet gedaan wordt door sub-optimale temperaturen (figuur 3.1).

Uit figuur 5.1 blijkt dat onder gunstige omstandigheden met de meeste gewassen deze berekende groeisnelheid in Nederland inderdaad bereikt worden; dit afgezien van een aanloopperiode waarin het gewas nog geen gesloten bladerdek heeft bereikt en afgezien van de rijpingsfase waarin we te maken hebben met teveel oude en niet goed functionerende bladeren.

De grootte van de produktie van een gewas hangt dus ten nauwste samen met de lengte van de periode dat een groen en goed functionerend gewasoppervlak gehandhaafd kan worden. Bieten en aardappelen brengen veel meer droge stof op dan granen, niet

olijke
duktie

omdat zij zo efficiënt zijn, maar omdat hun groeiperiode zo lang is. Algen, het gewas waarmee dit college begonnen is, blijken niet efficiënter te zijn dan landbouwgewassen. De totale drogestof produktie van een gewas dat van mei tot september een gesloten bladerdek heeft, zou volgens deze berekeningen 20.000 - 25.000 kg droge stof ha^{-1} bedragen en deze hoeveelheid kan niet alleen met aardappelen bereikt worden, maar ook met zulke uiteenlopende gewassen als populieren en gras.

Wat dit laatste gewas betreft is het bekend dat deze opbrengsten al 120 jaar geleden in Engeland behaald werden in proeven waarbij Italiaans raaigras geregeld gemaaid werd en na elke snede ruim voorzien werd met een mengsel van paardenurine en water door middel van een Londense sproeiwagen.

Suikerriet, een tropisch en subtropisch gewas, staat langer dan een jaar op het veld als een gesloten groen gewas. Daarenboven vertonen de bladeren een fotosynthese functie die meer met die van mais dan van bieten (figuur 3.1) overeenkomt. Het is dan ook niet verwonderlijk dat onder gunstige omstandigheden voor dit gewas (voor de oorlog in Indonesië) jaarlijkse produkties van 75.000 kg/ha zijn bereikt, waarvan dan 30% in de vorm van suiker, opgeslagen in de stengel.

6. Water

temperatuur,
verdamping en
regenval op
aarde

Voordat iets gezegd wordt over het waterverbruik van gewassen, is het illustratief een schatting te maken van de gemiddelde temperatuur, verdamping en regenval op aarde. De hoeveelheid straling die de aarde te allen tijde van de zon af bereikt, is gelijk aan $8.5 \text{ Joule cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ (de zonne-constante, hoofdstuk 3) maal de oppervlakte van de doorsnede van de aarde. De oppervlakte van de aarde is 4 maal die van zijn doorsnede ($4\pi r^2$ en πr^2), zodat de gemiddelde straling $2.1 \text{ Joule cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ bedraagt. Nu is bekend dat de aarde gemiddeld niet van temperatuur verandert en dit kan natuurlijk alleen wanneer het verlies door warmtestraling naar de ruimte gelijk is aan de inkomende straling van de zon.

straling

Volgens de Wet van Stefan Boltmann (college natuurkunde) is deze uitstraling in $\text{Joule cm}^{-2} \text{min}^{-1}$ gelijk aan 3.4×10^{-10} maal de absolute temperatuur tot de 4e macht, zodat de gemiddelde temperatuur van de aarde circa 7°C moet bedragen. Uit de atlas (figuur 6.1) en uit ervaring blijkt dat dit geen slechte schatting is.

Met enige overdrijving naar beide kanten (vergelijk figuur 3.3) is te stellen dat daar waar het weer helder is, $2.1 \text{ Joule cm}^{-2} \text{min}^{-1}$ het aardoppervlak bereikt en daar waar bewolkt weer heerst, een verwaarloosbare fractie instraalt (al kunnen we er goed bij zien).

warming lucht

Wanneer deze ingestraalde energie door een droog oppervlak geabsorbeerd wordt, is deze vrijwel in zijn geheel ter beschikking voor het verwarmen van de er langs strijkende lucht. Voor de verwarming van 1 grammol of 22.7 liter langsstrijkende lucht met 1 graad, is een hoeveelheid warmte nodig van 29 Joule (college natuurkunde).

mping van

Wanneer de ingestraalde energie echter op een nat oppervlak valt (zee, plantendek, enz.) wordt de lucht niet alleen verwarmd, maar neemt ook vocht op. Uit de natuurkunde is weer bekend dat de lucht 0.52 g/m^3 meer waterdamp kan bevatten bij een temperatuurstijging van 7 tot 8 graden. Dit komt neer op 1.18×10^{-2} gram water per grammol lucht per graad (college natuurkunde). De verdampingswarmte van water bedraagt 2.4×10^3 Joule per gram, zodat voor de verdamping van deze hoeveelheid 28 Joule nodig zijn.

ling van
ie

Ruwweg kan dus gezegd worden dat de helft van de inkomende energie gebruikt zal worden voor de verwarming van lucht en de andere helft voor verdamping van water. Bij voortdurend helder weer zou de verdamping van natte oppervlakken dus gemiddeld ongeveer $(1/2) \times 2.1 \times 60 \times 24 \times 365 / (2.4 \times 10^3) = 225 \text{ cm}$ per jaar bedragen. Omdat alle water dat verdampt bij heldere hemel weer uit moet regenen bij bewolkte hemel, is het zonder enige verdere kennis van de meteorologische verschijnselen niet onredelijk om te veronderstellen dat de aarde voor de helft bewolkt is, zodat verdamping en neerslag beide ongeveer 110 cm per jaar bedragen, gemiddeld over de gehele aarde.

mping =
val

Een vergelijking met de regenkaart in de atlas (figuur 6.2) laat zien dat ook deze schatting niet onredelijk is.

ongelijke verdeling
van regenval

Door het bestaan van jaargetijden en de ongelijke verdeling van de water- en landmassa over de aarde, zijn regenval en verdamping nogal ongelijk verdeeld, en noodzakelijkerwijs in een min of meer tegengesteld patroon. In de landbouw hebben we dus altijd te maken óf met wateroverlast óf met een tekort aan water. Dat de tekorten hierbij overheersen is een direkt gevolg van de omstandigheden dat het land droger is dan de zee en gewassen verbouwd worden in de tijd dat er veel zon is.

verdamping
gewasoppervlak

Een goed van water voorzien gewasoppervlak verdampt ongeveer evenveel als een wateroppervlak. Immers, wil de fotosynthese voortgang vinden, dan moeten de huidmondjes van de bladeren openstaan (figuur 2.3) en door deze openstaande huidmondjes verdwijnt dan noodzakelijkerwijs de waterdamp.

Nauwkeuriger beschouwingen en metingen laten zien dat de verdeling van de ingestraalde energie over reflectie, direkt uitstralende warmte, verwarming van lucht en verdamping van water, afhangt van factoren als windsnelheid, temperatuur, luchtvochtigheid, bewolkingsgraad, structuur van het gewas en meer van deze zaken, maar dat het niet onredelijk is aan te nemen dat circa 70 procent van de bruto instraling ten koste gelegd wordt aan verdamping.

Uit figuur 3.10 is af te lezen dat de gemiddelde, totale globale straling in de zomermaanden in Nederland ongeveer $2 \times 730 \text{ Joule cm}^{-2} \text{ dag}^{-1}$ bedraagt (waar komt de 2 vandaan?), zodat de verdampingssnelheid ongeveer $10 \times 0.7 \times 1460/2400 = 4 \text{ mm}$ water per dag bedraagt. Gedurende de vier zomermaanden komt dit neer op een 500 mm. Wanneer de regenval gedurende deze periode ongeveer 300 mm bedraagt, moet de grond in staat zijn ongeveer 200 mm water van de winterregens vast te houden in een doorwortelde laag van ongeveer een meter, wil er in de zomer geen watergebrek optreden. Dit is mogelijk op een klei of zavel grond, maar niet op een zandgrond en evenmin op een door wateroverlast ondoorwortelbare grond (achtergrondcollege bodemkunde). In droge streken ontbreekt niet alleen de regenval, maar is ook de bewolking minder en de instraling dus groter en daar kan de verdamping van een groen gewas wel oplopen tot 10 mm water per dag.

watervoorziening

Wanneer de bladeren van een gewas het verdampte water niet kunnen aanvullen via de wortels uit de grond, sluiten zich de huidmondjes. Als gevolg hiervan kan de waterdamp niet naar buiten diffunderen, maar ook de CO_2 niet naar binnen, zodat met de verdamping ook de fotosynthese terugloopt (figuur 6.3).

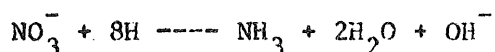
Beheersing van de watervoorziening is niet voor niets één van de voornaamste pijlers waar de landbouw op berust. (Reken nu eens uit hoeveel kg water verbruikt wordt door een gewas bij de produktie van 1 kg plantmateriaal.)

7. Stikstof en mineralen

De groeisnelheid van een gesloten gewas bedraagt ongeveer 200 kg per hectare per dag. Het eiwitgehalte van deze aangroei is, althans in perioden dat veel bladeren en dus veel protoplasma (college plantkunde) gevormd wordt, ongeveer 25 procent, zodat de hoeveelheid stikstof die uit de grond opgenomen dient te worden ongeveer $(0.25/6) \times 200 = 8.5 \text{ kg ha}^{-1} \text{ dag}^{-1}$ bedraagt (waar komt die 6 vandaan?). Althans op bemeste gronden wordt deze stikstof veelal opgenomen in de vorm van NO_3^- . Dit is een negatief ion en omdat gedurende de opname negatieve en positieve ionen niet gescheiden kunnen worden, dient dit gepaard te gaan met de opname van positieve ionen.

De hiervoor in aanmerking komende positieve minerale ionen zijn K^+ , Na^+ , Mg^{++} en Ca^{++} . Om de zaken in eerste instantie niet te ingewikkeld te maken, zullen we veronderstellen dat de opname van NO_3^- gepaard gaat met de opname van een kation X zonder ons uit te laten over de soort. Het XNO_3 dat zo in de plant komt, blijkt met de waterstroom door het xyleem naar de bladeren getransporteerd te worden.

Daar aangekomen wordt de stikstof uit de NO_3^- geïncorporeerd in de aminozuren (figuur 4.3). Dit gebeurt in de gereduceerde vorm, zodat eerst de reductie reactie:



moet plaatsvinden. De hierbij gevormde NH_3 vindt verder zijn weg in de aminozuren en de K^+ die met de NO_3^- naar het blad gekomen is, gaat verder met de OH^- .

Eerst wordt met de altijd aanwezige CO_2 in het blad het basische zout X^+HCO_3^- gevormd. (Wat is een basisch zout?) Nu kunnen eiwitten hun functie slecht vervullen in een basisch milieu, zodat het niet verwonderlijk is dat het basische anion HCO_3^- weer verder omgezet wordt in de meer neutrale organische anionen (figuur 7.1) en uiteindelijk in zouten die we voor kunnen stellen door X^+OA^- . Deze worden in het blad gevormd in hoeveelheden die overeenkomen met de hoeveelheden NO_3^- die gereduceerd worden. Bij bieten, spinazie, boekweit, aardappelen blijven deze organische zouten alle in de plant achter, zoals voor een geval geïllustreerd is in figuur 7.2, waar het N-gehalte (exclusief NO_3^-) en het organische zoutgehalte van een goed gevoede bietenplant is weergegeven. (Beredeneer zelf waarom het voor een goede vergelijking nodig is de hoeveelheden uit te drukken in gram-atomen en equivalenten en niet in grammen.)

Een plant van dit type die 3 procent stikstof bevat, bevat dus ook (30/14) equivalenten organische anionen en de daarmee samenhangende minerale kationen per kg droge stof (wat stelt die 14 voor?). De samenstelling van dit kationenpakket hangt erg af van de wijze van voeding, maar bij goed gevoede planten bestaat wel 75 procent uit het gemakkelijk transporteerbare kali K^+ . Het kali-gehalte van een plant met 3 procent stikstof is dan ongeveer 6% (reken dit uit). hetgeen betekent dat bij een aangroei van $200 \text{ kg ha}^{-1}\text{dag}^{-1}$ circa $12 \text{ kg K ha}^{-1}\text{dag}^{-1}$ moet worden opgenomen, samen met de $6 \text{ kg N ha}^{-1}\text{dag}^{-1}$.

De overige kationen die opgenomen worden zijn vooral Ca^{++} en Mg^{++} . Hier wordt niet nader op ingegaan, omdat op gronden waarvan de zuurgraad (achtergrondcollege bodemkunde) in orde is, deze veelal in voldoende mate beschikbaar zijn.

Het bovenstaande geldt voor gewassen die alle organische anionen achterhouden. Veel andere gewassen, zoals bijvoorbeeld grassen, granen en populieren, sturen een deel van de in het blad gevormde organische anionen door het phloem samen met het positieve ion K^+ naar de wortels, waar de organische anionen weer omgezet worden in HCO_3^- . Het blijkt dat dan de wortels in staat zijn het NO_3^- op te nemen in gezelschap van het positieve waterstof ion. Ergens in de wortel gaat dan deze K^+ met de HCO_3^- over in water en CO_2 , zodat de K^+ die van boven gekomen is weer beschikbaar is om met de NO_3^- uit de grond naar het blad te verhuizen. Deze postbode-

functie van het kali-ion, die nog eens geïllustreerd is in figuur 7.3, maakt dat dit ion zo'n belangrijke plaats inneemt bij de plantenvoeding.

In dit type plant is het organische anion en K-gehalte, uitgedrukt in equivalenten, bij goede voeding ongeveer 1/3 van het stikstofgehalte (tabel 7.1), zodat door een gewas niet circa 12 kg K, maar 4 kg K ha⁻¹dag⁻¹ opgenomen wordt, samen met de 6 kg N ha⁻¹dag⁻¹. Niettemin zijn dit nog heel grote hoeveelheden. Bij een produktie van 20.000 kg droog gras/ha in een seizoen, wat mogelijk is, komt dit neer op een 600 kg zuivere N en een 400 kg zuivere K per hectare.

Het fosfaat speelt een belangrijke rol bij de energie-overdracht bij respiratie en synthese processen in de plant (college plantkunde) en wordt niet voorgoed vastgelegd bij gebruik. De plant kan dus met weinig fosfaat ionen, circa 160 meq H₂PO₄⁻ per kg eiwitrijke droge stof, volstaan. Dit betekent dat de opnamesnelheid van een goed groeiend gewas circa 1 kg P ha⁻¹dag⁻¹ bedraagt. Dit lijkt laag, maar is in werkelijkheid hoog, omdat gronden van nature weinig fosfaten bevatten en gegeven fosfaten gemakkelijk in voor planten onoplosbare vorm worden vastgelegd (achtergrondcollege bodemkunde).

Op veel gronden die nooit bemest zijn en waarvan elk jaar de oogst verwijderd wordt, komt per jaar niet meer voedingsstoffen vrij dan door een goed groeiend gewas in circa drie dagen zouden worden opgenomen. De kali en fosfaat komen hierbij vrij uit verdere verwerking van de grond en de stikstof komt mee met de regen (NO₃⁻, gevormd tijdens onweer) of wordt gevormd door stikstofbindende micro-organismen (achtergrondcollege bodemkunde).

Er zijn twee redenen aan te geven waarom gewassen bij een dergelijke slechte voedingstoestand toch meer opbrengen dan 600 kg ha⁻¹jaar⁻¹. In de eerste plaats blijkt dat de voeding van jonge, groeiende delen niet alleen via de wortel plaatsvindt, maar ook door het onttrekken van voedingselementen uit de oudere delen, een verschijnsel dat zichzelf manifesteert door zogenaamde gebreksverschijnselen in de oudere delen van de plant. In de tweede plaats is de samenstelling van een plant niet hetzelfde bij elke voedingstoestand. Bladeren blijken nog te kunnen functioneren, alhoewel slechter, bij een eiwitgehalte dat twee

en soms driemaal lager is dan het gehalte bij goede voeding en bij een overeenkomstige verlaging van de gehalten van de andere mineralen. Daarnaast kan de plant zich meer toeleggen op het vormen van koolhydraat, vetrijke en cellulose-rijke organen.

Het resultaat van dit alles is dat onder arme omstandigheden met dezelfde voeding ruwweg driemaal meer geproduceerd kan worden dan onder rijke omstandigheden, zodat uiteindelijk toch wel gewasopbrengsten van een kleine 2000 kg/ha tot stand kunnen komen onder omstandigheden waar niet bemest wordt.

Een graangewas, dat ook nog voor meer dan de helft uit stro bestaat, brengt dan niet meer op dan een 800 kg zaad/ha. En van deze 800 kg zaad is dan nog maar 600 kg beschikbaar voor consumptie, omdat de boer in elk geval verplicht is 200 kg zaad per hectare te bewaren voor het volgende jaar. Rekening houdend met 20 procent verliezen, vertegenwoordigt deze 600 kg zaad ongeveer $0.8 \times 600 \times 1000 \times 1.8 \times 10^4 = 8.5 \times 10^9$ Joule (wat betekent deze 1.8×10^4 ?) en is net voldoende om twee personen te voeden. Ruwweg gezegd, juist dat aantal personen en/of trekdieren die onder primitieve omstandigheden nodig zijn om al het werk te verrichten.

Dat een dergelijke schatting van opbrengsten redelijke uitkomsten geeft, blijkt wel uit de slechte landbouwkundige toestand in de vroege Middeleeuwen. Zo konden kanunniken van het kapittel St. Symphorien in Antvar met hun vijftienen en enig dienstpersoneel ternauwernood rondkomen van het overschot van 100 hoeven.

8. Landbouwsystemen

De hier genoemde wijze van akkerbouw, waarbij de voorziening met voedingsstoffen voornamelijk afhangt van wat elk jaar beschikbaar komt uit natuurlijke bronnen en waarbij elk jaar dus graanoogsten bereikt worden die ruim onder de 1000 kg zaad/ha liggen, vindt nog in veel gebieden toepassing. Daarnaast zijn echter methoden ontwikkeld die erop gericht zijn de voedingsstoffen zoveel mogelijk in roulatie te houden en op een klein oppervlak te concentreren.

overschot in
Middeleeuwen

agstelsel

Het Middeleeuwse drieslagstelsel, waarbij twee graanjaren gevolgd werden door een braakjaar en de mest van het op het braakland, op de marginale gronden en in de bossen gehouden vee gebruikt werd op het eerste gewas na de braak, is een voorbeeld. In de loop van de eeuwen is dit drieslagstelsel in sommige delen van Europa uitgegroeid tot een vruchtwisselingsstelsel dat bekend staat als de "Vlaamse methode".

se methode

Hierbij bleef het houden van vee op marginale gronden centraal staan, al wisselde de verhouding tussen akkerbouwgronden en "marginale" gronden wel met de verhouding tussen de prijzen van vlees en graan. Ook werd veel stadsvuil aangekocht (Groningen, veenkoloniën). Daarbij werden echter de jaren met graan of handelsgewassen niet meer afgewisseld met braakjaren, maar met groenvoedergewassen of hakvruchten. De groenvoedergewassen bestonden ten dele uit knollen en dergelijke, maar ook uit vlinderbloemigen, waarvan we nu weten dat zij samenleven met bacteriën die stikstof uit de lucht kunnen omzetten in een opneembare vorm (NH_3). Deze groenvoedergewassen werden natuurlijk weer gevoerd aan het vee, waarna de mest aan de graan- en andere geldopbrengende gewassen ten goede kwam. In tegenstelling tot andere gewassen in de oorspronkelijke braakjaren, bleven aardappelen en voederbieten (de hakvruchten) het mogelijk maken de onkruiden te bestrijden.

voeder-
sen

uchten

De aardappel heeft hierbij het belangrijke voordeel dat de knol goed eetbaar en redelijk bewaarbaar is en dat van de totale droge stof produktie niet 40%, zoals bij granen, maar wel 80% eetbaar is. Het nadeel van de aardappel was niet zozeer de geringe voedingswaarde (dat valt nogal mee), maar de geringe oogstzekerheid in vergelijking met granen, zoals door catastrofes in de 19e eeuw gebleken is (aardappelziekte, Ierland.).

Door deze "Vlaamse methode" of allerlei door plaatselijke omstandigheden bepaalde varianten, werden op goede gronden wel opbrengsten van meer dan 3000 kg graan per hectare gehaald. Dit was echter meer uitzondering dan regel, zoals blijkt uit figuur 8.1, waar gemiddelde tarwe-opbrengsten sinds 1800 zijn weergegeven.

g

In 1840 verzamelde Liebig alle bewijzen dat de plant slechts water en mineralen via de wortels opneemt en dat organische bemesting als zodanig niet van belang is voor de voeding van planten. Dit en natuurlijk de stijgende, koopkrachtige vraag

nstmest

naar landbouwprodukten leidde tot op grote schaal winnen van anorganische meststoffen en de bouw van stikstofbindingsbedrijven. De spectaculaire opbrengststijging sinds 1870 hangt nauw samen met de grootte van de produktie van fosfaat, kali en stikstof in de kunstmestfabrieken. Dat deze stijging in kunststofgebruik gedurende de laatste 15 jaar nog wel voortgaat in Nederland, maar nog vooral betrekking heeft op stikstof, is geïllustreerd in figuur 8.2

In India waar slechts gemiddeld 10 kg/ha N, P en K in de vorm van kunstmest beschikbaar zijn, is de paddi (natte rijst)-oogst nog op het niveau van de graanoogsten in West Europa 100 jaar geleden (figuur 8.3). Een goede voorziening met kunstmeststoffen en prijsverhoudingen tussen landbouwprodukt en kunstmest die de toepassing ervan rendabel maken, zijn en blijven een noodzakelijke voorwaarde voor verhoging van produktie. Figuur 8.4 laat zien dat het hier nog vaak aan schort.

zwerfbouw

Meer dan 200 miljoen mensen die een oppervlakte van 30 miljoen km² in de tropen dun bevolken, verkrijgen hun voedsel door middel van zwerfbouw (ladang bouw, shifting cultivation). Deze 6 procent van de bevolking neemt meer dan 30 procent van de bebouwbare oppervlakte van de wereld in beslag. Deze landbouwmethode, die zoveel grond in beslag neemt en zo weinig mensen voedt, komt er op neer dat een perceel land voor een paar jaar bebouwd wordt en daarna voor tien jaar of meer aan zichzelf wordt overgelaten ter herstel van de natuurlijke vruchtbaarheid.

Hoe dit in zijn werk gaat is levendig beschreven door Nye en Greenland in hun boekje "The soil under shifting cultivation" (verkort):

"The first sight of native subsistence farming in the semi-deciduous forest region, e.g. in Ghana, presents an appearance of bewildering confusion. There are no clear boundaries, individual fields can scarcely be discerned, and while some patches of land are definitely under crops, and others are under a thick regrowth of forest, there is a middle group in which perennial crops survive amidst a regrowth of forest which is gradually choking them. Some patches of land carry only one kind of crop, yet others appear to carry a mixture of up to half-dozen kinds in a seemingly haphazard arrangement. A pattern emerges from this higgledy-piggledy confusion if one

follows the history of a single plot of land over a number of years. The story begins with a piece of forest of about one acre which a farmer has been allotted by his tribal chief for clearing. During the dry season he cuts down the lianes and small trees with a cutlass and the middle-sized trees with an axe, leaving only a few trees with a diameter exceeding about 2 feet that furnish a light irregular shade. When the mass of vegetation is dry he burns it, and the ash is left on the surface. As soon as the rains break he plants maize with a digging stick into the rich layer of friable humic porous topsoil, which has been developed under the forest fallow. He does not disturb the soil between the planting holes, since he weeds the young crop by slashing with a cutlass. During this period much of the surface of the soil lies bare to the tempestuous early rains, which shatter the crumbs and casts on the surface and may float away ash in the surface run-off. During the growth of the first crop, or shortly after it has been harvested, the farmer plants cassava and, as a rule, other long-growing starchy crops. Small patches of land may be reserved for vegetable crops usually managed by the women. The crops grow well ahead of the weeds, and by the end of the rainy season the land is well covered with vegetation. During the next year some will be harvested, while the remainder is left to grow further into a third or fourth year to be harvested as needed, or abandoned to the regrowth of forest. Thus after the first year the land has always a cover of vegetation. The developing "Bush" springs from the stumps and large roots left after clearing the previous fallow, and from germination of seeds already lying in the soil or carried in from adjoining areas of forest. Regrowth is rapid and the secondary forest may well be 20 feet high after five years and 50 feet after ten. Eventually an old secondary forest scarcely distinguishable from the original is developed.

When a fresh clearing is made, the boundaries of the new patch will not necessarily coincide with those of the old. It is possible that part of the original patch may be cleared again after five years, another part after 10 and another after 20.

Because of this irregularity in clearing and the merging of the crop and fallow periods, it is not easy to be definite about their lengths, but three years of cropping alternating with eight years of fallow often appears to maintain fertility."

Gedurende de in het voorgaande beschreven periode van herstel worden de jaarlijks door verwerking vrijgekomen mineralen en de gevormde, opneembare stikstofverbindingen in roulate gehouden door de vegetatie, het verterende strooisel en de grond, zoals weergegeven in de voedingskringloop van figuur 8.5. Na verloop van tijd zijn wel 100 kg N/ha en navenante hoeveelheden K en P in roulatie en de netto produktie bedraagt dan wel 10.000 kg ha⁻¹ jaar⁻¹, waarvan een 3500 kg in bladeren en een 2000 kg in wortels en twijgen, maar zelfs in een goed verzorgd bos niet mer dan 4000 kg ha⁻¹ jaar⁻¹ in bruikbaar hout. De hoeveelheden stikstof en mineralen die niet in roulatie zijn en zo tot de jaarlijkse produktie bijdragen, maar vastgelegd in nog niet vergaan plantenmateriaal zijn nog aanmerkelijk groter. Na jaren is een zo grote voorraad mineralen en stikstof verzameld, dat het de moeite loont enige jaren landbouw te bedrijven. De mineralen worden dan uit het strooisel en de mineralen vrijgemaakt door verbranding. Hierbij ontwijkt weliswaar de stikstof, maar deze komt nog gedurende enkele jaren voldoende vrij door verwerking van de stikstofrijke humus in de grond.

Op deze wijze wordt dus een milieu verkregen waarin de gewassen, afgezien van de aanwezigheid van veel onkruiden, uitstekend kunnen groeien. Door afvoer met de oogst, uitspoeling en in onopneembare vorm vastleggen van de zo plotseling vrijkomende voedingsstoffen gaat de opbrengst in enkele jaren zover achteruit, dat het minder werk is naar een nieuw veld te verhuizen dan de strijd tegen het onkruid langer vol te houden.

Bij niet te ongunstige omstandigheden en een bevolkingsdichtheid van niet meer dan een tiental zielen per km² zijn de mogelijke herstelperioden langer dan een jaar of tien. Het blijkt dat onder deze omstandigheden de zwerfbouw lang voortgezet kan worden zonder schade aan de grond. Van rooibouw is dan geen sprake.

Bij een geleidelijke toeneming van de bevolking kunnen de landbouwmethoden zich geleidelijk aanpassen. Men komt er dan toe tussen de gewassen nuttige bomen te planten (kokosbomen, rubberbomen, kruidnagelen), een vorm van grondgebruik die tussenbouw genoemd wordt. Ook gaat men geleidelijk, en dan dicht bij huis en op bemeste grond, de erfcultuur beoefenen, een vorm van bodemgebruik die zich kenmerkt door een erg gevarieerde beplanting en die niet alleen produkten voor eigen gebruik, maar ook voor de lokale markt voortbrengt. Deze erfbouw kan gezien worden als de voorloper van de moderne tuinbouw.

Het beschikbare bosareaal kan echter ook vrij plotseling verminderen, hetzij door een snelle bevolkingsgroei tengevolge van de om zich heen grijpende gezondheidszorg, hetzij door ingrijpen van een of andere centrale overheid die bosreservaten instelt of een deel van het bos voor ondernemersgewijze produktie vrijgeeft. Omdat de bevolking geen andere methoden van landbouw kent, blijft zij dan op het overgebleven areaal doorgaan met zwerfbouw, nu echter met te korte herstelperioden. Er wordt dan wel roofbouw gepleegd met als gevolg vernietiging van het bos (alang-alang velden in Indonesië) en het in armoede bestaan van een nooit geleerde erfbouw.

Roofbouw van bossen is trouwens geen privilege van primitieve beschavingen. Hier op de Veluwe en in Brabant wordt ook nogal eens strooisel uit de bossen verkocht aan Azalea kwekers en dit bij voorkeur kort voordat de bossen overgaan in staatshanden of die van natuurbeschermingsorganisaties, een praktijk die wel f 1000,- per hectare oplevert. Het verwijderen van marktbaar hout, zoals gebruikelijk is bij de normale exploitatie van bossen is geen roofbouw, omdat dan vrijwel alle mineralen, opgeslagen in blad, twijgen, strooisel en grond achterblijven.

9. Interacties tussen planten: mengteelt en onkruiden

Bij zwerf-, tussen- en erfbouw is het blijkbaar regel dat niet een plantensoort op de akker voorkomt, maar veel soorten naast elkaar. Een deel hiervan zijn nuttige planten, die volgens een min of meer vast schema geplant of gezaaid en geoogst worden of een nuttige functie hebben (schaduwbomen, windhagen, grondbedekkers). Een ander deel zijn echter onkruiden, dat wil zeggen

plantesoorten die de boer nooit, of althans niet op dat moment, wenst of gebruiken kan.

Een dergelijke toestand doet zich niet alleen voor bij "primitieve" (waarom is dit woord eigenlijk onjuist?) landbouwmethoden. Immers, de meeste van onze graslanden bestaan eveneens uit een mengsel van grassoorten, waarvan sommige grote waardering genieten en andere onbruikbaar of zelfs ongewenst zijn. Graslanden waarop bewust gestreefd wordt naar de verbouw van één soort, dat is naar een mono-cultuur, zijn nog uitzonderingen. Eenzelfde situatie doet zich voor in de bosbouw, al komt hier mono-cultuur (dennen- en populierenakkers) vaak voor.

Alleen in de akker- en in de tuinbouw doet zich in de regel de situatie voor dat bewust gestreefd wordt naar gewassen die bestaan uit één plantensoort en dan nog één ras van deze soort.

drassen

Afgezien van de bestrijding van onkruiden, is dit een vrij recente ontwikkeling. Niet alleen bestonden tot voor een 100 jaar de toen verbouwde gewassen uit planten die wat betreft de genetische samenstelling ver uiteenliepen (landrassen), maar werden ook vaak verschillende plantesoorten door elkaar verbouwd. Mastaluin, mancksact en spilkoren zijn namen voor allerlei mengsels van rogge, tarwe, spelt, haver en gerst die in de Middeleeuwen populair waren, evenals mengsels van granen en erwten, bonen en erwten (griemang) en wikke en gerst. Tot voor een tiental jaren werden dit soort mengsels nog geregeld in ons land verbouwd.

taluin

In al deze situaties beïnvloeden de planten die naast en door elkaar op de akker voorkomen, elkaars groei. Bij een beschouwing over de wetmatigheden die hierbij een rol spelen is het van geen belang of het gaat om onderlinge beïnvloeding van allemaal nuttige planten, allemaal onkruiden, nuttige planten en onkruiden, of van planten van geheel dezelfde soort en variëteit. Al deze situaties kunnen vanuit één gezichtshoek besproken worden.

gteelt

Om de gedachten te bepalen nemen we een akker en verdelen deze in vijf velden en elk veld verdelen we met een markeur in kleine vierkantjes (figuur 9.1). Op elk vierkant van het eerste veld leggen we nu een gerstzaadje en op die van het laatste veld een haverzaadje. De opbrengsten van deze twee monocultures van gerst en haver noemen we M_g en M_h . Op de vierkanten van het middelste veld leggen we om en om een haver- en gerstzaadje en op de andere twee wisselen we twee vierkanten met zaadjes van

de ene soort af met een vierkant met een zaadje van de andere soort. De opbrengsten van haver en gerst op deze mengteeltvelden noemen we O_h en O_g . Wanneer de vierkanten zijden hebben van een meter, heeft elke plant zoveel ruimte dat zij elkaars groei niet beïnvloeden en het resultaat van een dergelijke experimentele vervangingsreeks zal er daarom uitzien als weergegeven in figuur 9.2b.

(Het is natuurlijk mogelijk dat de linkerkant van het veld tegen een sloot aanligt en de rechterkant tegen een hoge rug. Dan is een systematische fout geïntroduceerd (waarom?). Bij "proeftechniek" worden methoden aangegeven om bij het doen van proeven dergelijke systematische fouten te vermijden, ondanks onvolkomenheden van de proefvelden).

Het verband tussen opbrengst- en zaaizaadhoeveelheid (Z) in de mengteelt van de twee soorten kan in dit geval weergegeven worden door de volgende vergelijkingen

$$O_g = Z_g \times (Z_g + Z_h)^{-1} \times M_g, \quad O_h = Z_h \times (Z_g + Z_h)^{-1} \times M_h \quad (1)$$

Wanneer de vierkanten niet zijden van een meter, maar slechts van 10 cm hebben, is de ruimte die aan elke gerst- en haverplant wordt toebedeeld klein ten opzichte van de mogelijke grootte van deze planten. Het is mogelijk dat in deze situatie de planten even sterk zijn en dan worden de opbrengsten nog steeds weergegeven door bovenstaande vergelijkingen. Het is echter voor de hand liggend dat een soort sterker is dan de andere soort en dus meer dan de hem toebedeelde ruimte in beslag neemt en de andere noodzakelijkerwijs minder. De ruimte die iedere soort dan in beslag neemt, zal zich dan niet meer verhouden als $Z_g : Z_h$, maar als $k_{gh} \times Z_g : Z_h$ wanneer gerst k_{gh} maal sterker (bijv. 2 maal) blijkt dan haver.

Van de totale ruimte zal dan het $k_{gh} \times Z_g \times (k_{gh} \times Z_g + Z_h)^{-1}$ -gedeelte in beslag genomen worden door gerst en de opbrengst van de gerst zal dus niet M_g bedragen, dat is de opbrengst wanneer alle ruimte door gerst in beslag genomen wordt, maar

$$O_g = k_{gh} \times Z_g \times (k_{gh} \times Z_g + Z_h)^{-1} \times M_g \text{ en de opbrengst van haver}$$

$$O_h = Z_h \times (k_{gh} \times Z_g + Z_h)^{-1} \times M_h \quad (2)$$

(leidt deze twee eenvoudige formules stapje voor stapje af)

De factor k_{gh} wordt het relatieve vulvermogen van gerst ten opzichte van haver genoemd. De resultaten van een proef met haver en gerst zijn weergegeven in figuur 9.2a, waarbij de curven getrokken zijn volgens vergelijking (2), met een waarde van 2.3

voor k_{gh} en 120×10^6 en 160×10^6 korrels per hectare voor de waarden van M_g en M_h .

In figuur 9.3 is weergegeven hoe de verbanden er zouden uitzien bij een relatief vulvermogen van 2, 5 en 10. Bereken nu zelf de vorm van de curven bij een relatief vulvermogen van 0.5, 0.2 en 0.1.

Wanneer, zoals hier, de som van de relatieve opbrengsten, dat is $O_g \times M_g^{-1} + O_h \times M_h^{-1}$ in een vervangingsreeks gelijk is aan 1 (ga dit na), wordt gezegd dat de soorten elkaar uitsluiten of om dezelfde ruimte concurreren. Dit komt heel veel voor bij plantesoorten met ongeveer dezelfde groeiperiode (figuur 9.4, grassen; figuur 9.5, erwten). Dit houdt niet in dat de planten concurreren om dezelfde voedingsstoffen. Immers, planten laten voedingsstoffen niet voor elkaar liggen en het zou bijv. kunnen voorkomen dat een van de soorten vooral kali uit de ruimte nodig heeft en de ander fosfaat.

De vermenigvuldiging van een soort wordt gedefinieerd als de opbrengst gedeeld door de zaaizaadhoeveelheid ($O \times Z^{-1}$) en de relatieve vermenigvuldiging van de soorten G en H in een mengsel als

$$\alpha_{gh} = (O_g \times Z_g^{-1}) \times (O_h \times Z_h^{-1})^{-1} \quad (3)$$

Voor gewassen die elkaar uitsluiten volgens de vergelijkingen (2) is de relatieve vermenigvuldiging gelijk aan

$$\alpha_{gh} = k_{gh} \times M_g \times M_h^{-1} \quad (4)$$

Deze relatieve vermenigvuldiging is dus onafhankelijk van de verhouding waarin de soorten in de vervangingsreeks voorkomen. (Omdat de waarden van k en M afhangen van de zaaidichtheden van de mengsels, geldt in het algemeen NIET dat α_{gh} onafhankelijk is van de dichtheid van zaaien). Wanneer, uitgaande van een zaaizaadverhouding 1:1, (een deel van) de oogst jaar op jaar in dezelfde dichtheid en onder dezelfde omstandigheden uitgezaaid wordt, is na een jaar de verhouding waarin de zaden voorkomen gelijk aan $(\alpha_{gh})^n$. Dus bij een waarde van α_{gh} gelijk aan 2, is reeds na 5 jaar de verhouding opgelopen tot 32. Op den duur verdwijnt in dit geval alle haver.

In figuur 9.2 is de relatieve vermenigvuldiging van gerst ten opzichte van haver (α_{gh}) gelijk aan 1.75, de haver verdwijnt dus uit het mengsel. Dit is echter het gewas dat het meeste opbrengt. Blijkbaar is het in dat geval zo, dat gerst de meeste ellebogen heeft ($k_{gh} = 2,6$), maar uiteindelijk het minste met de zo in beslag genomen ruimte doet. Dit komt veel vaker voor en wordt het Montgomery effect genoemd. Er is dan ook geen reden om aan te nemen dat de soort die het meeste opbrengt op den duur overblijft wanneer een mengsel van rassen of gewassen aan zichzelf overgelaten wordt.

Gerst is zo agressief omdat deze plantesoort beter dan haver in staat is te groeien bij de in maart en april voorkomende lage temperaturen, zoals blijkt uit de curven in figuur 9.6, die aangeven hoe de breedte van een alleenstaande rij planten toeneemt met de tijd. Naarmate dichter gezaaid wordt komt deze agressiviteit meer tot uiting (probeer dit te beredeneren). Wanneer het de boer te doen is om haver, is gerst dus een gevaarlijk onkruid, maar wanneer het de boer te doen is om gerst, is haver weinig gevaarlijk en kan veel gemakkelijker onderdrukt worden door dicht te zaaien.

Het vroeg erbij zijn is niet de enige reden waarom planten agressief kunnen zijn. Lange erwten zijn agressief ten opzichte van korte erwten (figuur 9.5), omdat deze op den duur de lichtruimte monopoliseren, zoals blijkt in figuur 9.7. De parapluierboom is een voorbeeld van een dergelijk onkruid bij de besproken zwerfbouw in Ghana.

Uit de vergelijkingen (2) volgt dat de totale opbrengst van een mengsel van twee soorten die elkaar uitsluiten, gelijk is aan:

$$O_t = O_b + O_h = (k_{gh} \times Z_g \times M_g + Z_h \times M_h) / (k_{gh} Z_g + Z_h) \quad (5)$$

(Beredeneer nu zelf dat het verbouwen van een mengsel van twee soorten die elkaar uitsluiten geen enkel voordeel heeft met het oog op het verkrijgen van een hogere opbrengst).

Er kunnen echter bijkomende voordelen zijn.

Waarom haver -
gerst mengsels

Wanneer de boer dit haver - gerst mengsel verbouwt, is het hem veelal te doen om de gerst. Gerst vraagt echter een grond met een pH (zuurgraad) die hoger is dan 5, maar haver kan een veel lagere pH verdragen. Wanneer, zoals vroeger vaak het geval was, de pH op een akker nogal varieert, is het voordelig een mengsel te zaaien: waar de pH goed is, groeit dan gerst en waar de pH slechts is, neemt haver wel over. Daarnaast had een dergelijk mengsel het voordeel dat de aanwezigheid van de stevige haverstengels in de slappe gerst de oogstbaarheid vergrootte. Er is echter nog iets. Gerst rijpt wat eerder af dan haver en dit heeft tot gevolg dat gedurende de laatste weken op het land de haverplanten min of meer het rijk alleen hebben. Het aantal korrels is dan reeds vastgelegd, maar het is nog wel mogelijk dat tengevolge hiervan het gewicht van de korrels van de haver in de mengteelt groter is dan in de mono-cultuur. Mengteelt van haver en gerst wordt nu niet meer toegepast omdat de pH-toestand van de meeste akkers en de gerst-rassen verbeterd zijn. We zien hier dat teeltwijzen vaak niet bepaald worden door hoofdzaken, maar door bijzaken en dit maakt de bestudering ervan zo boeiend.

Opbrengstvoordelen bij mengteelt kunnen alleen optreden in mengsels van soorten die ten dele om dezelfde ruimte concurreren. Zoals in een mengsel van gras en klaver, waar het gras het moet hebben van de stikstof uit de grond, maar de klaver, via de wortelknolletjes, ook stikstof uit de lucht kan gebruiken.

Op plaatsen in tropen en subtropen waar niet voldoende regen valt in het groeiseizoen en waar niet geïrrigeerd wordt, speelt de mengteelt veelal nog een belangrijke rol als een soort verzekering van de boer tegen droogte, wanneer meer droogte resistente planten worden gecombineerd met minder droogte resistente. Een voorbeeld is te vinden in N. Nigeria, waar een mengsel wordt verbouwd van paarlgierst, aardnoten, sorghum en katoen. Bij het invallen van de regentijd in mei of juni wordt eerst de paarlgierst uitgezaaid, wat later de sorghum en de aardnoten er tussen geplant. De paarlgierst wordt geoogst in augustus en meteen gaat dan de katoen erin. Eind september of begin oktober worden de aardnoten geoogst, in november de sorghum en daarna de katoen. Op deze wijze is de mengteelt een regen-risico-verzekering, maar tevens wordt het effect van de regentijd over een veel langere periode uitgesmeerd.

Mengteelt in de bosbouw wordt ook niet toegepast om hogere opbrengsten te verkrijgen, maar om allerlei andere redenen, zoals het beheersen van erosie.

10. Interacties tussen planten: standruimte

In figuur 10.1 is nogmaals het resultaat weergegeven van een mengteelt-proef met haver en gerst, maar nu bij verschillende pH ("zuurgraad") van de grond. Bij hoge pH zijn de twee soorten aan elkaar gewaagd, maar bij verlaging van de pH legt de gerst het af. Eerst is dit alleen te zien in de mengteelt omdat bij monocultuur de gerst, ondanks de slechte wortelontwikkeling, op den duur toch alle voedingsstoffen opneemt. Bij heel lage pH wordt echter een situatie bereikt waarbij de haver het nog redelijk doet, maar de gerst het helemaal laat afweten. De mengteelt van gerst en haver is hier dus ontaard in een standruimteproef van haver, dat wil zeggen een proef met haver waarbij de invloed van de zaaidichtheid op de opbrengst wordt bestudeerd.

Het verband tussen opbrengst en zaaidichtheid van haver kan ook in dit grensgeval weergegeven worden door de vergelijking $O_h = k_{hg} \times Z_h \times (k_{hg} \times Z_h + Z_g)^{-1} \times M_h$, maar het is dan natuurlijk wel verstandig de alleen nog in gedachten bestaande zaaizaadhoeveelheid voor gerst uit de vergelijking te elimineren. Dit gebeurt als volgt. Omdat het hier nog steeds een vervangingsreeks betreft, is de totale zaaidichtheid (C) een constante, dus

$$Z_g + Z_h = C.$$

Eliminatie van Z_g uit de twee hier genoemde vergelijkingen levert

$$O_h = k_{hg} \times Z_h \times ((k_{hg} - 1) \times Z_h + C)^{-1} \times M_h$$

een vergelijking die na vervanging van $(k_{hg} - 1)/C$ door β en $k_{hg} \times (k_{hg} - 1)^{-1} \times M_h$ door Ω en verdere weglating van de index h, als volgt te schrijven is:

$$O = \beta \times Z \times (\beta \times Z + 1)^{-1} \times \Omega \quad (5)$$

(Ga dit na.)

De parameters β en Ω zijn onafhankelijk van de zaaidichtheid. Hun betekenis is duidelijk gemaakt in figuur 10.2, waarin een curve is afgebeeld met Ω gelijk aan 100.10^6 zaden per hectare en β gelijk aan $500 \text{ cm}^2/\text{zaad}$. (Reken dit na). Dat Ω de maximum opbrengst voorstelt is ook gemakkelijk te zien door Z in vergelijking (5)

een ontaarde
mengteelt

standruimte
vergelijking

β = beta
 Ω = omega

naar oneindig te laten naderen en dat $\beta \times \Omega$ de helling van de curve bij lagere zaaizaadhoeveelheden voorstelt, is na te gaan door in de uitdrukking $O \times Z^{-1} = \beta \times (\beta \times Z + 1)^{-1} \times \Omega$ de waarde van Z naar nul te laten naderen (doe dit).

De opbrengst Ω wordt verkregen wanneer vanaf opkomst de planten alle ruimte in beslag nemen. Bij lagere zaaidichtheden is de opbrengst kleiner dan Ω en de relatieve ruimte die in dat geval door de planten in beslag genomen wordt kan gedefinieerd worden als $O \times \Omega^{-1}$; de ruimte die door een plant bij die zaaidichtheid in beslag genomen wordt, is dan:

$$O \times \Omega^{-1} \times Z^{-1} = \beta \times (\beta \times Z + 1)^{-1}$$

Wanneer nu de zaaidichtheid Z naar nul nadert, dus bij heel wijde zaai, wordt de ruimte die door een plant in beslag genomen wordt gelijk aan β . De parameter β stelt dus de door een alleen staande plant in beslag genomen ruimte voor en wordt het vulvermogen van de plant genoemd. Bij het gebruik van deze formule en uitdrukkingen dient wel bedacht te worden dat extrapolatie naar oneindig kleine en grote dichtheden een formele zaak is: de werkelijke opbrengsten kunnen in die trajecten aanmerkelijk afwijken van de zo berekende, omdat de natuur ingewikkelder is dan de leer.

De curven van figuur 9.6 geven aan hoe dit vulvermogen bij haver en gerst toeneemt met de tijd. Er is reeds opgemerkt dat gerst het hier wint van de haver in mengteelt omdat gedurende de beginstadia van de groei het vulvermogen van gerst het grootst is. Weliswaar is in een later stadium het vulvermogen van haver groter, maar dit heeft geen uitwerking meer, omdat dan al vrijwel alle ruimte in beslag genomen is.

Het verband tussen opbrengst en plantdichtheid op verschillende tijden na het planten is in figuur 10.3 weergegeven voor ondergrondse klaver. In een vroeg stadium is β nog klein, zodat binnen het beschouwde traject de opbrengst nog vrijwel evenredig met de plantdichtheid toeneemt, maar na 181 dagen is β zo groot, dat vanaf 50 planten per square link (een link is de lengte van elleboog tot vingertoppen bij een Australiër) de opbrengst vrijwel niet meer toeneemt met de plantdichtheid.

(Schat de waarden van α , β en Ω voor de na 131 en 181 ge-oogste ondergrondse klaver (figuur 10.3). Wanneer het moeilijk is gcheel bevredigende waarden te vinden, illustreert dit dat formules een schematisering van de werkelijkheid zijn.)

verschillen in
vulvermogen

Het vulvermogen van eenjarige gewassen, zoals gerst, bereikt in nog geen twee maanden zijn maximum waarde, die in de orde ligt van $500 \text{ cm}^2/\text{plant}$. Voor bomen ligt dit heel anders. Bij appelbomen worden in de loop van een jaar of tien waarden van $10 \text{ m}^2/\text{plant}$ bereikt (figuur 10.4) en ongetwijfeld is het zo, dat na nog langere tijd veel grotere waarden voorkomen (gestippelde curve), maar hierover zijn nog niet genoeg gegevens.

verschillen in Ω
onder optimale
omstandigheden

Het verloop van het vulvermogen met de tijd hangt dus sterk af van de plantesoort. Dit is in veel mindere mate het geval voor het verloop van de opbrengst die bij hoge zaaidichtheden bereikt kan worden, althans onder optimale omstandigheden. Immers bij die zaaidichtheden hebben we vaak te maken met een gesloten bladerdek en we weten dat het gewas dan met wel 20.000 kg per ha per jaar in gewicht kan toenemen. Gebaseerd op deze aanname en op het verloop van het vulvermogen (figuur 10.4) is berekend hoe de groei van bomen kan afhangen van de zaaidichtheid. De resultaten zijn weergegeven in figuur 10.5. (Controleer deze berekening.) Om misverstanden te voorkomen: deze curven betreffen geen resultaten van werkelijke experimenten, maar zijn geconstrueerd om als basis voor een redenering te dienen. Afgezien van de wijdsta standruimten komt in alle gevallen na korter of langer tijd de optimale groei tot stand en het enige voordeel van dichter planten is, dat minder in de aanlooperperiode verloren wordt. Absoluut gezien worden deze verliezen bij wijd planten nooit meer goed gemaakt, maar relatief gezien zijn ze op den duur onbelangrijk.

De optimale plantdichtheid schijnt die te zijn, waarbij de toename in opbrengst door verhogen van de zaaidichtheid juist evenveel waard is als de bijbehorende stijging van de kosten van het planten en het plantmateriaal (met de daarop drukkende rentekosten).

bomen

Voor groenvoedergewassen, die in hun geheel bruikbaar zijn, geldt dit inderdaad. Bij vele andere gewassen die verkoopbare organen van voldoende afmetingen moeten opleveren, is dit echter maar schijn, zoals met het bomenvoorbeeld gemakkelijk toegelicht kan worden. In het voorbeeld is na 20 jaar de totale produktie bij een plantdichtheid van 1000 maar 15 % lager dan bij 2000 bomen per hectare, maar het gewicht per boom is bij de wijdere plantdichtheid 268 kg en bij de nauwere plantdichtheid slechts 190 kg. Bij de wijde plantdichtheid is dit gewicht wellicht groot

genoeg om een voor planken bruikbaar stam op te leveren, maar bij de nauwe plantdichtheid is het gewicht per boom misschien zo laag en daarom de stam zo dun, dat het hiervan afkomende hout waardeloos is. Wanneer het om dikke bomen te doen is, moet wijd geplant worden. Bij 100 bomen per hectare bedraagt het gewicht per boom zelfs 670 kg. Bij bomen die geteeld worden om vrucht, blad of sappen, gelden weer andere criteria.

uitdunnen

Bomen worden vaak eerst vrij dicht geplant om zo snel mogelijk een gesloten opstand te krijgen met volledige bodembedekking, waarna na 10 of 20 jaar de achtergebleven bomen verwijderd worden (uitdunnen). De overblijvende bomen vormen dan weer snel een gesloten bladerdek en kunnen dan uitgroeien tot bomen met waardevolle stammen. Er is tegenwoordig zo weinig "geriefhout" op de boerderij nodig, dat het de moeite niet meer loont op deze wijze de eerste jaren van groei volledig uit te buiten. Anderzijds is het zo dat met deze wijze van werken zonder al te veel individuele zorg voor de bomen en zonder veel snoeiwerk een goed stammenbestand verkregen kan worden. De bomen die na 10 of 20 jaar verwijderd worden hoeven niet dezelfde te zijn als die van de uiteindelijke opstand. Inplaats van een populieren-akker uit te dunnen, is het voordeliger de eerste jaren als tussen de populieren te verbouwen, omdat deze na een jaar of 20 overgroeid is en dan vanzelf afsterft.

Bij gerst ligt de zaak anders. Wat meer zaaizaad kost weinig en bij het kleiner worden der planten neemt het aandeel van het zaad in de oogst niet af (figuur 10.6). Niettemin is men toch wel voorzichtig met grote zaaidichtheden omdat de daarbij behorende kleine planten niet sterk zijn, gemakkelijk legeren, slecht oogstbaar zijn en soms zaad opleveren dat nogal klein van stuk is. Ook haver, rogge en tarwe kunnen in principe tegen dicht zaaien.

mais

Wanneer mais daarentegen dicht gezaaid wordt (figuur 10.7) blijkt bij een aantal planten groter dan ongeveer 100.000 per hectare de totale droge stof opbrengst niet, maar de zaadopbrengst wel catastrofaal af te nemen. Hetzelfde verschijnsel vindt men bij het verbouwen van spruitjes (figuur 10.8), zo mogelijk nog in versterkte mate.

spruitkool

Het verschil tussen deze twee groepen van planten heeft veel te maken met hun groeiwijze. Gerst sluit na het vormen van een tiental bladeren, de hoofdstengel af met de vruchtdragende aar.

Wanneer bij dicht zaaien de planten klein blijven, vindt dit ook plaats. De aren bevatten dan weliswaar een klein aantal zaden, maar dit is niettemin groot genoeg om de kleine produktie per plant op te slaan. Bij spruitjes groeit het te verkopen produkt echter in de oksels van de bladeren en behoudt de top het vermogen nieuwe bladeren te vormen. Bij dicht planten is de hoeveelheid fotosynthese produkten die per plant beschikbaar komt, echter zo klein, dat deze gemakkelijk door de top gemonopoliseerd kunnen worden, de okselknoppen komen dan niet aan uitlopen toe en er blijft alleen veevoer over.

Bij mais groeien de kolven eveneens in de okselknoppen van de bladeren en zitten zodoende ook op het tweede plan.

Bij de teelt van monocolyten met één terminaal groeipunt, neemt de nuttige opbrengst ook niet af bij toenemende plantdichtheid, zodat bij ananas een plantdichtheid gekozen kan worden die uiteindelijk in het blik passende ananasschijven oplevert, zonder dat dit gaat ten koste van de opbrengst.

De hoofdstengel van tomaten blijft ook doorgroeien, waarbij etage-gewijs trossen worden gevormd. Bij dicht planten of onder slechte lichtomstandigheden worden ook hier de fotosynthese produkten gemonopoliseerd door de vegetatieve top en zijn de bloemtrossen niet of slecht in staat zich te ontwikkelen. Deze ongelukkige situatie doet zich vaak in het vroege voorjaar voor, dus wanneer de vruchten het meeste geld opbrengen. Het is gebleken dat de wijze van kweken die leidt tot de grootste hoeveelheid blad onder de eerste tros, eveneens leidt tot eerste trossen met het grootste aantal bloemen en de grootste opbrengst (figuur 10.9), dat die rassen die het grootste bladoppervlak maken voordat de eerste tros aangelegd wordt, het meeste opbrengen aan de eerste tros en dat bij alle rassen de hogere fotosynthese ten gevolge van CO_2 toediening vooral ten goede komt aan de generatieve delen (figuur 10.10).

11. De groei van alleenstaande planten

In het voorgaande is veel aandacht besteed aan de groei van gewassen met min of meer gesloten bladerdek. Zelfs in gevallen waar de door een gesloten gewas geproduceerde droge stof wordt gebruikt voor het vormen van nieuwe bladeren, leidt dit niet tot

een grotere fotosynthese snelheid omdat deze nieuwe bladeren alleen de onderlinge beschaduwing vergroten en niet kunnen bijdragen tot een grotere lichtonderschepping. Dit is anders in de beginperiode van de groei, wanneer nog afzonderlijke planten op het veld staan. Dan dragen nieuwe bladeren bij tot de onderschepping van meer licht, hetgeen een hogere fotosynthese tot gevolg heeft, wat weer tot vorming van meer blad en een grotere lichtonderschepping kan bijdragen. Onder deze omstandigheden neemt de groeisnelheid dan ook sterk met de tijd toe.

Hoe deze toename onder constante omstandigheden verloopt bij jonge grasplanten is weergegeven in figuur 11.1. De tijd staat hier langs de horizontale as en langs de vertikale as het gewicht, niet in een lineaire schaal, maar in een logaritmische. Het blijkt dus (ga dit na in de figuur) dat onafhankelijk van de grootte van de plant een verdubbeling van gewicht plaatsvindt in ongeveer 10 dagen.

Bij deze proeven in klimaatkamers komt het licht voornamelijk uit verticale richting zodat het lichtonderscheppend oppervlak van de plant gevonden kan worden door projectie in verticale richting. In figuur 11.2 blijkt dat dit geprojecteerde oppervlak evenredig is met het totaal gewicht van de plant. Dit afgezien van een kleine onregelmatigheid in het begin, waar de bladeren bij het groeien meer vlak gaan hangen. De Lichtonderscheppend-oppervlak/totaal Gewicht-Verhouding (LGV) is dus bij niet in de tijd veranderende omstandigheden constant, evenals de bij de eenheid van lichtonderscheppend oppervlak behorende fotosynthese snelheid (FS). Wanneer we nu nog bedenken dat de respiratie, zeker van deze snelgroeïende planten vrijwel evenredig is met de groeisnelheid, kan een formule voor de groei met de tijd afgeleid worden.

Dit gebeurt als volgt: op een bepaald ogenblik is het Gewicht van de Plant GP, het geprojecteerde oppervlak is dan LGV x GP, de Fotosynthese van de Plant (FS) gelijk aan FS x LGV x GP en de groeisnelheid gelijk aan $dGP/dt = (1-R) \times FS \times LGV \times GP$, waarin R de fractie van de fotosynthese is die de energie levert om de overige fotosynthese produkten om te zetten in structurele plantmaterialen, dus de respiratie. Het gewicht van de plant wordt nu gevonden door integratie van de groeisnelheid. Ga zelf na dat dit de vergelijking $GP = GPO \times \text{EXP} ((1-R) \times FS \times LGV \times t)$ oplevert (GPO is het begingewicht) en dat de logaritme van GP

snelheid
gewichtstoename

lichtonder-
scheppend
oppervlak

Exponentiële
groei

tegen de tijd uitgezet inderdaan een rechte lijn geeft. De combinatie van de coëfficiënten $(1-R) \times IS \times LGV$ wordt de Relatieve Groeisnelheid (RGS) van de plant genoemd en heeft de dimensie dag^{-1} ($\text{kg kg}^{-1} \text{dag}^{-1}$), wanneer de tijd wordt uitgedrukt in dagen.

Relatieve
groeisnelheid

De bladeren van kropvormende sla beschaduwen elkaar heel sterk, maar omdat dit van het begin af het geval is, neemt de relatieve groeisnelheid niet met de tijd af. Wel is de relatieve groeisnelheid veel kleiner dan van niet kropvormende sla. Wanneer de planten zo groot worden dat zij elkaar beschaduwen, neemt de LGV en daarmee de relatieve groeisnelheid af. De overgang naar de lineaire fase van de groei zet hiermee in. Echter, ook in omstandigheden waar de planten elkaar niet gaan beschaduwen, komt er een eind aan de fase van exponentiële groei.

Invloed
ontwikkeling

Immers, een plant blijft niet doorlopend blad en wortel maken, maar gaat op den duur andere organen vormen. Zo begint mais in de loop van zijn ontwikkeling eerst aan een stengel, dan aan de ontwikkeling van zijn manlijke en vrouwelijke bloeiwijzen en daarna aan de vorming van het zaad. Een met de tijd toenemend deel van de fotosynthese produkten wordt dan niet meer gebruikt voor blad- en wortelgroei, maar voor meer massieve organen, zodat LGV achteruitgaat en hiermee RGS. In figuur 11.3 blijkt dat de fase waarin ook bij alleenstaande planten werkelijke exponentiële groei kan optreden, vaak betrekkelijk kort is.

Spruit-wortel
verhouding

De waarde van LGV hangt ook af van de verhouding tussen blad en wortelgewicht en deze wordt in sterke mate bepaald door de omstandigheden. Over het algemeen is de gewichtsverhouding tussen blad en wortel kleiner naarmate de voorziening met water of voedingsstoffen slechter is (figuur 11.4).

Deze verhouding past zich overigens vrij snel bij de omstandigheden aan, zoals ook blijkt uit figuur 11.4, waar de stikstofvoorziening plotseling van laag naar hoog of van hoog naar laag gewijzigd is en in figuur 11.5, waar een deel van het blad of een deel van de wortels verwijderd zijn door knippen: de wortels moeten het kennelijk van de spruit en de spruit het van de wortels hebben. Wanneer bijv. door knippen de opname-capaciteit van de wortels verminderd wordt, verslechtert de voorziening van de spruit met water en voedingsstoffen. De bladeren gaan dan minder groeien en houden meer fotosynthese produkten over, die op hun beurt ter beschikking komen van de wortel en met de daar

functioneel
bepaald

nog aanwezige voedingsstoffen de groei hiervan bevorderen. Bij verwijdering van bladeren, zijn voor de overgebleven bladeren juist meer voedingsstoffen en water beschikbaar, die daardoor beter groeien en minder fotosynthese producten over hebben voor de wortel. Soortgelijke verschuivingen in spruit-wortel verhoudingen vinden plaats bij veranderingen van de verdampings-snelheid aan de bladeren. De verhouding tussen spruit en wortel is dus niet alleen genetisch, maar ook in hoge mate functioneel bepaald.

Verslechtering van de groeiomstandigheden voor de bladeren gaat ook vaak samen met het vormen van dikkere bladeren, zodat minder bladoppervlak gevormd kan worden voor dezelfde hoeveelheid droge stof en dus minder licht onderschept wordt. Eikenbomen kunnen op een plotselinge verandering van situaties reageren door het vormen van "waterloten" (uitlopers aan de stam) en pruimenbomen door het maken van "wortelloten" (uitlopers aan de wortel).

groeiwijze

uitstoeling

In het voorgaande is stilzwijgend aangenomen dat planten met toenemende grootte ook voldoende meristematisch weefsels (weefsels met zich delende en strekkende cellen) aanleggen om de exponentiële groei te kunnen handhaven. Grassen bewerkstelligen dit door okselknoppen van de bladeren te doen uitgroeien tot nieuwe spruiten. Naarmate de voorziening met fotosynthese producten groter is, gebeurt dit in sterkere mate. Aan op deze wijze uitgesteelde grasplant kunnen spruiten van de eerste, tweede, derde enz orde worden onderscheiden. Op den duur krijgen deze spruiten ook wortels en kunnen zo een zelfstandig leven gaan leiden.

bladgrootte

Veel maisrassen vormen geen zijstengels, maar de planten nemen niettemin exponentieel in gewicht toe. Dit gaat gepaard met vorming van nieuwe bladeren. Het zou kunnen zijn dat de plant zijn exponentiële groei dan handhaaft door met toenemende snelheid nieuwe bladeren aan te leggen. Het blijkt echter dat dit bij een constante temperatuur met constante snelheid geschiedt, onafhankelijk van de lichtintensiteit (figuur 11.6) en dat met het groter worden van de plant, het groeipunt van de hoofdstengel of de meristematische weefsels van de daaruit voortkomende bladeren groter worden. Dit is af te leiden uit de opvallende toename in grootte van volwassen bladeren van oud naar jong.

Bij constante temperatuur en voldoende lang licht (hoofdstuk 12) vormen populierentakken ook met een constante snelheid bladeren, maar deze bladeren nemen niet in grootte toe van oud naar jong, zodat een populierentak lineair en niet exponentieel zal groeien. Dit is inderdaad het geval, zoals blijkt uit figuur 11.7 waar het bladoppervlak van een jong populierenboompje tegen de tijd is uitgezet op een logaritmische en lineaire schaal. De door de oudere bladeren geproduceerde fotosynthese produkten worden hier niet gebruikt voor de groei van bladeren en takken. Uit figuur 11.8 (deze betreft wijnstokken waarvan de vruchten verwijderd zijn) blijkt dat in plaats hiervan het koolhydraatgehalte van de stengel toeneemt en dit weer tot gevolg heeft dat meer koolhydraten ter beschikking komen van de wortel, zodat het boompje meer wortels vormt dan voor zijn bovengrondse ontwikkeling nodig is (figuur 11.9, wijnstokken).

Ondanks de lineaire groei van de takken groeien populieren wel min of meer exponentieel, gemeten van jaar tot jaar (figuur 11.10). Dit komt omdat een populier naarmate hij het beter heeft, meer zijscheuten aanlegt, zodat van jaar tot jaar het aantal blad-dragende takken wel exponentieel toeneemt.

De relatieve groeisnelheid is in hoge mate afhankelijk van de temperatuur (figuur 11.11, jonge erwten), enerzijds omdat de fotosynthese temperatuur-afhankelijk is (figuur 3.1) en anderzijds omdat bij te hoge of te lage temperatuur veel minder bladoppervlak per eenheid geproduceerde fotosynthese produkten gemaakt worden. Dit laatste heeft verschillende oorzaken.

Het is een algemeen verschijnsel dat bij sub- of supra-optimale temperaturen de aktiviteit van de wortel wat betreft de opname van water en voedingsstoffen, sterker nadelig beïnvloed wordt dan die van de spruit wat betreft de fotosynthese, zodat het functionele evenwicht tussen de organen alleen gehandhaafd kan worden door het vormen van relatief meer wortels, naarmate de temperatuur van de plant verder van het optimum afwijkt. Daarnaast wordt de celdeling en de celstrekking in de meristematische weefsels meer door de temperatuur beïnvloed dan de fotosynthese en dit uit zich niet alleen in dikkere organen, maar ook in een toenemend gehalte aan suikers bij te hoge en te lage temperaturen (figuur 11.12). Over de fysiologische oorzaken van de invloed van de temperatuur op celdeling, groei en orgaanfunctie is weinig bekend

afwezigheid
exponentiële
groei

invloed van de
temperatuur

groei en
reserves

De resultaten voor al deze effecten zijn specifiek voor de soort. Ter illustratie zijn in figuur 11.13 de verbanden tussen relatieve groeisnelheid en temperatuur in het vegetatieve stadium weergegeven voor een zestal plantensoorten, verbouwd op goed bemeste en goed met water voorziene grond. Er zijn plantensoorten, zoals rogge, die reeds bij een lage temperatuur groeien en ook bij een relatief lage temperatuur hun optimale groeisnelheid bereiken, maar ook planten zoals mais, die een veel hoger liggend temperatuur traject op prijs stellen.

Planten die reeds ver beneden 10 graden kunnen groeien (granen, erwten) worden reeds in de herfst, in de winter of in het vroege voorjaar gezaaid, maar voor planten van de tweede groep (bonen, mais) moet het zaaien uitgesteld worden tot eind april of begin mei.

12. De ontwikkeling van planten

De invloed van de weersfactoren is niet beperkt tot de snelheid van groei, maar strekt zich ook uit tot de snelheid waarmee planten met een beperkte levensduur (een tot twee jaar) via bloei tot rijping komen. Een dergelijke ontwikkelingscyclus is heel duidelijk bij mais. Voor enige tijd ontwikkelen zich alleen bladeren en wortels, maar na de aanleg van het 11e blad wordt begonnen met de groei van de stengel, die na de aanleg van nog een zevental bladeren afgesloten wordt met de manlijke bloeiwijze. De periode van kieming tot het verschijnen van deze pluim wordt de vegetatieve fase genoemd. Gedurende het laatste gedeelte van deze fase worden in de oksels van enkele bladeren vrouwelijke bloeiwijzen aangelegd, die aan het begin van de generatieve fase uitgroeien, bevrucht worden en daarna zaaddragende kolven gaan opleveren. Gedurende deze generatieve fase wordt verreweg het grootste deel van de fotosynthese produkten gebruikt voor het vullen van de korrels. Aan het eind van de generatieve fase sterft de plant af en rijpen de korrels.

Wanneer de planten op de gebruikelijke tijden gezaaid worden, komen slechts een bepaald aantal bladeren per spruit gedurende de vegetatieve fase tot ontwikkeling. Bij veel mais-rassen bedraagt dit een 18-tal, bij de gewone granen 9 - 12, afhankelijk van soort en ras. Door het tellen van het aantal verschenen

ontwikkelings-
cyclus mais

vegetatieve
fase

generatieve
fase

beperkt aantal
bladeren

bladeren kan dus vastgesteld worden hoever de plant met zijn ontwikkeling in de vegetatieve fase is voortgeschreden. De snelheid waarmee deze ontwikkeling plaatsvindt, hangt in sterke mate af v.d. temperatuur, maar niet v.d. lichtintensiteit of de fotosynthesesnelheid (fig. 11.6, mais). Voor mais duurt het bij een temperatuur van 15 graden telkens ongeveer 6 dagen voordat een blad verschijnt, maar bij een temperatuur van 30 graden slechts 1,5 dag. Omdat de snelheid waarmee nieuwe bladeren verschijnen, onafhankelijk is van het reeds verschenen aantal bladeren, is het mogelijk de ontwikkelingssnelheid van een plant te definieren als het omgekeerde van het aantal dagen dat nodig is om van kieming tot verschijnen van aar of pluim te geraken.

snelheid van
ontwikkeling

uiteindelijke
grootte van
planten

Het verband tussen ontwikkelingssnelheid en temperatuur is weer sterk afhankelijk van de soort (figuur 12.1). Evenmin als bij de groei, is over de fysiologische oorzaken van deze soortverschillen weinig bekend. Een vergelijking van figuur 11.13 met groeisnelheden en figuur 12.1 met ontwikkelingssnelheden laat zien dat de temperatuur-afhankelijkheid van beide processen niet hetzelfde is.

uit koele streken

In het traject van 15 tot 25 graden neemt de ontwikkelingssnelheid van rogge toe van $18 \cdot 10^{-3}$ tot $25 \cdot 10^{-3} \text{ dag}^{-1}$, maar de relatieve groeisnelheid slechts van 0.18 tot 0.20 dag^{-1} . Bij 25 graden is de groeiperiode dus 30 procent korter, maar de relatieve groeisnelheid slechts 10 procent groter dan bij 15 graden en dit heeft tot gevolg dat de uiteindelijke grootte van de plant bij 25 graden kleiner is dan bij 15 graden. Hetzelfde geldt voor tarwe, haver, gerst en erwten, allemaal gewassen die zich thuis voelen in koele klimaten.

uit warme streken

Bij het hier gegeven mais-ras neemt in het traject van 15 naar 25 graden de ontwikkelingssnelheid toe van $10 \cdot 10^{-3}$ tot $20 \cdot 10^{-3} \text{ dag}^{-1}$, dus met een factor 2 en de relatieve groeisnelheid van 0.1 tot 0.3 dag^{-1} , dus met een factor 3 en dit leidt tot grotere maisplanten bij 25°C . Hetzelfde geldt voor de stamboom, die ook uit warmere streken afkomstig is.

plant en gewas

De uiteindelijke grootte van mais of stamboom kan alleen toenemen met toenemende temperatuur wanneer de hoge relatieve groeisnelheid bij hoge temperatuur zich kan handhaven. In een gewas waar op den duur toch alle licht onderschept wordt, is dit echter niet het geval, zodat hier de uiteindelijke grootte toch afneemt met toenemende temperatuur. Deze wisselwerking tussen

standruimte en temperatuur is geïllustreerd in figuur 12.2. Bij de teelt in kassen (tuinbouw) dient men in het bijzonder aandacht te zijn op deze interactie.

koude behoefte van planten

In het voorgaande is gesteld dat de graangewassen, afhankelijk van soort en ras, ongeveer 9-12 bladeren ontwikkelen. Dit gaat altijd op voor de eenjarige granen die in het voorjaar kiemen en binnen hetzelfde kalenderjaar hun levensloop beëindigen, maar alleen voor tweejarige granen wanneer deze in herfst of winter gezaaid worden. Bij voorjaarszaad van deze tweejarige planten worden veel meer bladeren gevormd en treedt pas zaadvorming op na het ondergaan van de winter. Veel tweejarige planten moeten dus een tijdlang in een bepaald temperatuurtraject of aan een bepaalde opeenvolging van temperaturen blootgesteld worden om te kunnen bloeien. Hierbij hebben dikwijls temperaturen van omstreeks 0° een optimaal effect. Dit noemt men koudebehoefte en het voorzien in deze behoefte wordt aangeduid als vernalisatie of jarowisatie, dit is het in zomerconditie brengen.

vernalisatie of jarowisatie

De wintergranen kunnen reeds in zomerconditie gebracht worden door het gekweekte zaad een koudebehandeling te doen ondergaan, maar stoppelknollen-zaad dient gevernaliseerd te worden na de kieming. Er zijn ook planten die een zekere grootte moeten hebben voordat vernalisatie mogelijk is. Zo is in de praktijk van de zaadteelt van sluitkool bekend dat de planten met behoorlijke afmetingen de winter moeten ingaan om het volgende zaad te kunnen opbrengen.

Bieten blijven gedurende de hele zomer in het vegetatieve stadium en gaan pas tot bloei over nadat zij in de winter zijn blootgesteld aan koude. Bij achterwege blijven van deze koude, blijven bieten altijd in het vegetatieve stadium (figuur 12.3). Wanneer echter vroeg gezaaid wordt, is het mogelijk dat al in het voorjaar in de koudebehoefte van een deel van de planten voorzien wordt. De daaruit voortkomende schieters zijn hinderlijk bij de verwerking tot suiker. Veel overjarige grassen behoeven ook vernalisatie, zodat in de zomer alleen die spruiten kunnen gaan bloeien die overwinterd zijn en de na de winter gevormde spruiten vegetatief blijven.

bollen

De bolgewassen uit de gematigde luchtstreken behoeven ook koude om tot bloei te komen. Na de bloei worden de fotosynthetische produkten van de bladeren opgeslagen in de bol (zie plantkunde diktaat voor anatomie). Na het afsterven van bladeren vindt dan de bloemaanleg plaats bij een optimum temperatuur van circa 25 graden, terwijl voor het doorbreken van de daaropvolgende rust-toestand een koude periode en opeenvolgende perioden van stijgende temperatuur noodzakelijk zijn. Een volledige temperatuurbehandeling van de tulp is weergegeven in het schema van figuur 12.4. De grote gevoeligheid van de tulp is geïllustreerd in figuur 12.5, waar de gevolgen van een temperatuurverschil van twee graden in de eerste koude periode weergegeven is. Kennis van de thermoperiodiciteit van bolgewassen is van groot belang voor de export.

thermoperiodiciteit

rustbreking

Een deel van de temperatuurbehandeling van de bolgewassen is niet noodzakelijk voor de aanleg van de bloem, maar om de rust te breken. Deze rustbreking is ook nodig bij veel bomen en struiken, die bloem- of eindknop wel in de zomer aanleggen, maar deze pas na een koudebehandeling tot uitlopen kunnen brengen. Knollen van aardappelen behoeven ook een rustbreking, meestal door koude, voordat uitlopen mogelijk is.

daglengte

Bij het uitzaaien van maisrassen uit zuidelijker streken in Nederland ontstaan planten met wel 40 bladeren. Deze komen zo laat in bloei, dat in de herfst geen zaad verkregen wordt. Blootgesteld aan korte dagen en lange nachten gaan deze rassen al na de vorming van een veel kleiner aantal bladeren bloeien. Zomergranen en wintergranen (na jarowisatie) blijken juist lange dagen en korte nachten te behoeven om na de vorming van een klein aantal bladeren te gaan bloeien. Deze invloed van de daglengte op het tijdstip van bloei en de morfologie van de plant is omstreeks 1910 aangetoond bij hennep en omstreeks 1920 uitvoerig onderzocht aan tabak.

drie reactiepatronen

Onderzoek nadien heeft uitgewezen dat het tijdstip van bloei van veel planten in hoge mate afhangt van de lengte van de nacht, speciaal gedurende de jeugdperiode. Er kunnen drie reactiepatronen onderscheiden worden, die schematisch voorgesteld zijn in figuur 12.6, waar de ontwikkelingsnelheid is weergegeven als functie van de lengte van de dag bij een 24 uur cyclus van licht en donker. Bij dagneutrale planten hangt

de snelheid van ontwikkeling in het geheel niet af van de daglengte. Bij korte-dag planten neemt in het traject van 12 uur licht de snelheid van ontwikkeling af bij toenemende daglengte; des te korter de dag, des te eerder bloei. Bij de lange-dag planten blijkt in dit traject het omgekeerde het geval te zijn.

Het verschil tussen korte-dag en lange-dag planten is gra-
dueel; er zijn daglengten waarbij korte-dag planten als lange-
dag planten reageren en omgekeerd. Er zijn ook daglengten waar-
bij zij als dagneutrale planten reageren, maar deze "facultatieve"
dagneutraliteit dient wel onderscheiden te worden van de echte
dagneutraliteit van planten die in het geheel geen mechanisme
hebben om op de daglengte te reageren.

synchronisatie
van bloei

Naast de koudebehoefte is de behoefte aan bepaalde dag-
lengten een effect of middel om de ontwikkeling en bloei van
planten te synchroniseren ondanks verschillen in zaaitijd en groei.

bollen

De voorjaarsbolgewassen moeten het hebben van de periode
dat de bomen nog niet in het blad staan en hebben geen tijd om
de synchronisatie van de ontwikkeling te laten afhangen van de
daglengte. Zij zijn dus dagneutraal, maar dit gemis wordt ruim-
schoots goedge maakt door een uitgebalanceerde gevoeligheid voor
wisselingen in temperatuur.

mais

Mais is een korte-dag plant, maar reageert in Nederland waar
de zaai niet voor half april kan plaatsvinden, als een dagneutrale
plant, dat wil zeggen zijn ontwikkelingssnelheid wordt niet ver-
traagd door later zaaien. Onze overige zomergranen zijn allemaal
lange-dag planten, dat wil zeggen dat hun ontwikkelingssnelheid
toeneemt bij laat zaaien. Door laat zaaien wordt dus aan beide
kanten van de groeiperiode afgeknabbeld en zomergranen zijn dan
ook ongeschikt als noodgewas, dat wil zeggen als een gewas dat
gezaaid wordt na mislukking van een eerder zaaisel. Gerst is nog
het meest dagneutraal bij onze daglengten in het voorjaar en af-
gezien van mais dus het meest geschikt als noodgewas.

granen

rasverschillen

De daglengtegevoeligheid van soorten is niet dezelfde voor
alle rassen, zoals geïllustreerd is in figuur 12.7 voor de zomer-
tarverassen Blanka, Peko en Florence x Aurore (FxA). In Nederland
wordt het op prijs gesteld dat zomertarwe omstreeks 15 juli in
de aar komt en valt het daglengte gevoelige jeugd stadium ergens
in april, wanneer de daglengte circa 14 uur bedraagt. Het Duitse
ras Peko is hierbij aangepast, maar het Zweedse ras Blanka komt

hier laat in de aar. Dit is in Zweden, waar de daglengte in april een paar uur langer is, natuurlijk beter. Het sub-tropische ras FxA komt in Nederland veel te vlug tot bloei, maar is uitermate geschikt als winterras in Noord-Afrika, waar de daglengte 10-11 uur bedraagt. Daglengte-gevoelige gewassen kunnen wel langs de breedtegraad, maar niet langs de lengtegraad verspreid worden.

bomen

In de bosbouw is de daglengte-reactie ook van groot belang. Jonge populierenscheuten vormen in korte dag slechts een tiental bladeren, maar in onze zomer gaat de groei gewoon door om pas in de nazomer tot staan te komen. Bij de beuk en eik wordt de groei van in het voorjaar uitgelopen takken reeds in mei-juni na het vormen van een tiental bladeren afgesloten, maar bij deze bomen kunnen in de zomer weer nieuwe scheuten uitlopen onder invloed van lange dag (St. Jans lot); de groei van deze takjes wordt ook weer na korte tijd beëindigd. Dit na korte tijd weer afsluiten van de groei van de takken bij beuken en eiken maakt dat deze boomsoorten naar verhouding veel hout produceren en langzaam groeien. Zij zijn vooral geschikt in bossen omdat daar het vermogen om veel blad te vormen toch niet tot zijn recht komt door de onderlinge beschaduwning. De populier is daarentegen juist geschikt als laanboom, omdat het vermogen veel blad te vormen onder vrijstaande omstandigheden een groot voordeel is.

tuinbouwgewassen

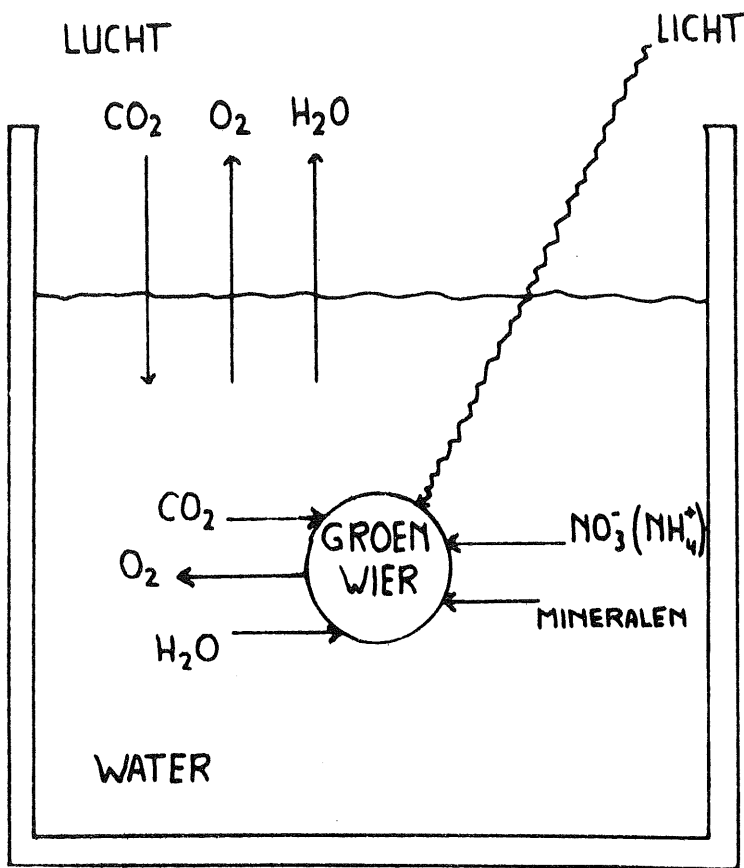
In land- en bosbouw is het ondoenlijk de groei te beïnvloeden door het kunstmatig verlengen of verkorten van dagen, maar in de tuinbouw kan dit wel. Chrysanten gaan bij het korter worden van de dagen bloeien, maar de bloei kan gemakkelijk uitgesteld worden tot de kerstdagen door het geven van maar een zwakke bijverlichting en bij aardbeien kan een tweede oogst in de herfst verkregen worden door van half mei tot half juni de bakken voor een deel van de dag af te dekken. Of deze aardbeien kunnen concurreren met het diepvriesprodukt of met ander fruit dat zo overvloedig beschikbaar is in de herfst, is een andere zaak.

GRONDSLAGEN PLANTAARDIGE PRODUCTIE

Algemene Plantenteeltkunde I

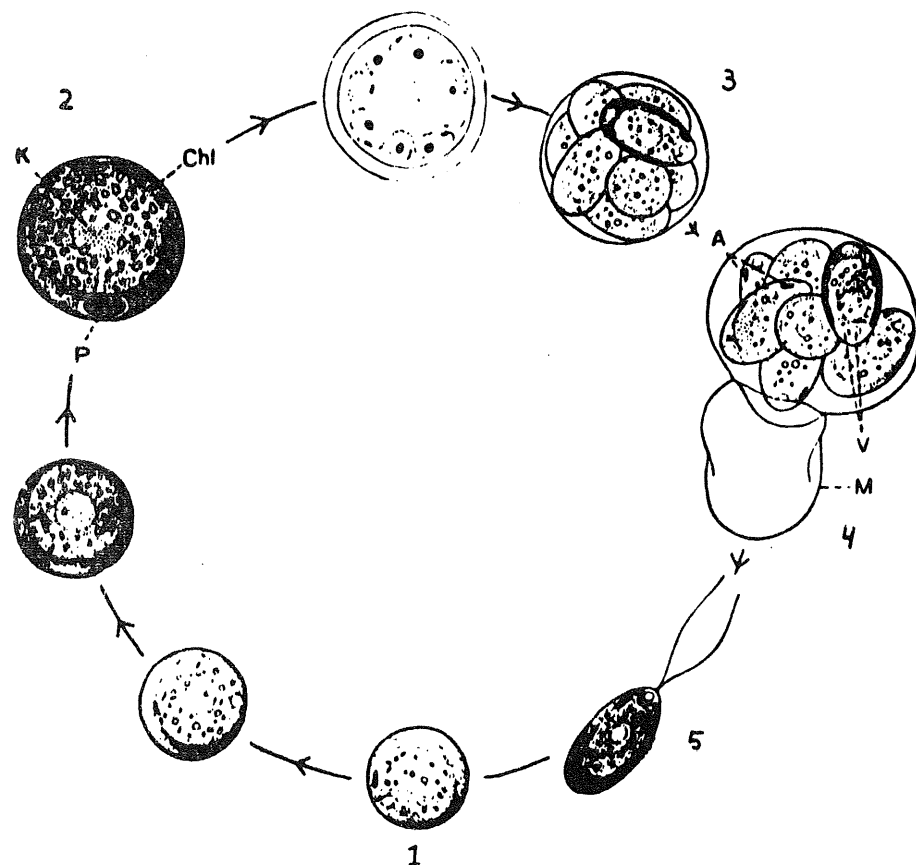
(FIGUREN)

C.T. de Wit



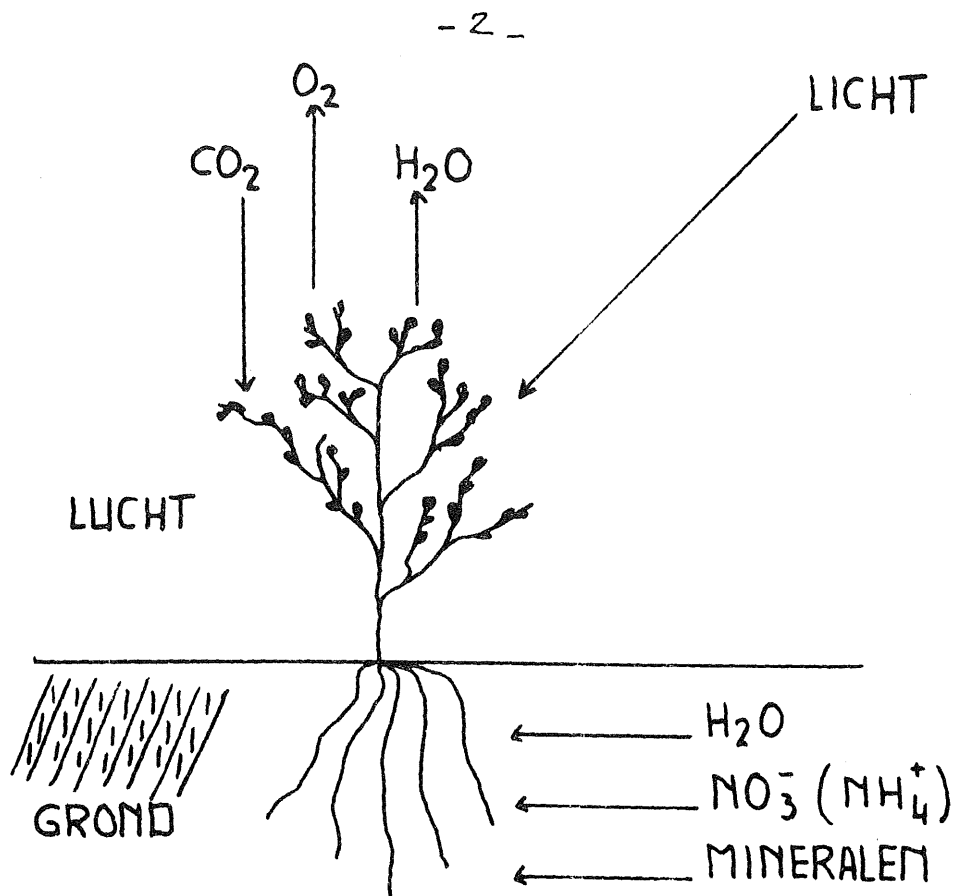
Figuur 1.1:

Uitwisselingsprocessen
van een groenwier

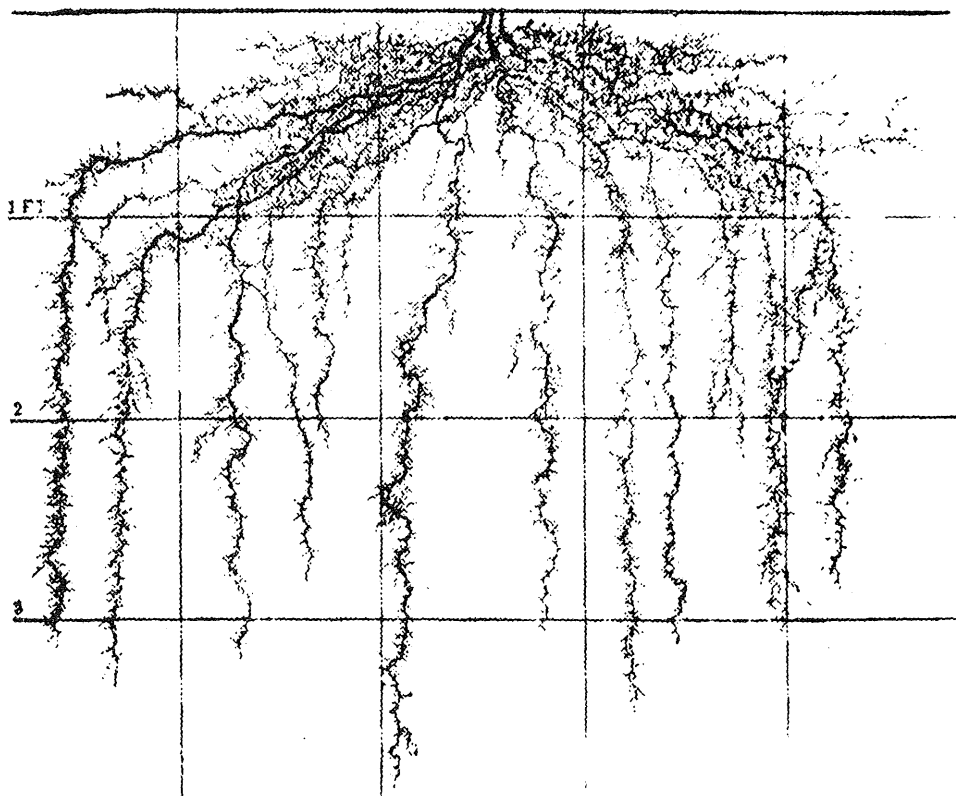


Figuur 1.2:

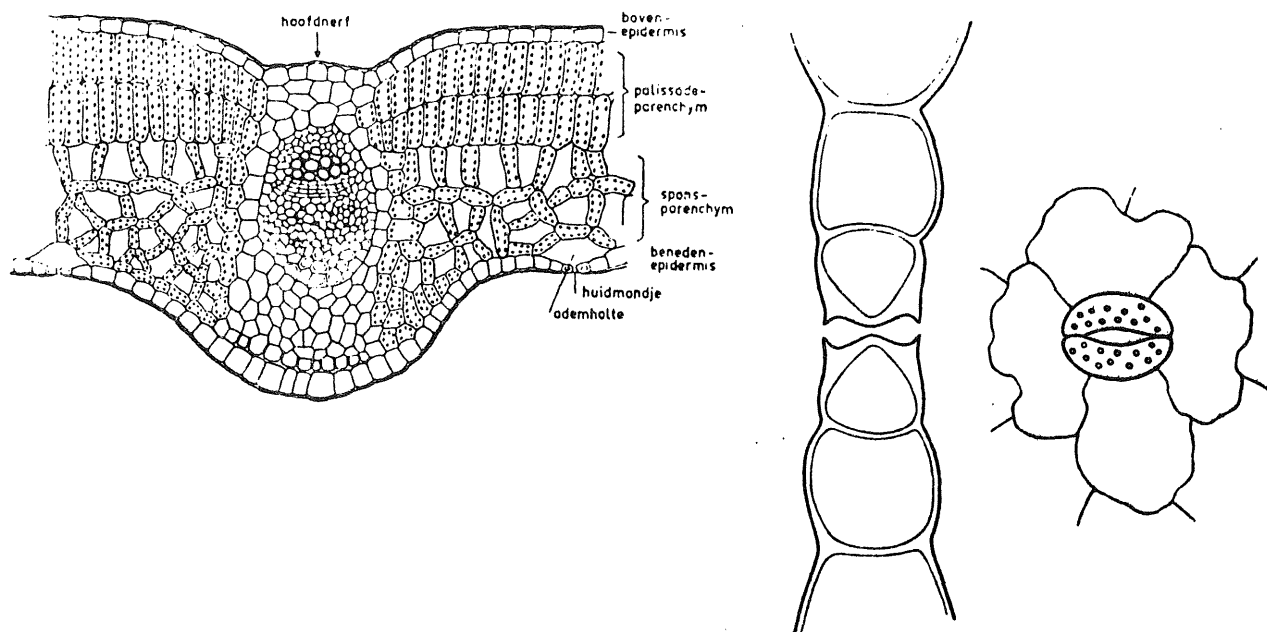
De ongeslachtelijke ont-
wikkeling van een groenwier.



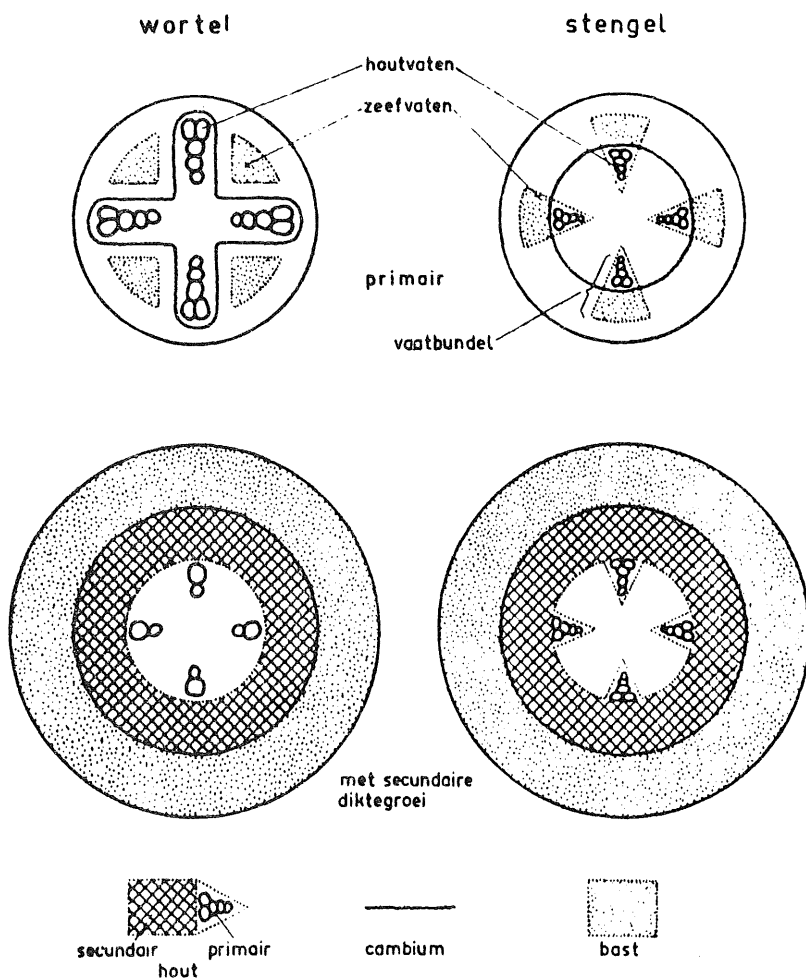
Figuur 2.1: Uitwisselingsprocessen van een plant.



Figuur 2.2: Een wortelstelsel van aardappelen.

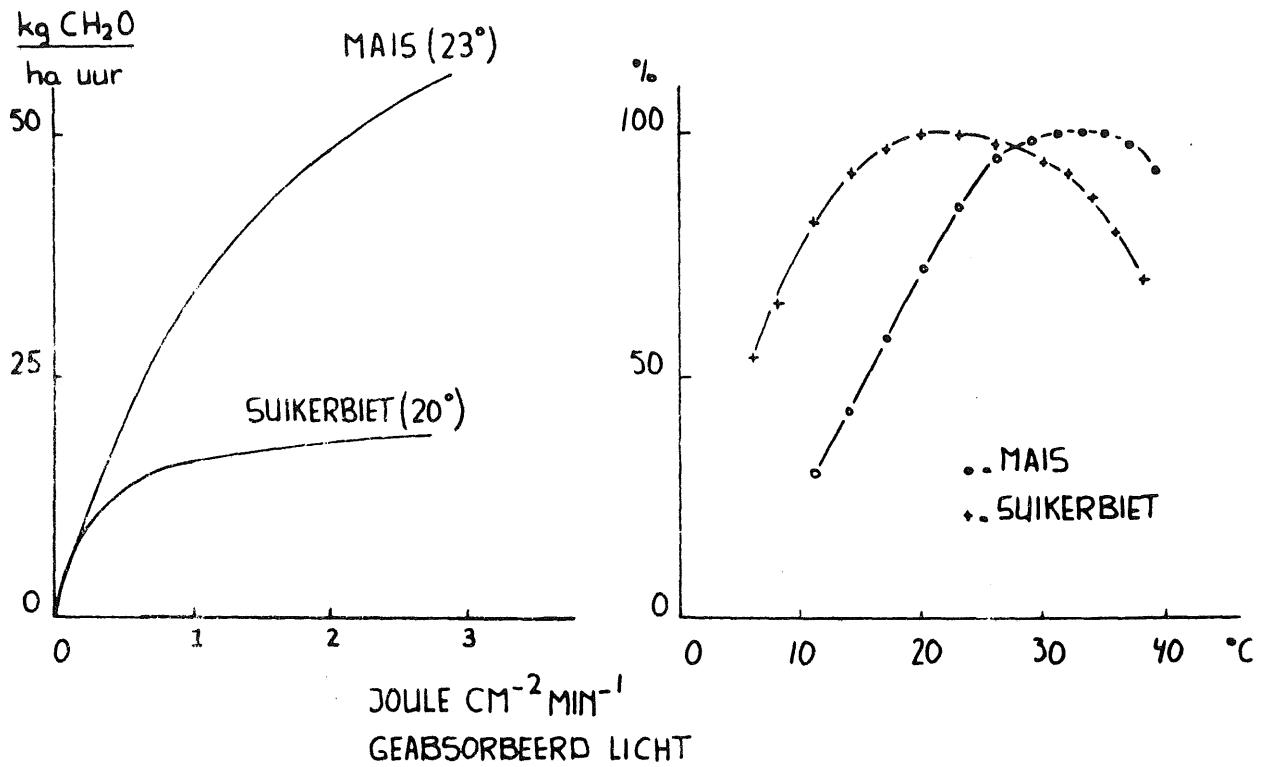


Figuur 2.3: Dwarsdoorsnede van een blad met hoofdnerf en een huidmondje in zij- en bovenaanzicht.

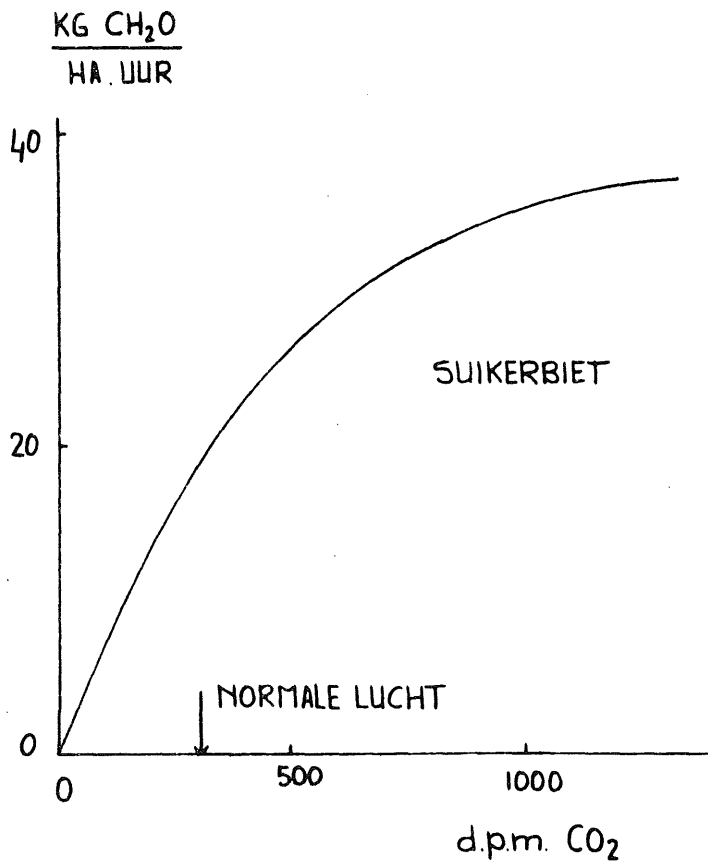


Figuur 2.4:

Dwarsdoorsnede van een stengel en wortel.



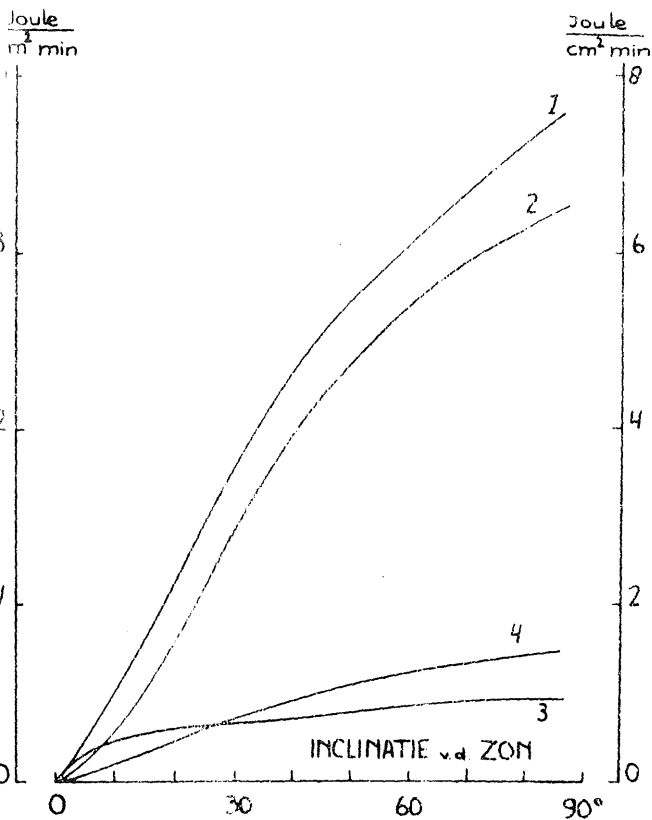
Figuur 3.1: De fotosynthesesnelheid van een bieten- en een maisblad in afhankelijkheid van de lichtintensiteit en van de temperatuur.



Figuur 3.2: De fotosynthesesnelheid van een blad van suikerbieten in afhankelijkheid van de CO_2 -concentratie van de lucht bij hoge lichtintensiteit.

VALLENDE
LICHTEINTENSITEIT

TOTALE GLOBALE
STRALING



Figuur 3.3:

Helder weer:

Curve 1: direkte en diffuse
straling

Curve 2: direkte straling

Curve 3: diffuse straling

Bewolkt weer:

Curve 4: diffuse straling

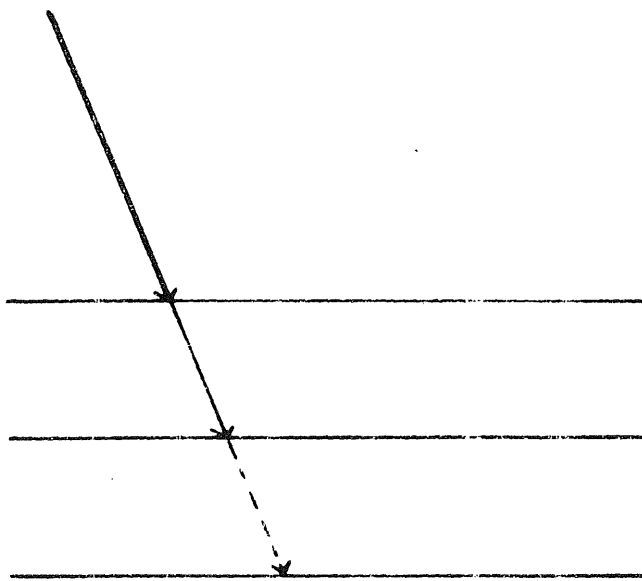
De hoeveelheid straling en
licht die het aardoppervlak
bereikt in afhankelijkheid
van de hoogte van de zon.

LICHT
Joule
cm² min

2.5

0.38

0.04



FOTOSYNTHESE

KG CH₂O

HA. UUR

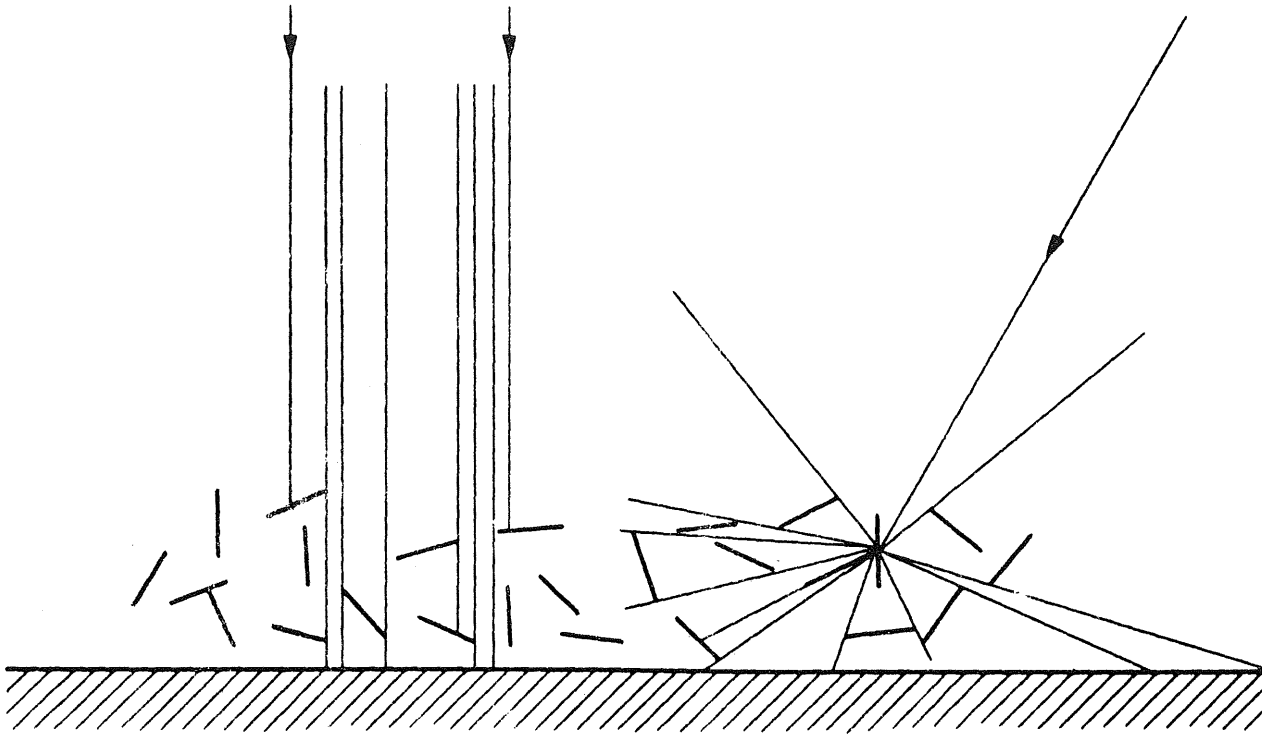
18

11

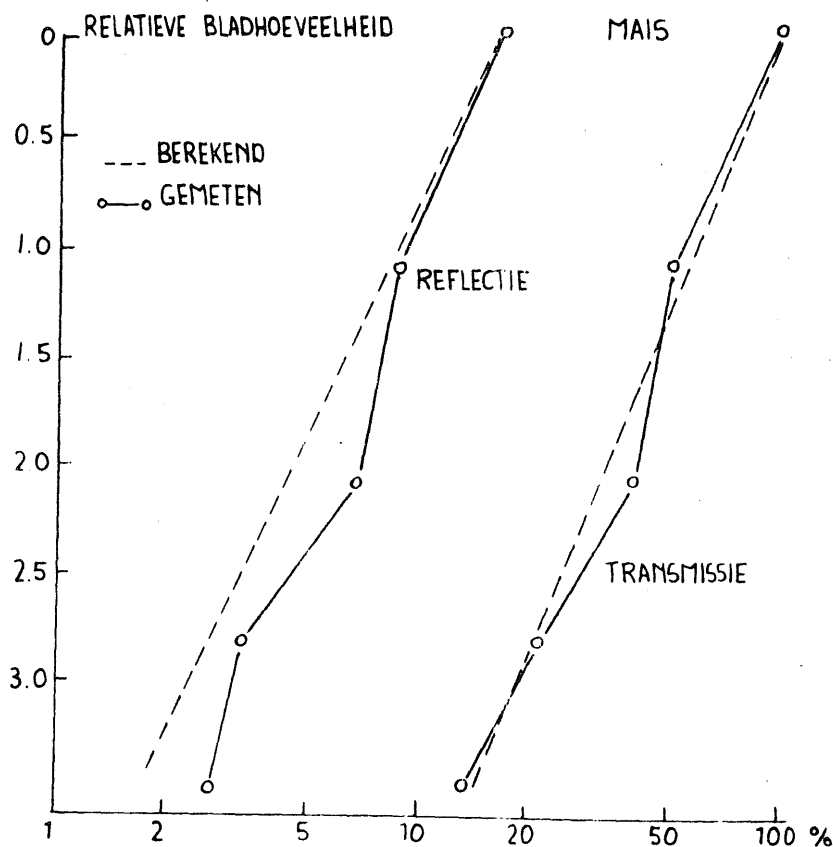
0

29

uur 3.4: De fotosynthese van een bladerdek dat bestaat uit grote, horizontale bladeren met een fotosynthese functie als van bieten en een licht-intensiteit van 2,5 Joule cm⁻² min⁻¹.

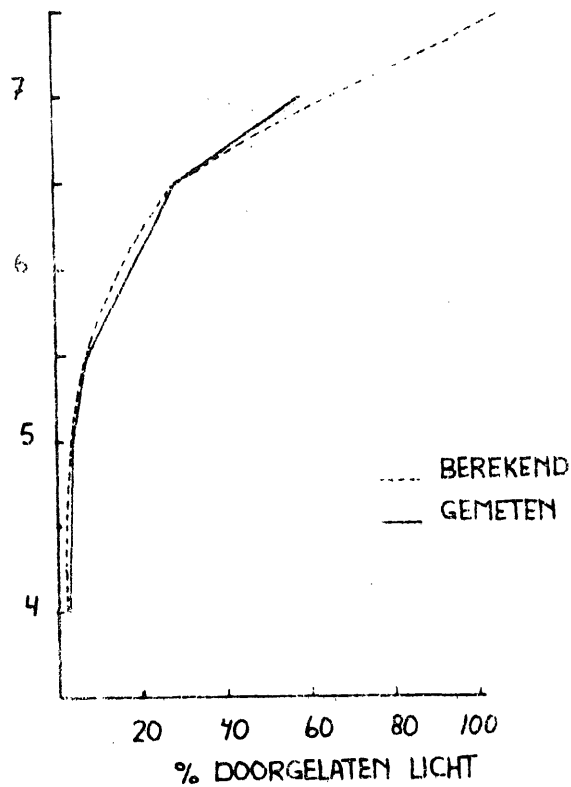


Figuur 3.5: Een schematische voorstelling van een bladerdek met een relatief bladoppervlak van 2, ha blad/ha grond, en van de verdeling van licht dat uit verticale richting komt en dat verstrooid wordt.



Figuur 3.6: Het gemeten en berekende percentage licht dat doorgelaten en gereflecteerd wordt in een maaisgewas in afhankelijkheid van de relatieve blad-

HOOGTE IN METERS



Figuur 3.7:

Het gemeten en berekende percentage licht dat op een akker met tamme kastanje hakhout wordt doorgelaten, in afhankelijkheid van de hoogte.

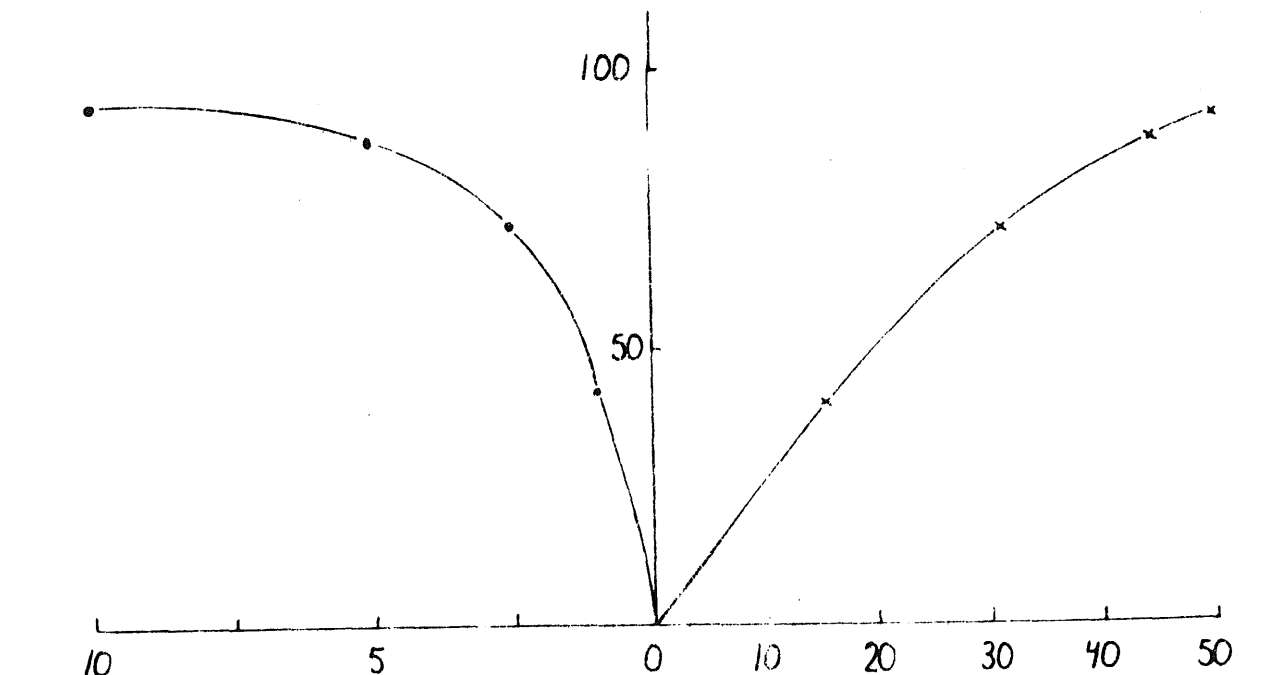
PERCENTAGE
GEABSORBEERD LICHT

100

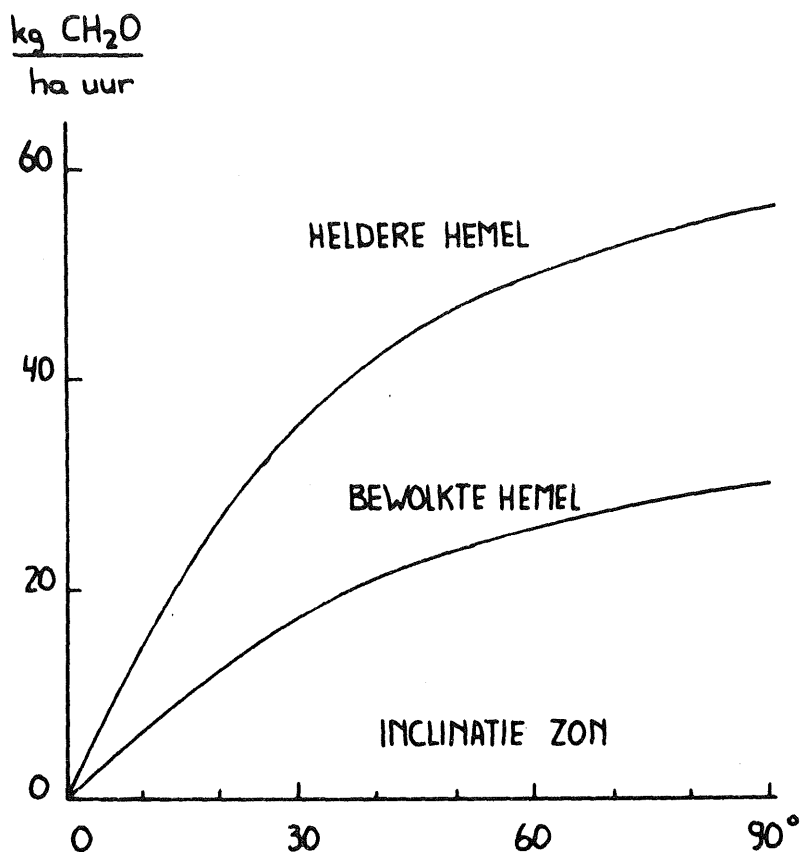
50

RELATIEVE
BLADHOEVEELHEID

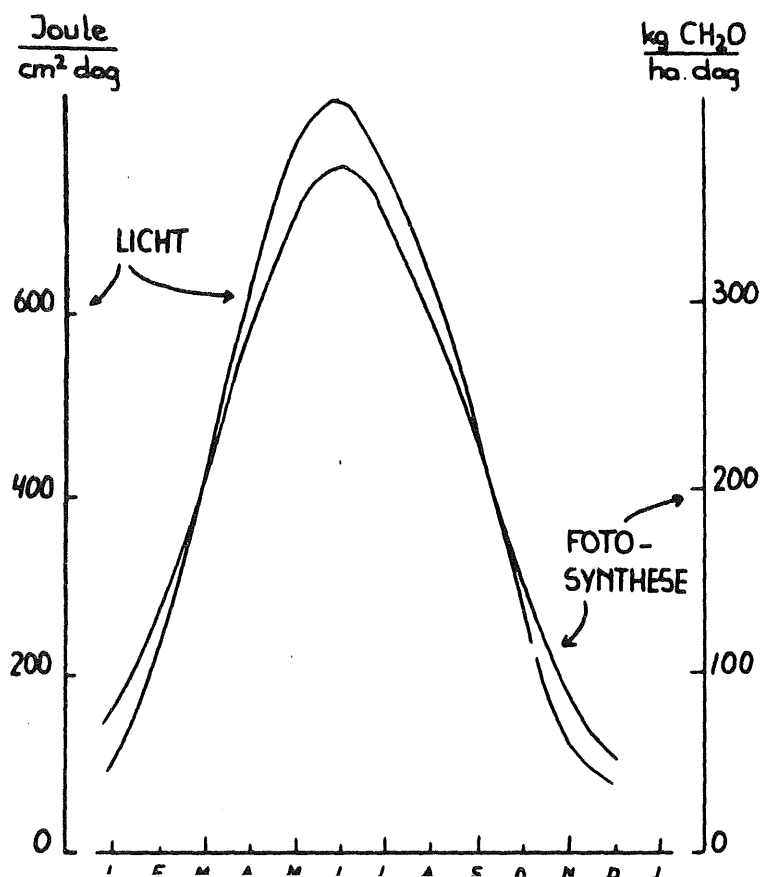
kg CH_2O ha⁻¹ uur⁻¹



Figuur 3.8: De lichtabsorptie en de fotosynthese van een bladerdek van gras bij helder weer en een zonshoogte van 45°, in afhankelijkheid van de relatieve bladhoeveelheid. De fotosynthesefunctie van grasbladeren is ongeveer hetzelfde als die van bietenbladeren in figuur 3.1.



Figuur 3.9: De potentiële fotosynthese van een bieten-bladerdek in afhankelijkheid van de zonshoogte bij helder en bewolkt weer.

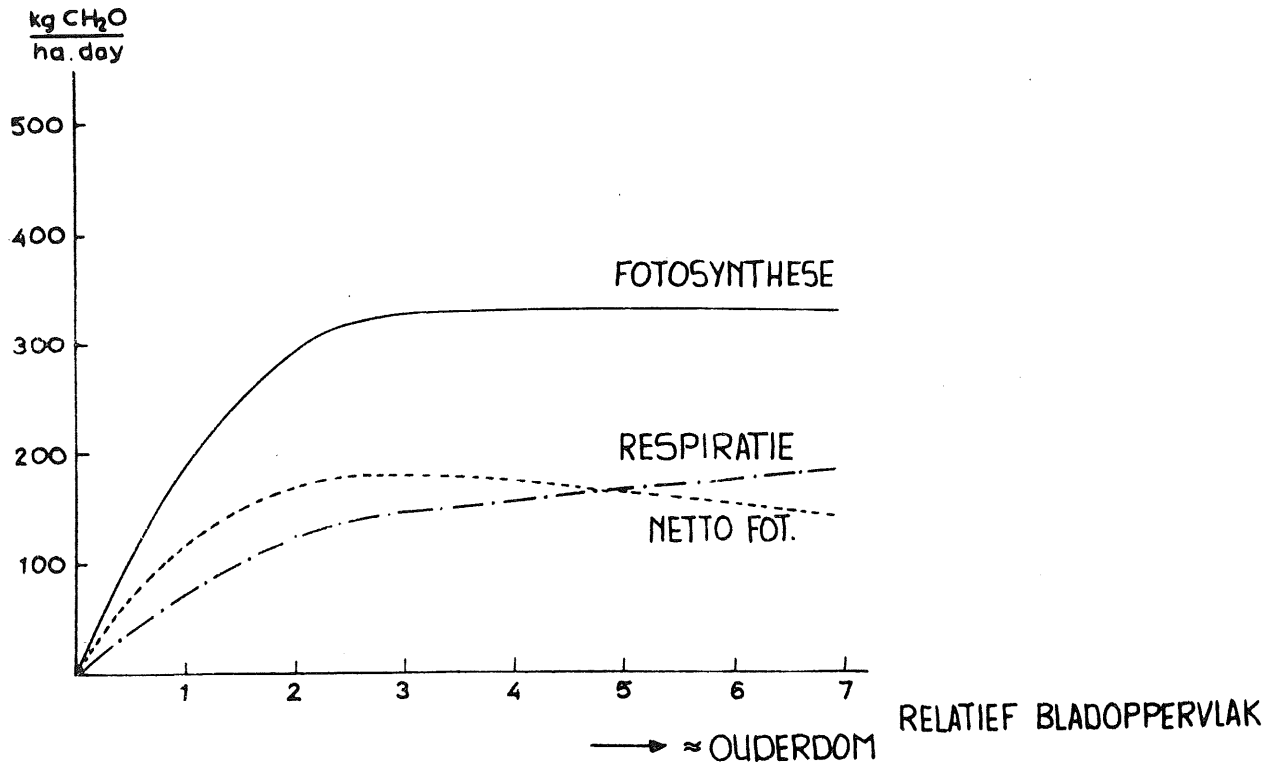


Figuur 3.10:

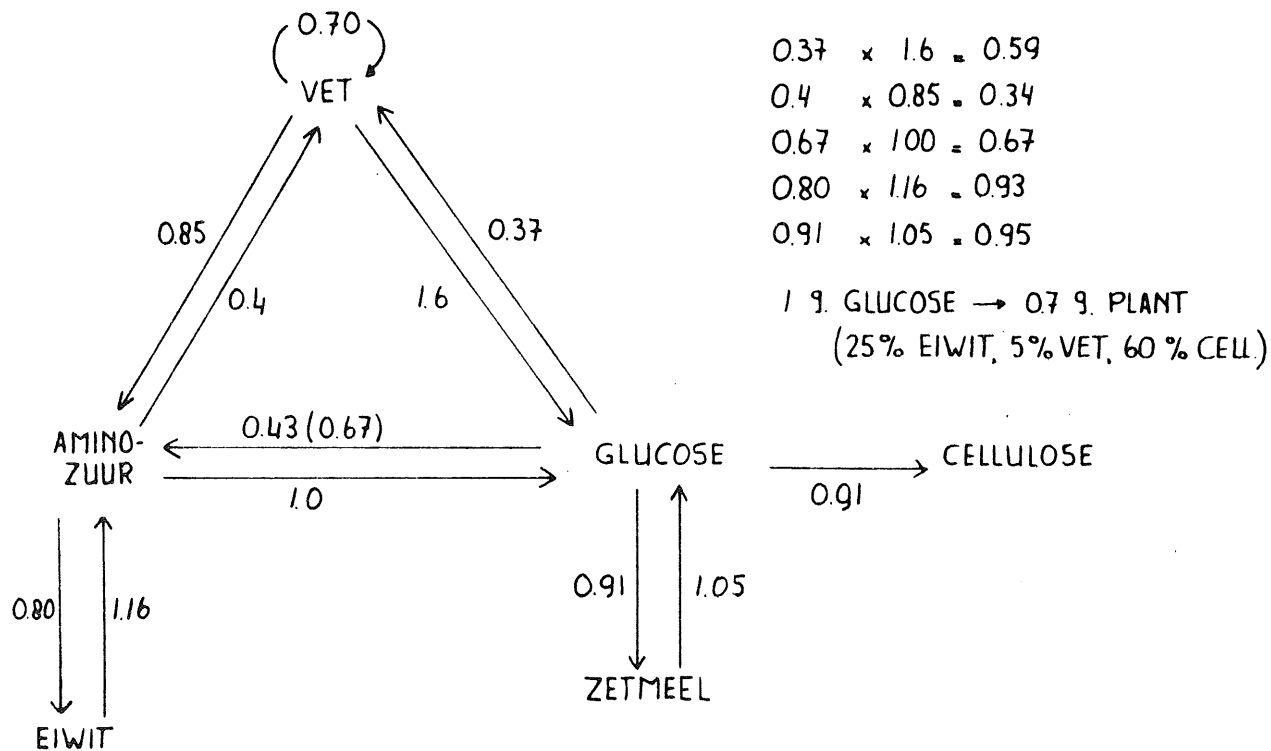
De potentiële fotosynthese van een bieten-bladerdek in Nederland (52°NB) en de dagelijkse totalen van de zichtbare straling.

Figuur 3.11: De dagelijkse waarden van de potentiële fotosynthese bij helder weer (FH) en bewolkt weer (FB) in $\text{kg CH}_2\text{O ha}^{-1} \text{dag}^{-1}$, berekend op basis van figuur 3.9 en de totale dagelijkse hoeveelheid licht (LH) bij zeer helder weer in $\text{Joule cm}^2 \text{dag}^{-1}$. De lichtintensiteit op bewolkte dagen is 0.2 maal die op zeer heldere dagen.

North Lat.		15 Jan.	15 Febr.	15 Maart	15 Apr.	15 Mei	15 Juni	15 Juli	15 Aug.	15 Sept.	15 Okt.	15 Nov.	15 Dec.
0°	LH	1435	1507	1544	1523	1461	1410	1431	1494	1540	1528	1461	1410
	FH	413	424	429	426	417	410	413	422	429	427	418	410
	FB	219	226	230	228	221	216	218	225	230	228	222	216
10°	LH	1251	1389	1502	1569	1578	1565	1569	1578	1544	1444	1302	1218
	FH	376	401	422	437	440	440	440	439	431	411	385	370
	FB	197	212	225	234	236	235	236	235	230	218	203	193
20°	LH	1042	1226	1410	1569	1649	1674	1670	1615	1494	1310	1105	996
	FH	334	371	407	439	460	468	465	451	425	387	348	325
	FB	170	193	215	235	246	250	249	242	226	203	178	164
30°	LH	799	1025	1268	1519	1674	1745	1720	1607	1394	1130	879	749
	FH	281	333	385	437	471	489	483	456	412	356	299	269
	FB	137	168	200	232	251	261	258	243	216	182	148	130
40°	LH	548	795	1088	1419	1657	1766	1728	1544	1247	921	632	494
	FH	218	283	353	427	480	506	497	455	390	314	241	204
	FB	99	137	178	223	253	268	263	239	200	155	112	91
50°	LH	306	548	866	1272	1590	1749	1695	1440	1063	682	385	255
	FH	147	223	310	409	484	522	509	448	358	260	173	130
	FB	60	100	150	207	251	273	265	230	178	121	73	51
60°	LH	92	301	624	1088	1490	1707	1628	1293	841	431	154	172
	FH	66	151	254	383	487	544	523	436	316	195	94	49
	FB	19	60	114	187	245	276	265	216	148	82	31	11
70°	LH	0	84	372	875	1385	1707	1590	1126	594	188	8	0
	FH	0	65	185	350	506	612	575	427	262	114	7	0
	FB	0	16	74	158	241	291	273	200	112	38	1	0
80°	LH	0	0	117	678	1398	1774	1645	1038	339	13	0	0
	FH	0	0	94	333	571	663	632	474	195	11	0	0
	FB	0	0	24	133	257	318	297	196	69	2	0	0
90°	LH	0	0	0	644	1419	1791	1661	1055	167	0	0	0
	FH	0	0	0	371	588	677	646	497	167	0	0	0
	FB	0	0	0	131	269	319	302	215	35	0	0	0

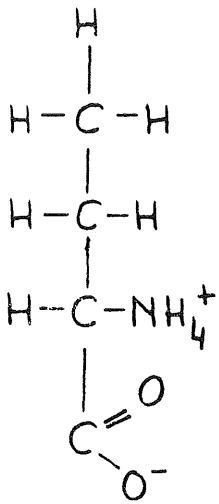


Figuur 4.1: Bruto fotosynthese, respiratie en netto fotosynthese van ondergrondse klaver in afhankelijkheid van de relatieve bladhoeveelheid.

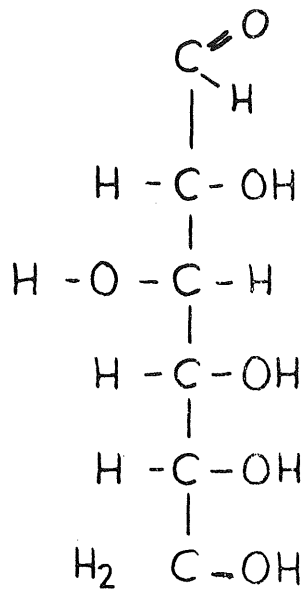


Figuur 4.2: Gewichtsefficiënties van chemische omzettingen

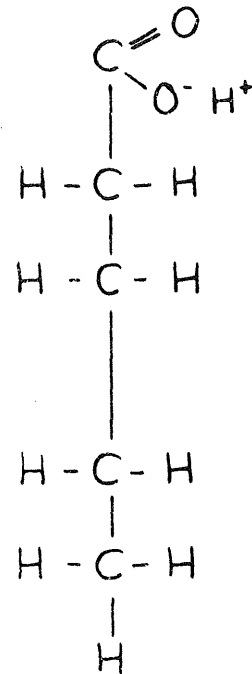
-11-



een aminozuur

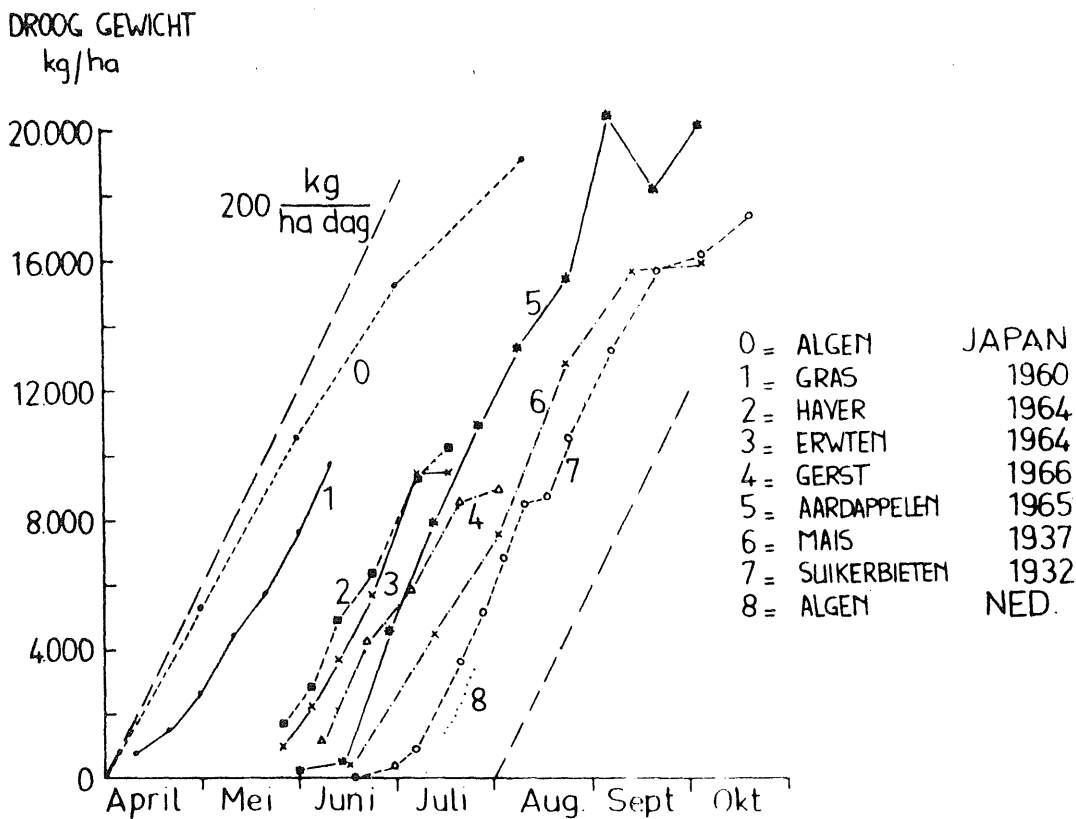


een suiker



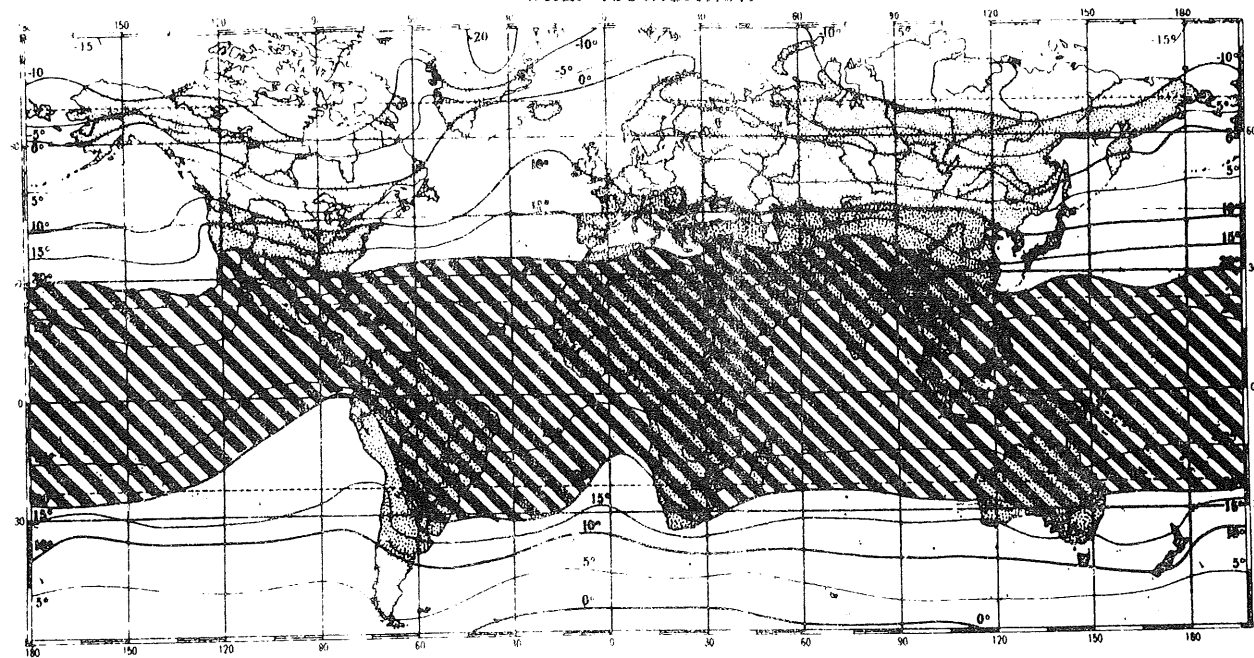
een vetzuur

Figuur 4.3: Structuurformules van een suiker, een aminozuur en een vetzuur.



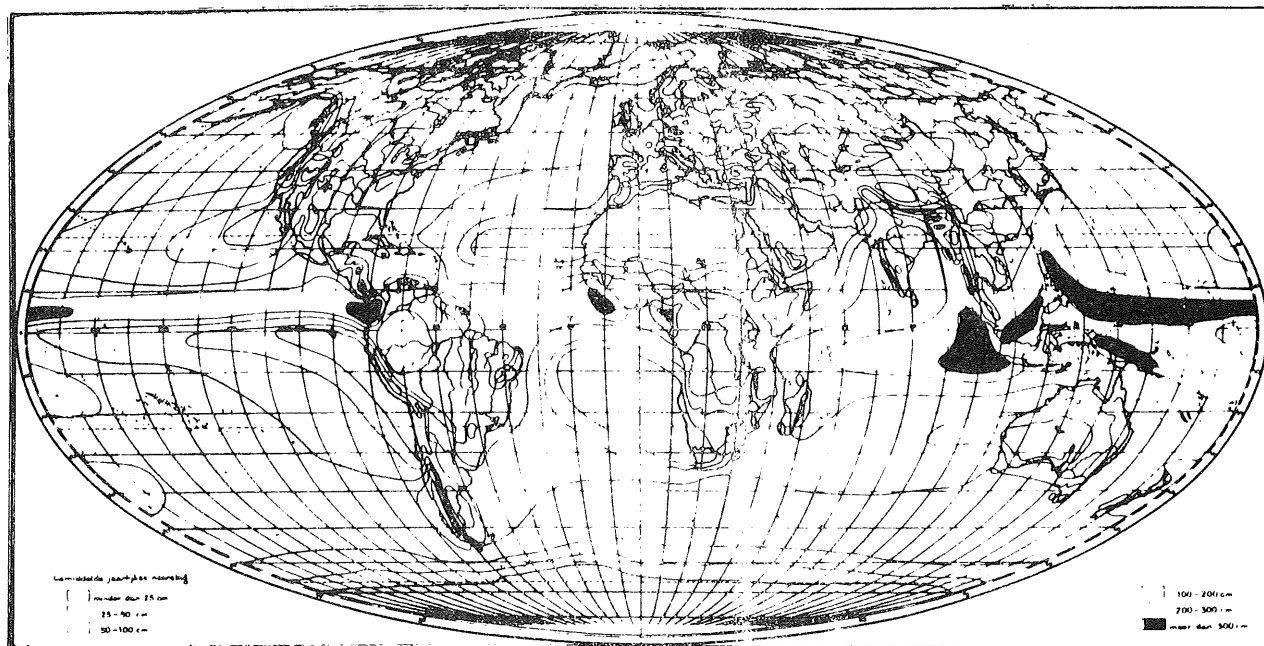
Figuur 5.1: Groeicurven van een aantal landbouwgewassen in Nederland bij waarschijnlijk optimale voeding met water en andere stoffen.

Jaar isothermen



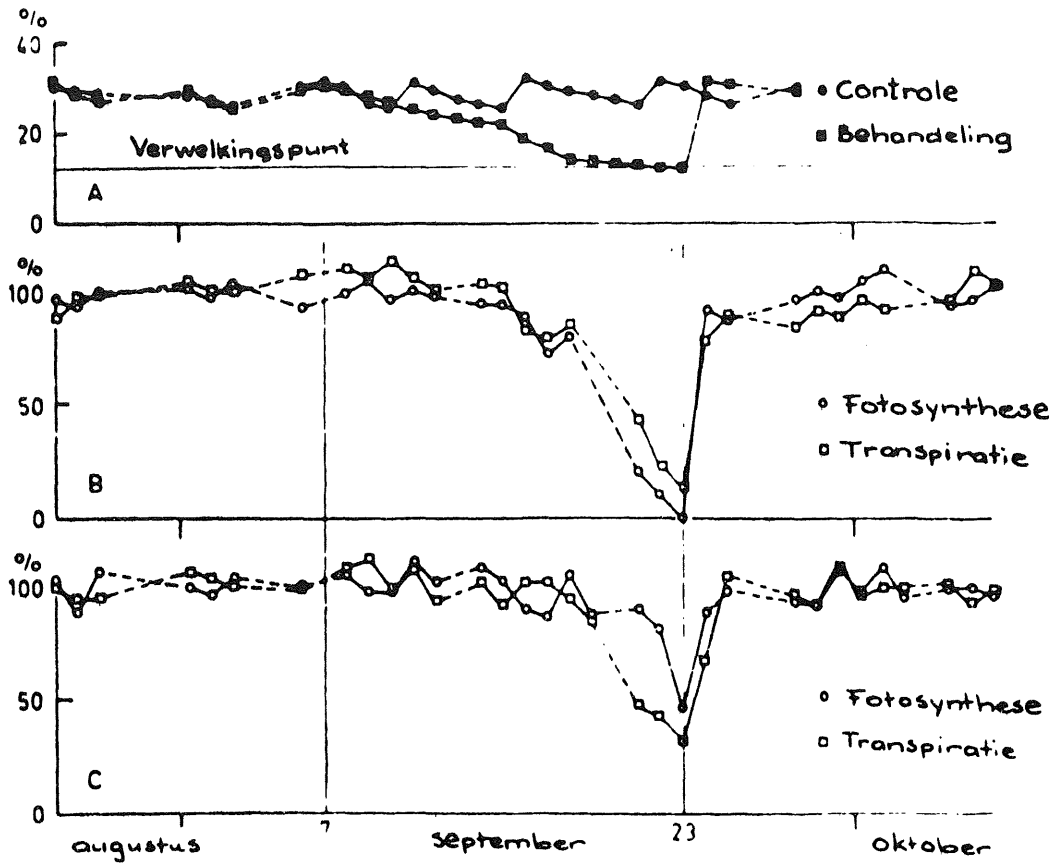
Figuur 6.1: De jaargemiddelden van de temperatuur op aarde.

De neerslag

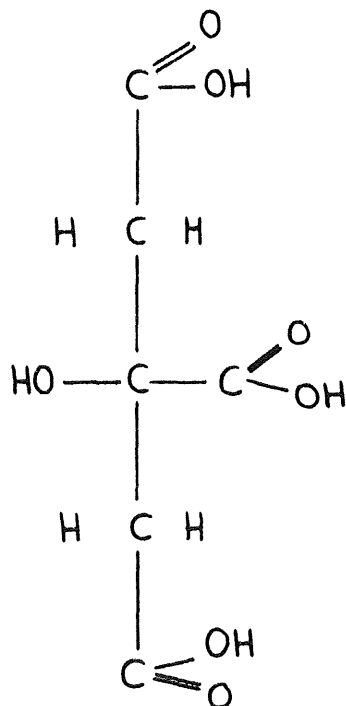


Naar G. Schott en W. Meinard.

Figuur 6.2: De jaartotalen van de regenval op aarde.



Figuur 6.3: De invloed van de uitdroging van de grond op de verdamping en fotosynthese van jonge "pecan" bomen.



CITROENZUUR

een organisch zuur

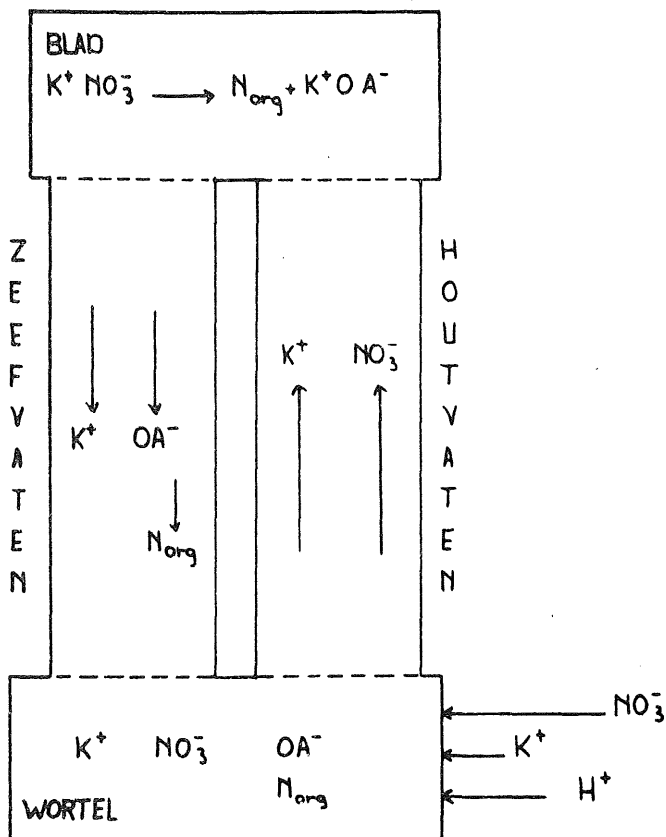
Figuur 7.1:

De structuurformule van een organisch zuur.

Figuur 7.2

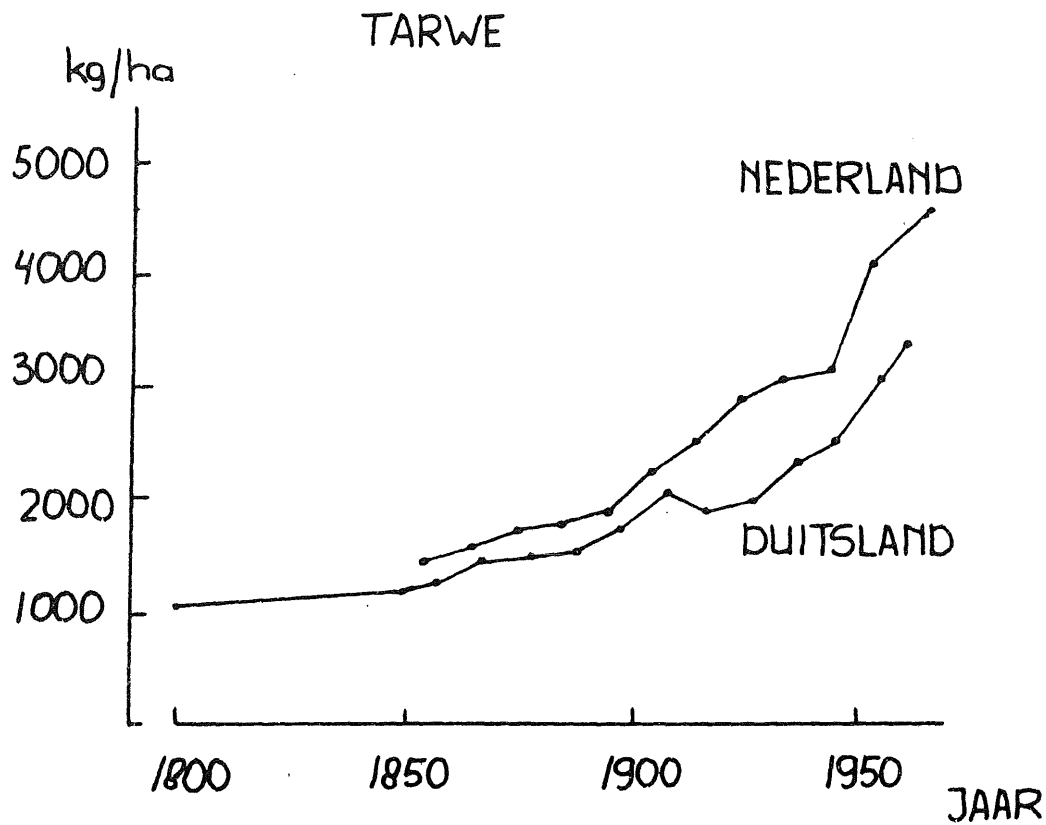
HET STIKSTOFGEHALTE EN HET ORGANISCHE ZOUTGEHALTE VAN GOED GEVOEDE JONGE BIETEN EN ENGELS RAAIGRAS PLANTEN

	BIETEN	GRAS	
N-gehalte (excl. NO_3^-)	2.64	2.00	g at./kg d.s.
Org. Zout- gehalte	2.58	0.86	eq./kg d.s.



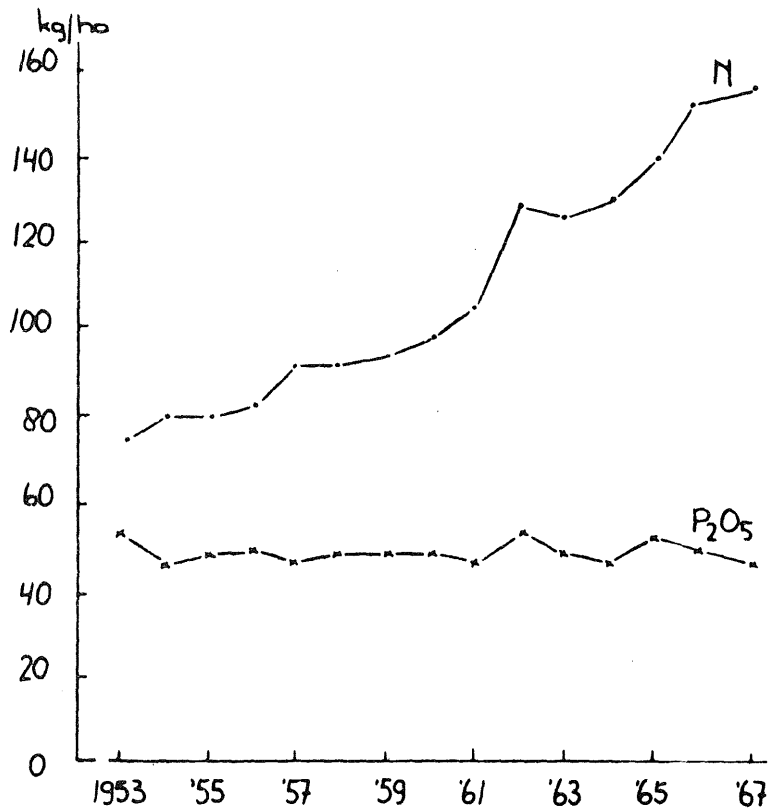
Figuur 7.3:

De kringloop van kali en de verwerking van stikstof in een groeiende plant.



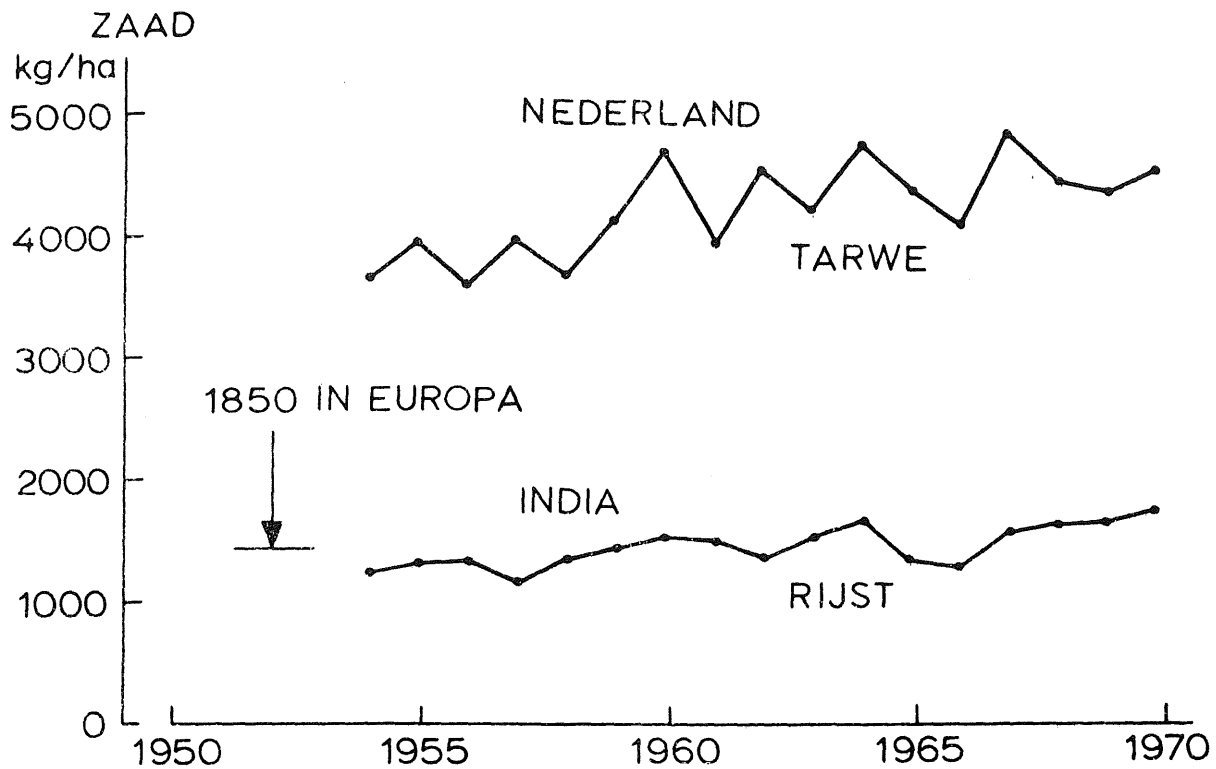
Figuur 8.1: Tarwe-opbrengsten in Duitsland en Nederland sinds 1800.

ZUIVERE MESTSTOF

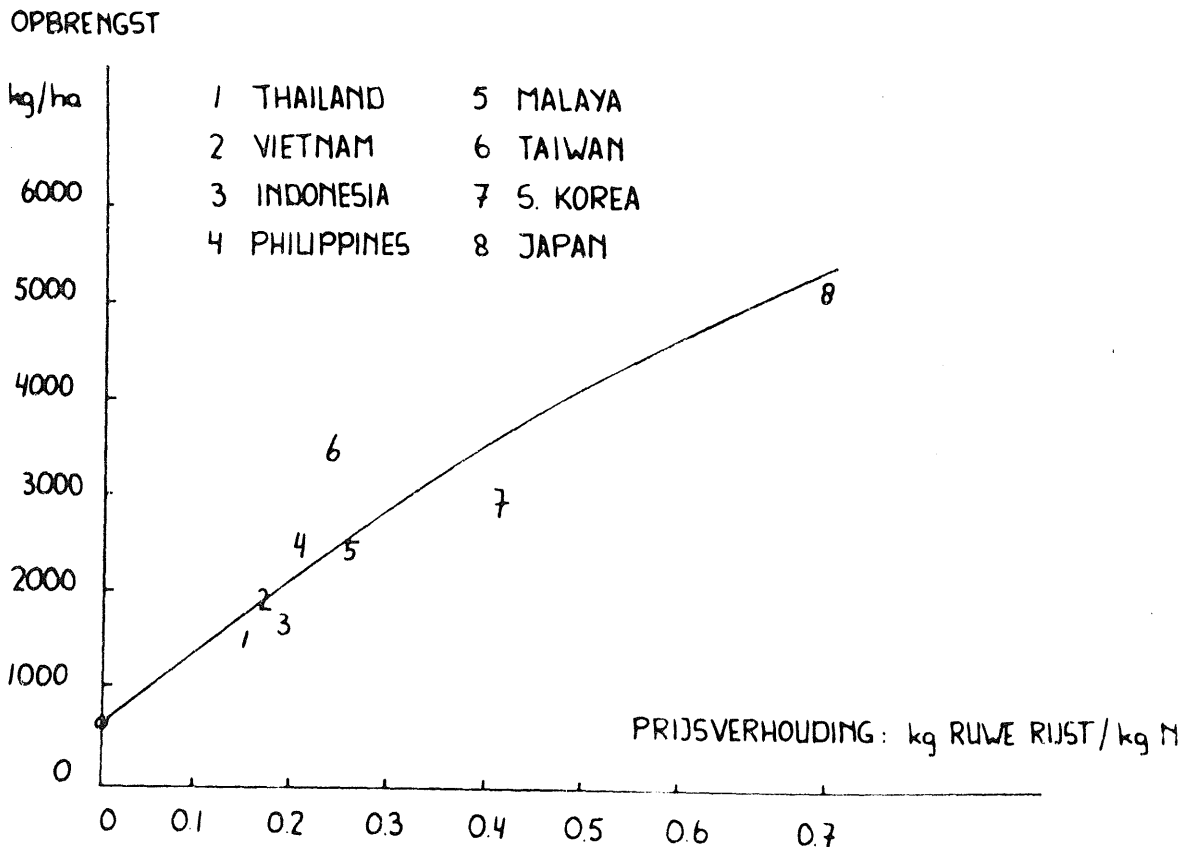


Figuur 8.2:

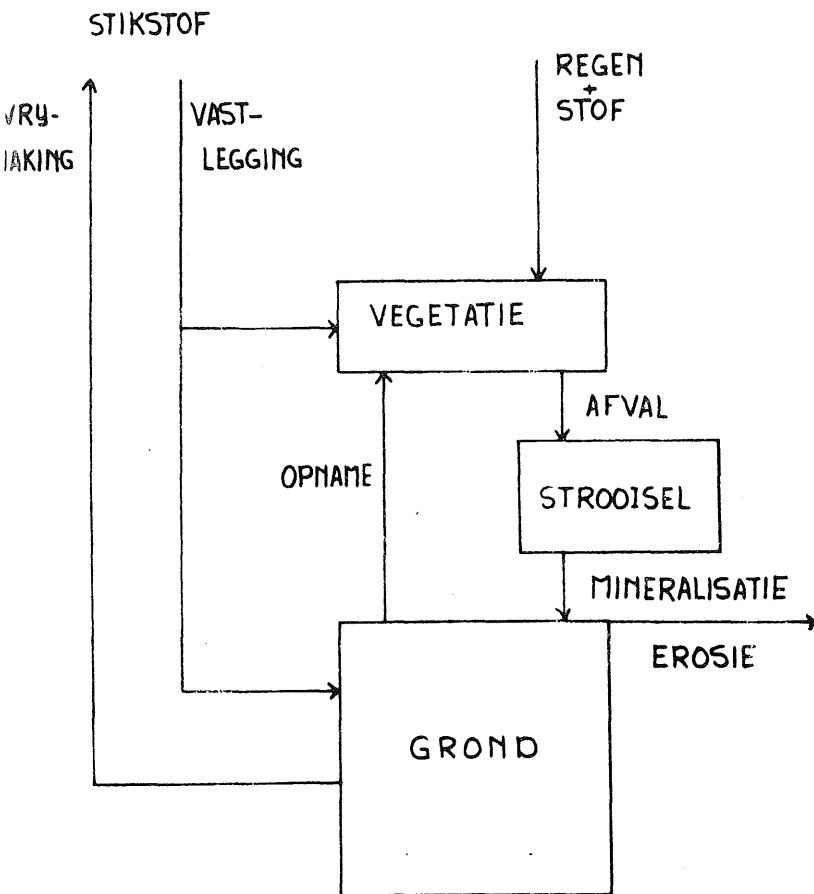
Gebruik van N en P₂O₅ in kilogrammen per hectare akkerland gedurende 15 jaar, ongerekend de hoeveelheden die via de stalmest aan het land ten goede komen.



Figuur 8.3: De opbrengsten van rijst in India en tarwe in Nederland gedurende een aantal jaren en de opbrengst van tarwe in West-Europa 100 jaar geleden.



Figuur 8.4: Het verband tussen de opbrengst van rijst en de prijsverhouding tussen stikstof en rijst in verschillende landen.



Figuur 8.5:

De voedingskringloop in een bos.

HAVER

o	o	o	o	o
o	o	o	o	o
o	o	o	o	o
o	o	o	o	o
o	o	o	o	o

HAVER/GERST

o	x	o	x	o
x	o	x	o	x
o	x	o	x	o
x	o	x	o	x
o	x	o	x	o

GERST

x	x	x	x	x
x	x	x	x	x
x	x	x	x	x
x	x	x	x	x
x	x	x	x	x

ZAAIZAAD: Z_g 1
 Z_h 0

0.5
0.5

0
1 } $\approx 3 \cdot 10^6$ KORRELS
OF
120 KG PER HA

OPBRENGST M_g

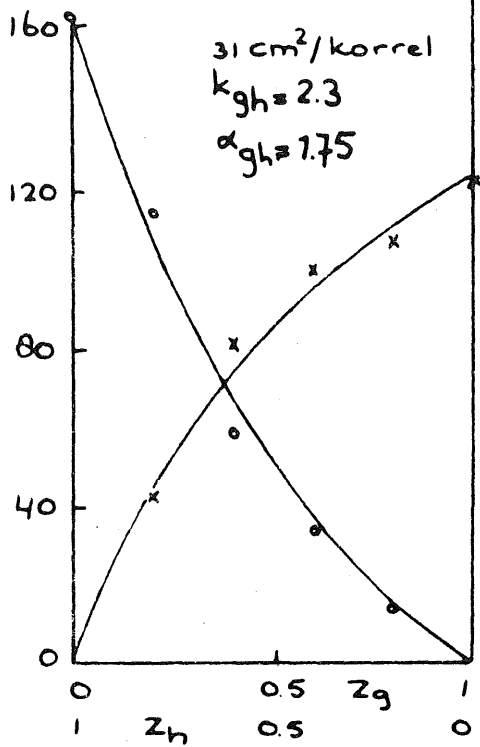
$O_g - O_h$

M_h

Figuur 9.1: Een schematische voorstelling van mengteelt met verklaring van de gebruikte symbolen.

10^6 korrels

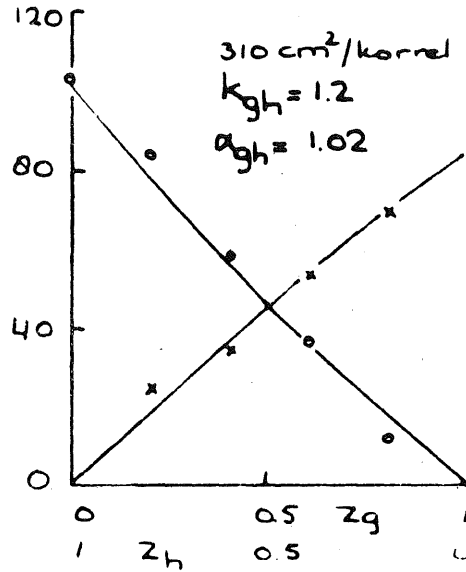
ha



o haver
x gerst

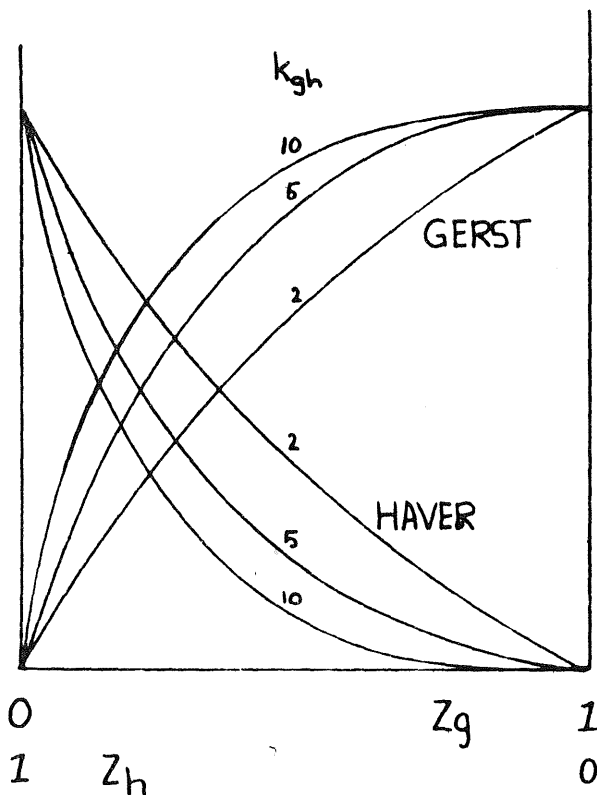
10^6 korrels

ha



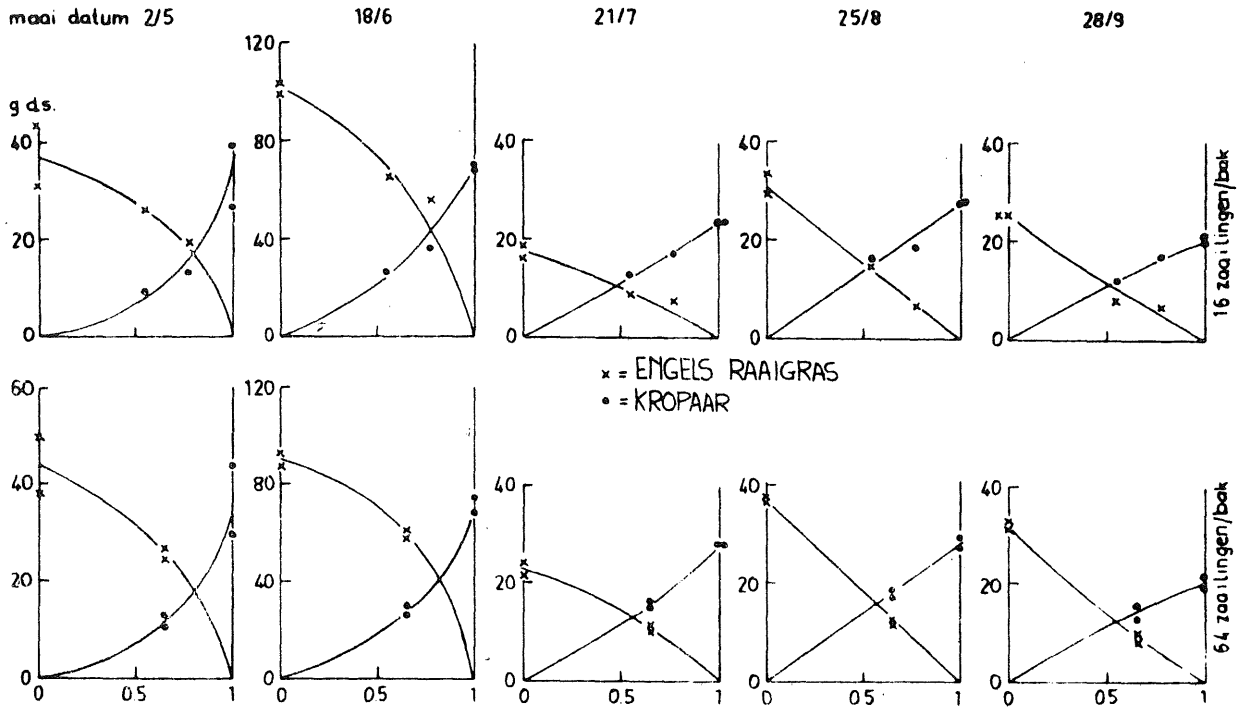
Figuur 9.2: Haver en gerst in een vervangingsreeks bij normale en wijde standruimte (resp. 31 en $310 \text{ cm}^2/\text{korrel}$)

OPBRENGST

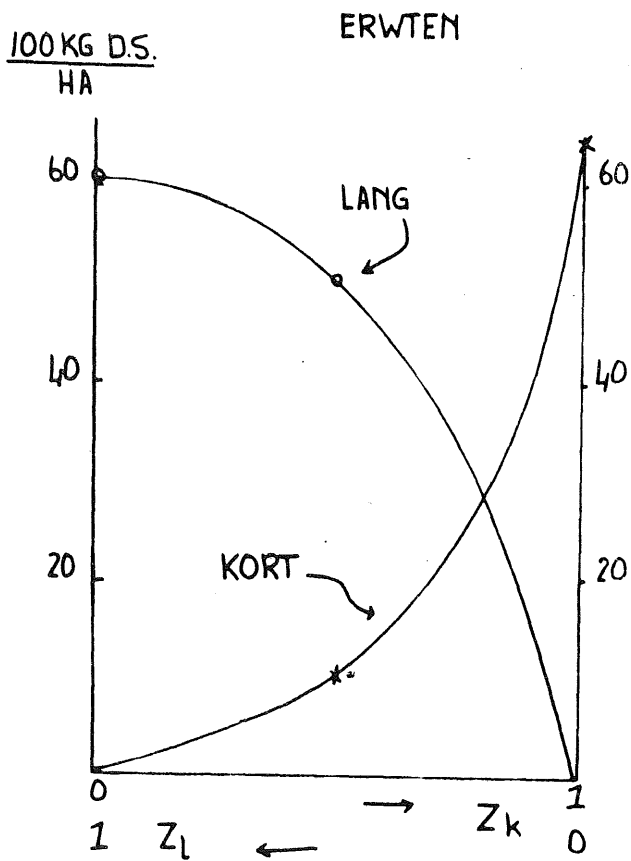


Figuur 9.3:

Een vervangingsreeks bij een relatief vulvermogen van 2, 5 en 10 van gerst ten opzichte van haver en bij gelijke opbrengst in monocultuur.

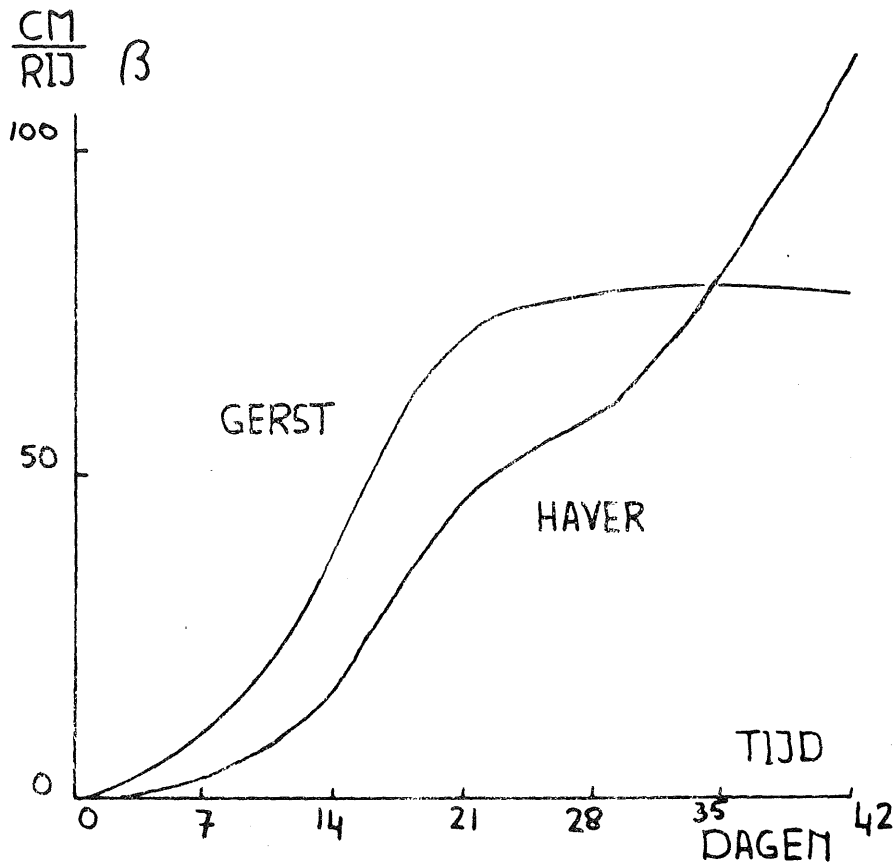


Figuur 9.4: Vervangingsreeksen voor opeenvolgende oogsten van een grasbestand bij twee plantdichtheden.

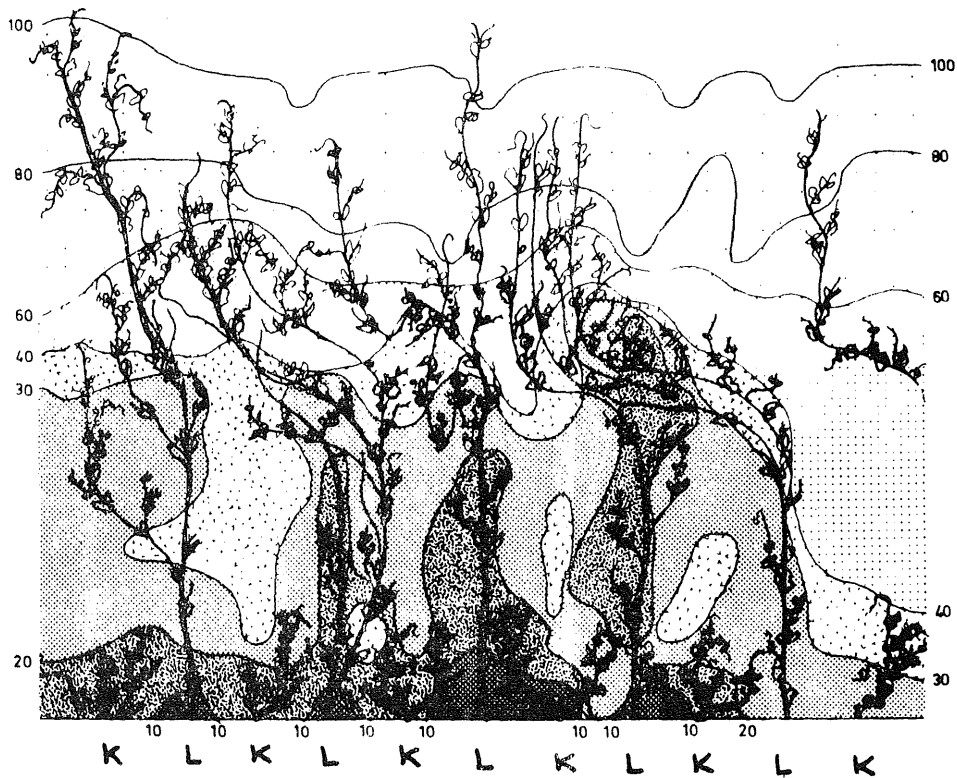


Figuur 9.5:

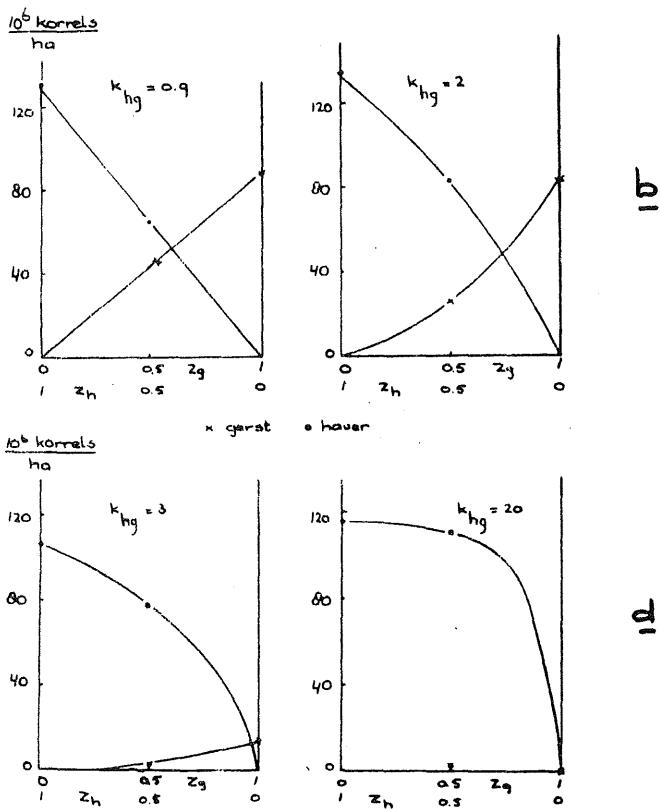
Hoge en lage erwten in een vervangingsreeks.



Figuur 9.6: De uit standruimte-proeven berekende breedte of vulvermogen van een alleenstaande haver- en gerstrij op vruchtbare grond.



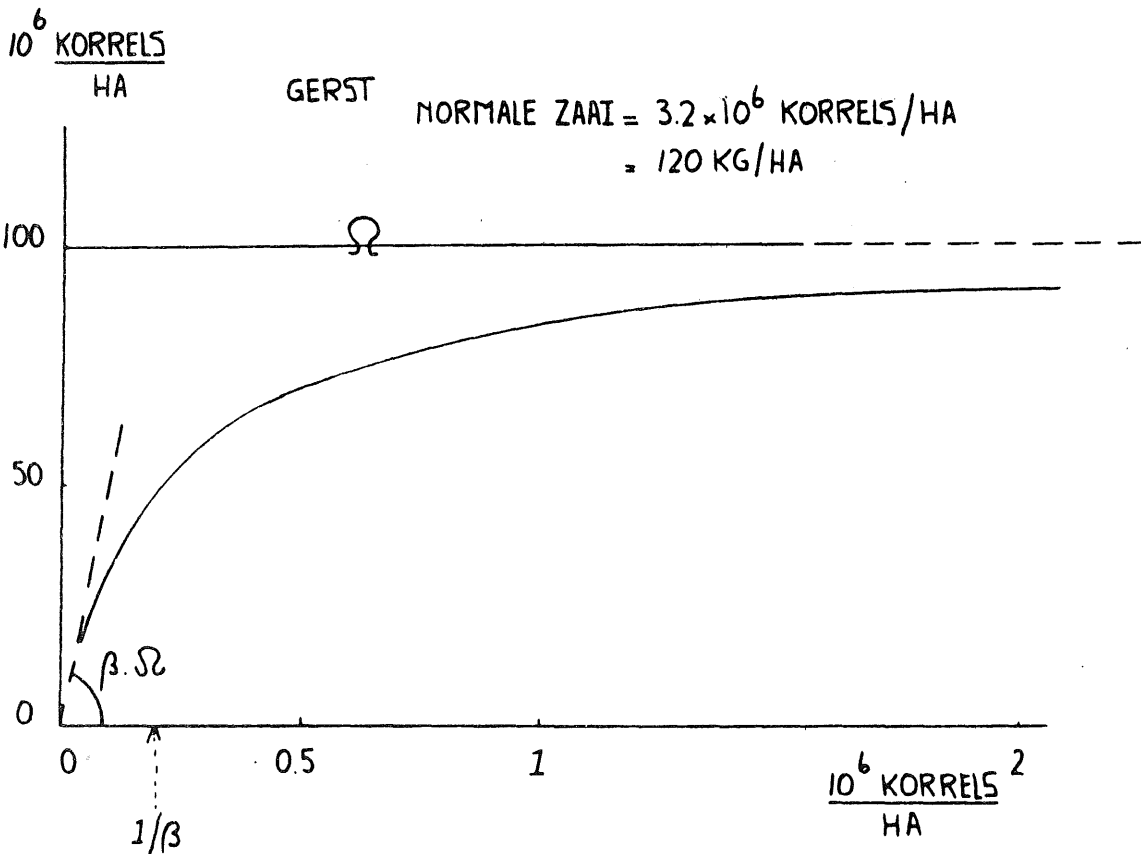
Figuur 9.7: De verdeling van licht in een mengsel van korte en lange erwten.



Figuur 10.1:

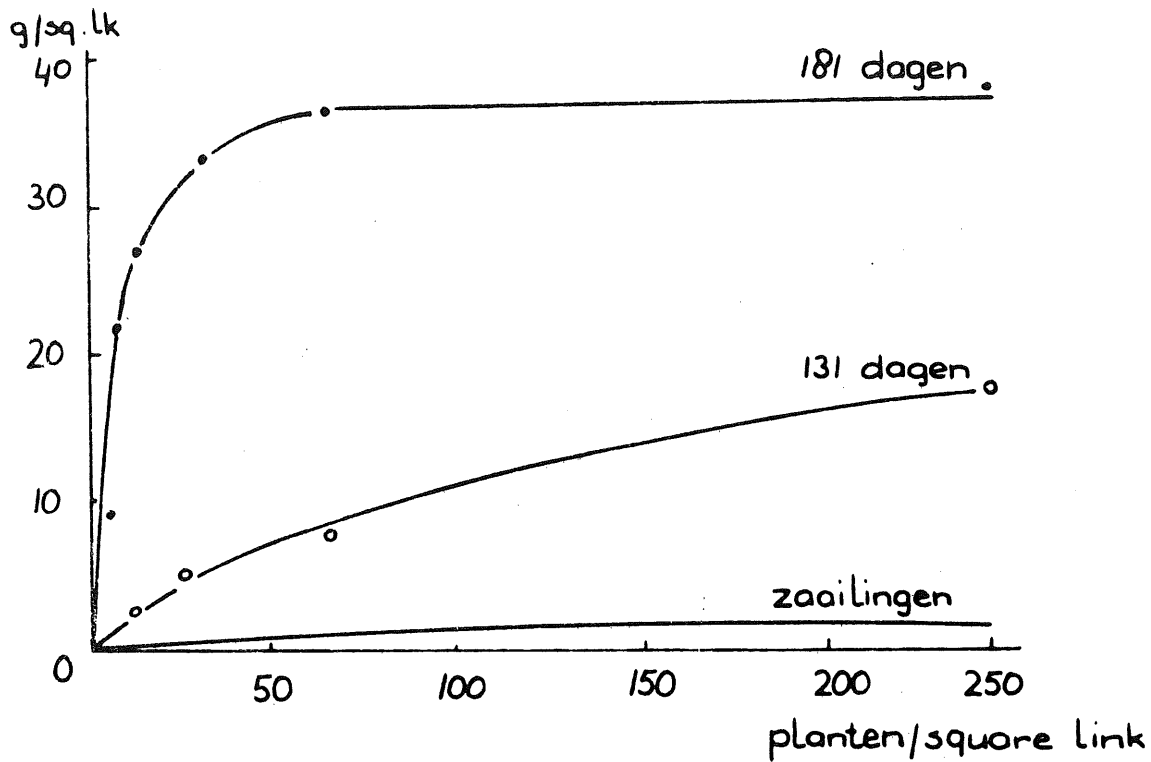
Vervangingsreeks voor haver en gerst bij verschillende zuurgraad (pH) van de grond.

- a: pH = 4,0
- b: pH = 3,7
- c: pH = 3,2
- d: pH = 3,1

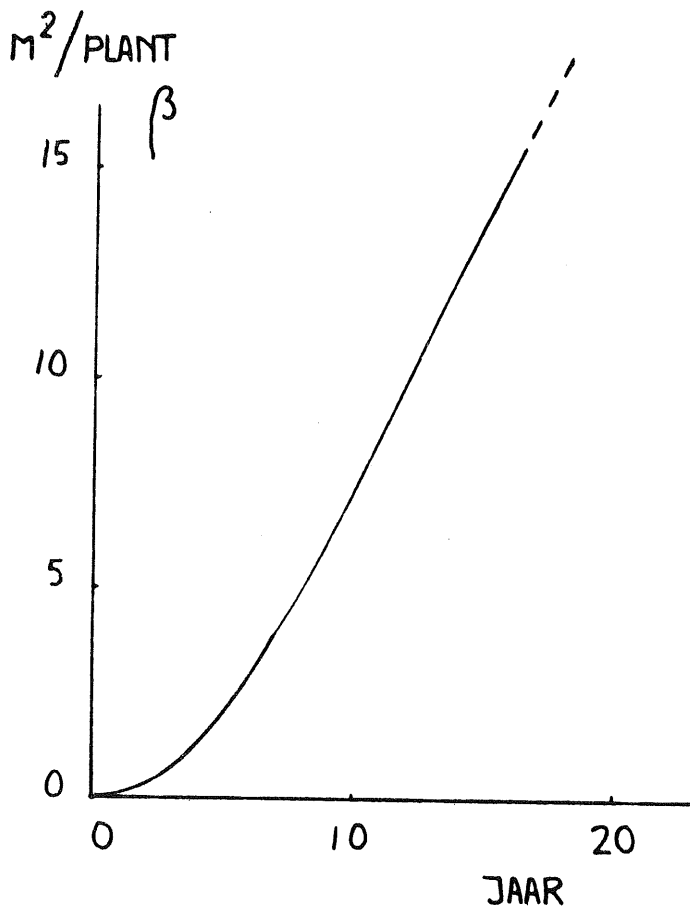


Figuur 10.2: Schematisch verband tussen de opbrengst en de zaaidichtheid van een gewas.

OPBRENGST

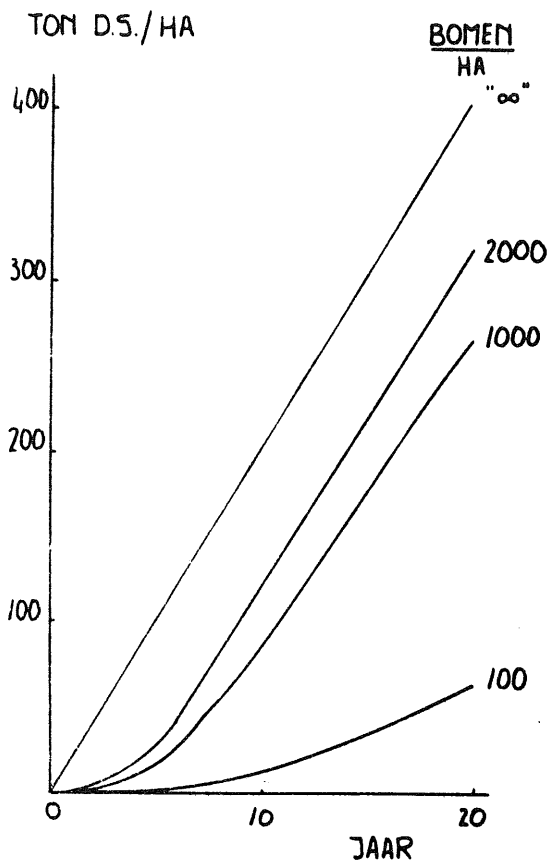


Figuur 10.3: Het verband tussen opbrengst en plantdichtheid van ondergrondse klaver op verschillende tijdstippen na het zaaien.



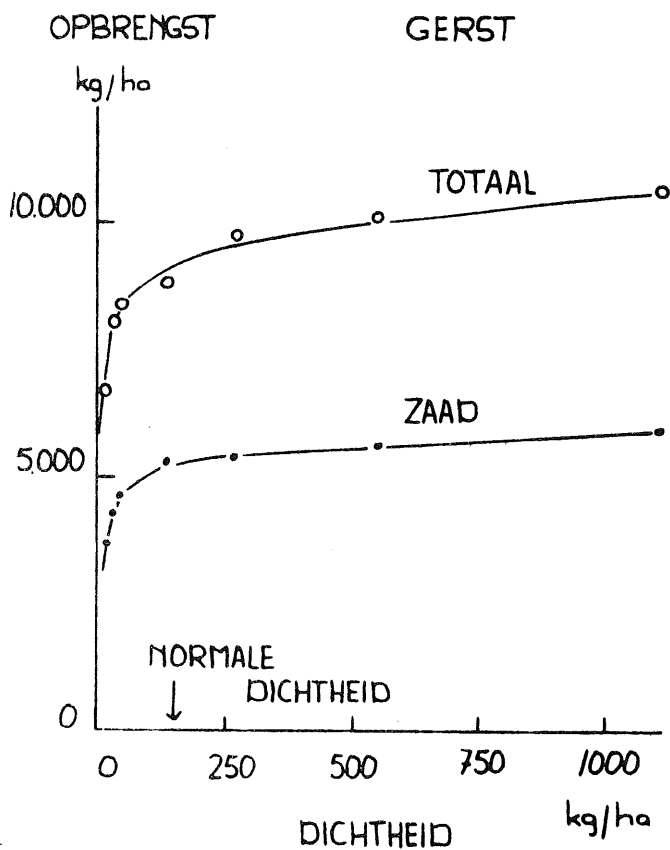
Figuur 10.4:

Het vulvermogen van appelbomen in de loop van de tijd.



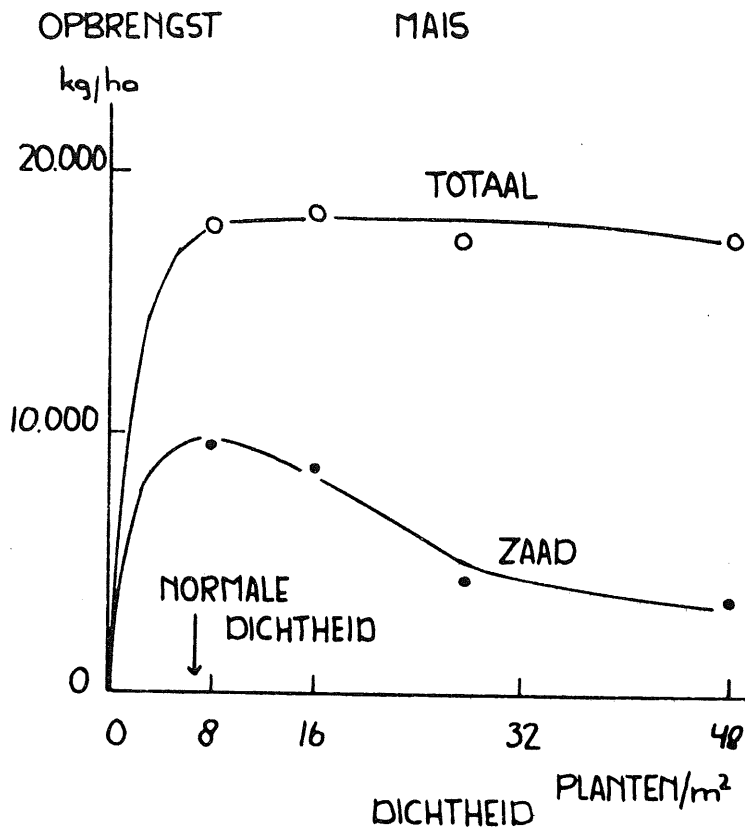
Figuur 10.5:

De groei van bomen bij verschillende standdichtheden, berekend uit het vulvermogen en de potentiële groeisnelheid.

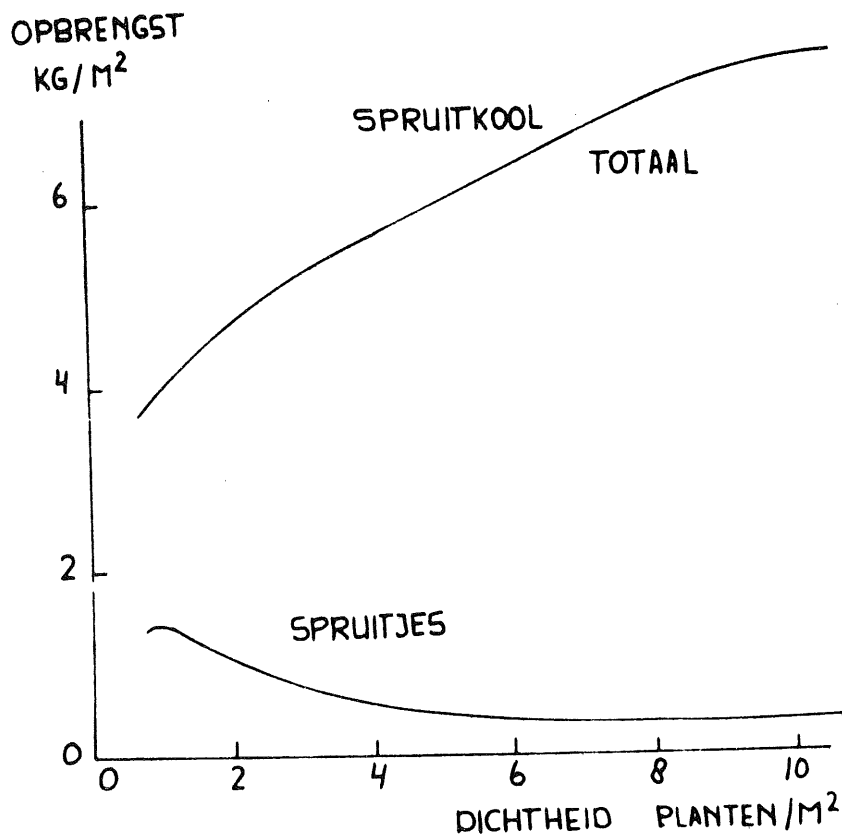


Figuur 10.6:

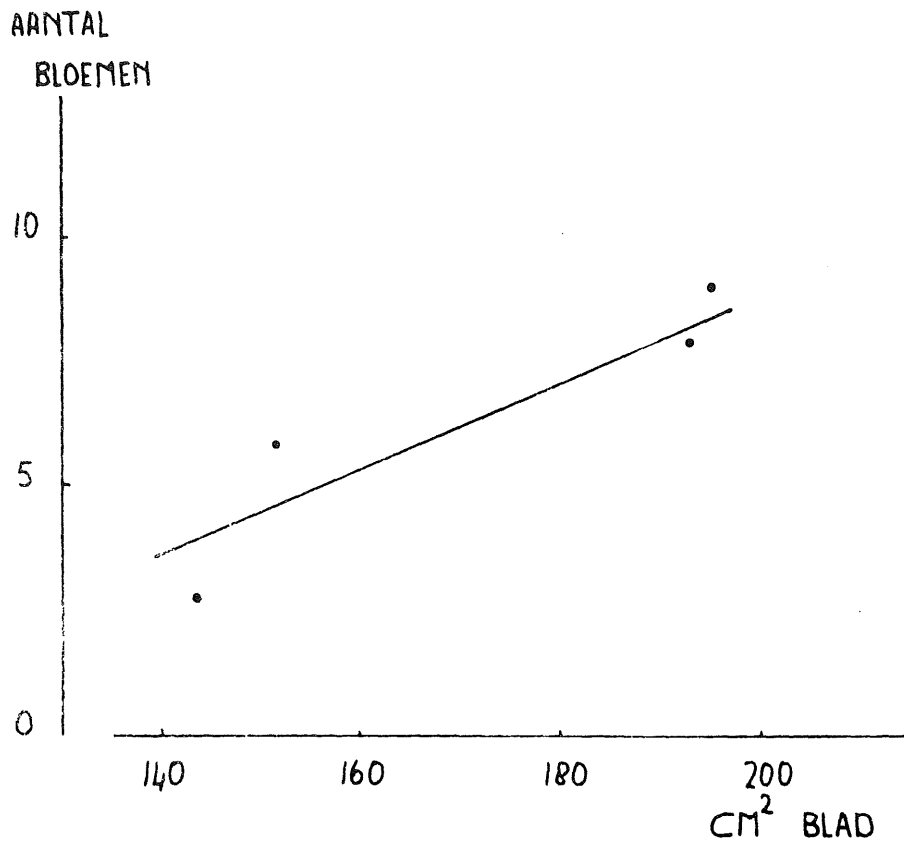
Zaaidichtheid en opbrengst van gerst.



Figuur 10.7: Plantdichtheid en opbrengst van mais.

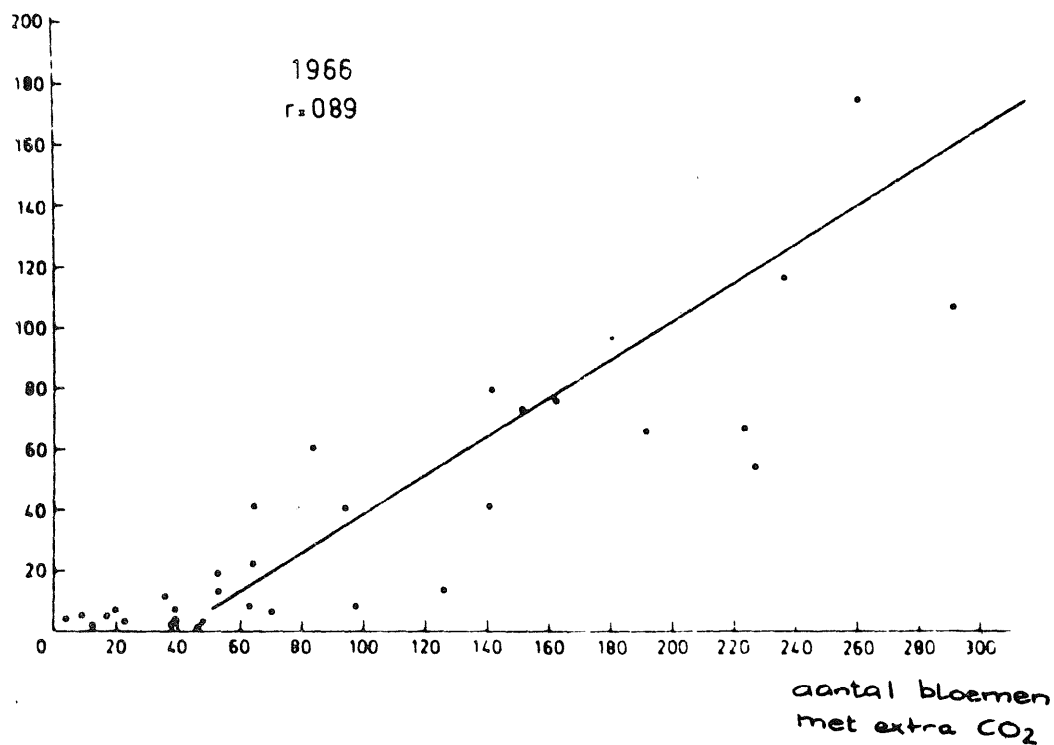


Figuur 10.8: Plantdichtheid en opbrengst van spruitkool.



Figuur 10.9: Het verband tussen het aantal bloemen aan de eerste tros van tomaten en het produkt van de gemiddelde lengte en breedte van de drie bladeren onder deze tros.

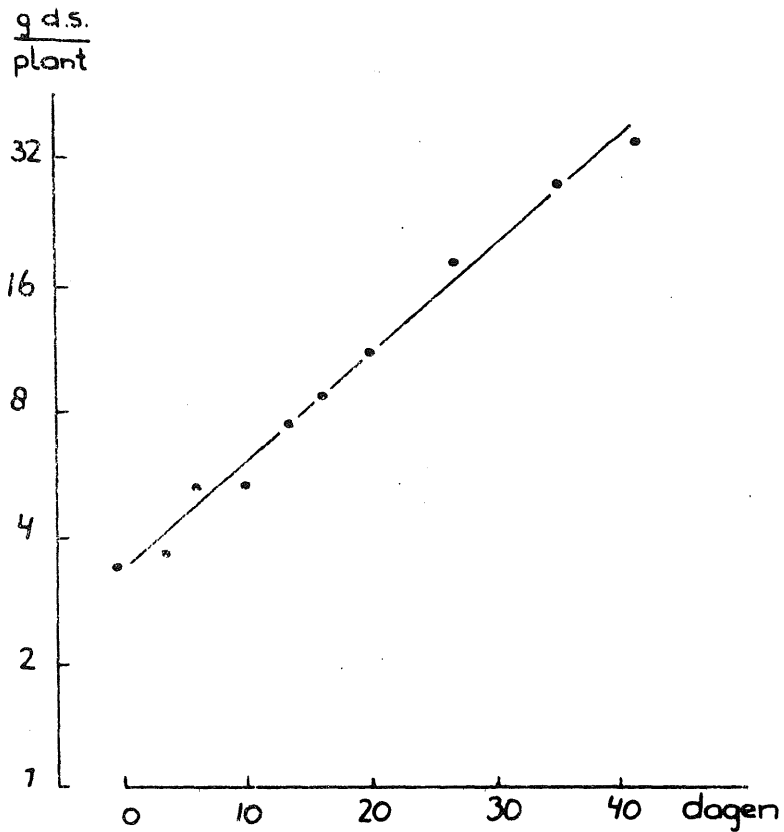
aantal bloemen
zonder extra CO₂



Figuur 10.10: Het verband tussen het aantal bloemen van tomaten met en zonder CO₂ verrijking, met en zonder extra CO₂ verrijkingen.

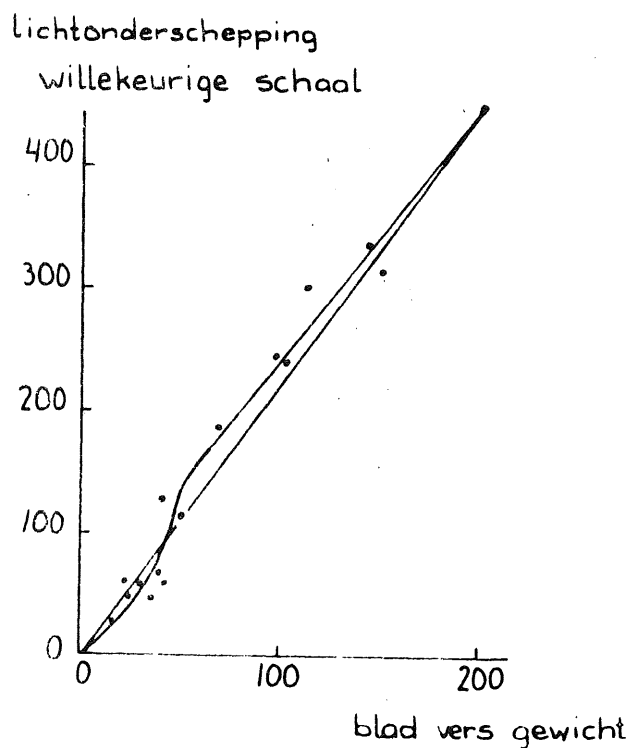
Figuur 11.1:

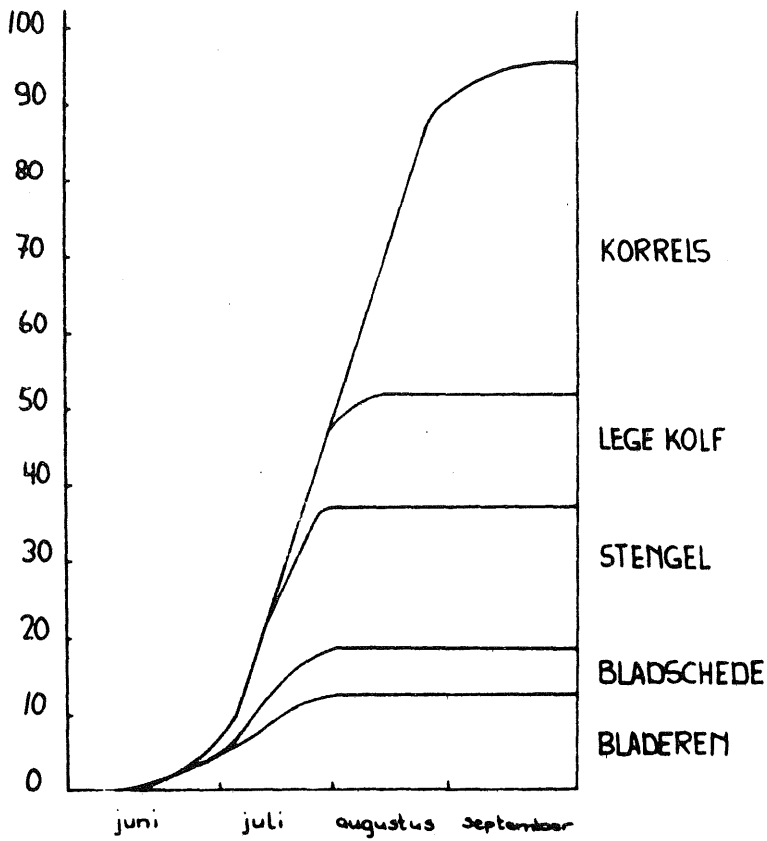
De groei van enkele grasplanten, weergegeven op een logarithmische schaal.



Figuur 11.2:

Het verloop van het licht-onderscheppende oppervlak van grasplanten (vertikale richting) met de tijd.

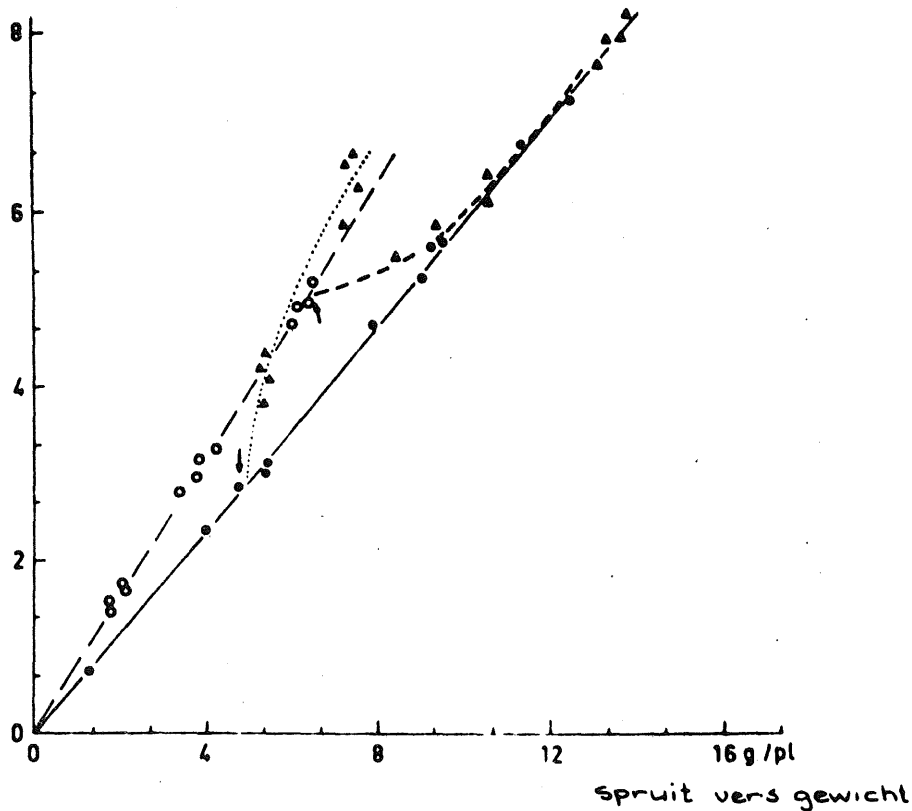




Figuur 11.3:

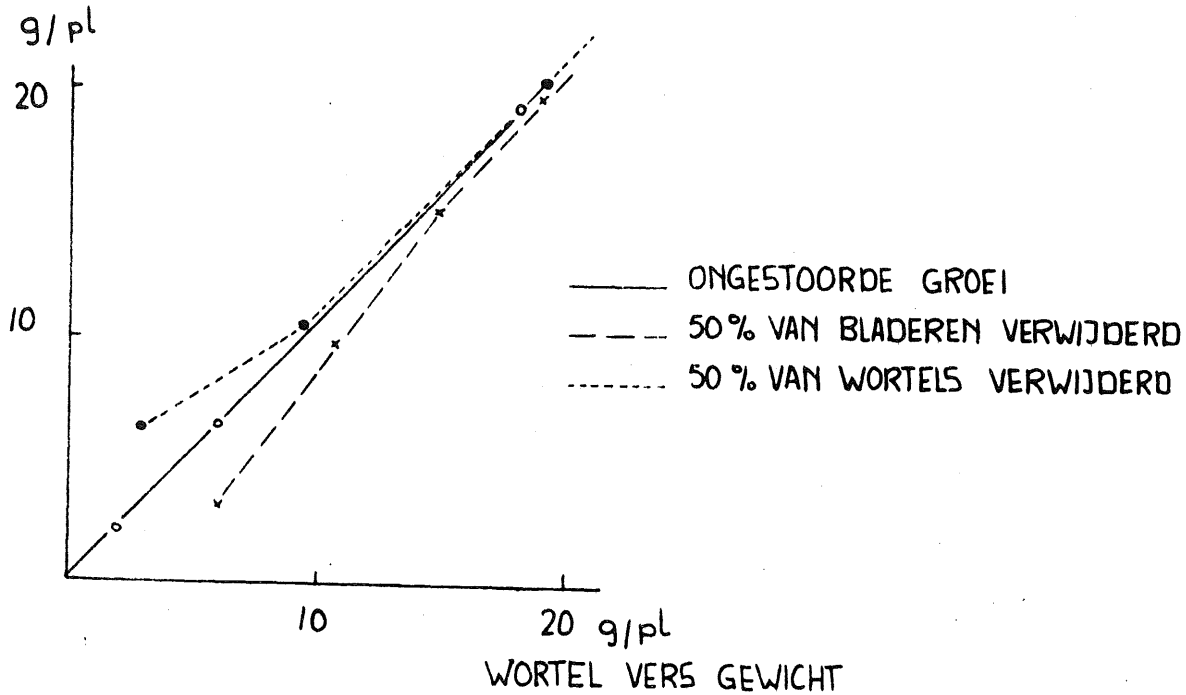
De groei van mais en de verdeling van de produktie over de verschillende organen.

wortel vers gewicht

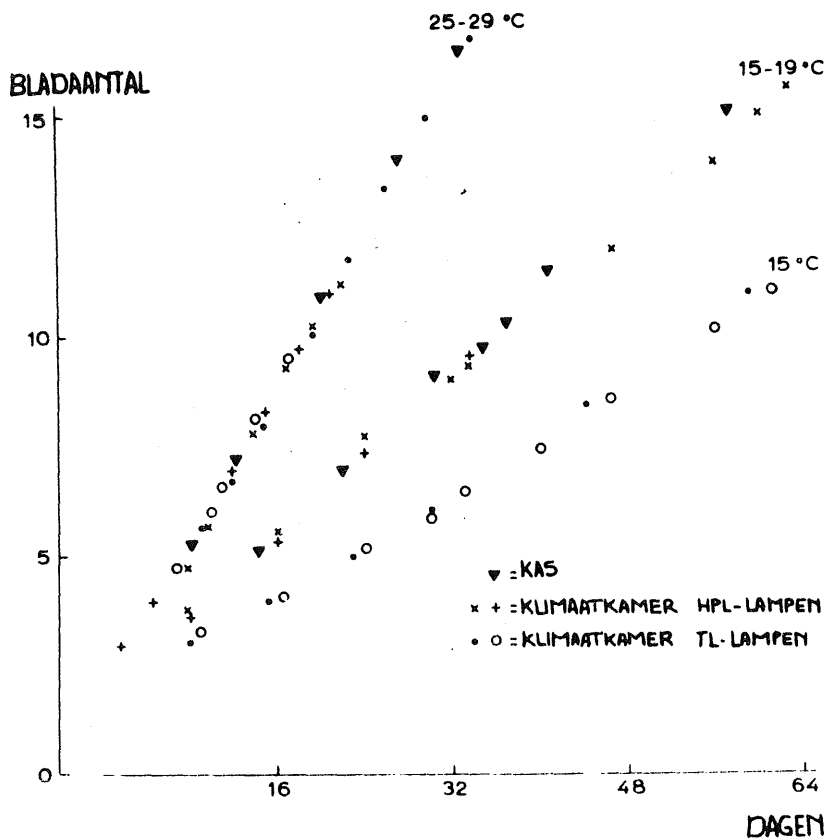


Figuur 11.4: De spruit/wortel verhouding van bonen gedurende de groei, met (●) en zonder (○) stikstof in de voedingsoplossing. Op de door pijltjes aangegeven momenten is van een deel van de planten de voeding veranderd van "zonder" naar "met N" en omgekeerd (▲).

BLAD VERS GEWICHT

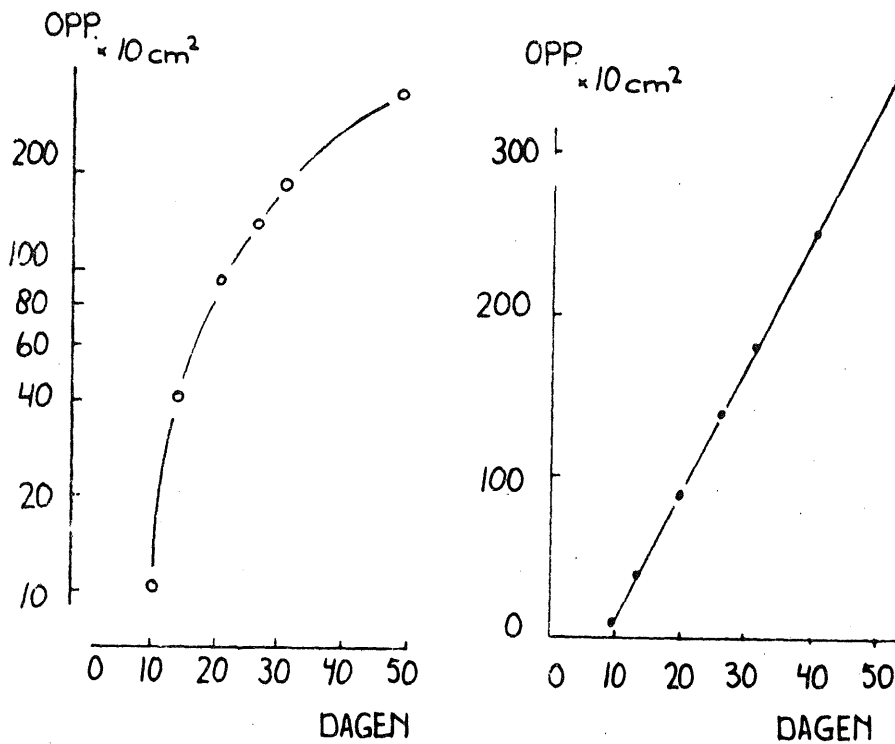


Figuur 11.5: Het herstel van de oorspronkelijke spruit/wortel verhouding na afknippen van bladeren of wortels bij bonen.



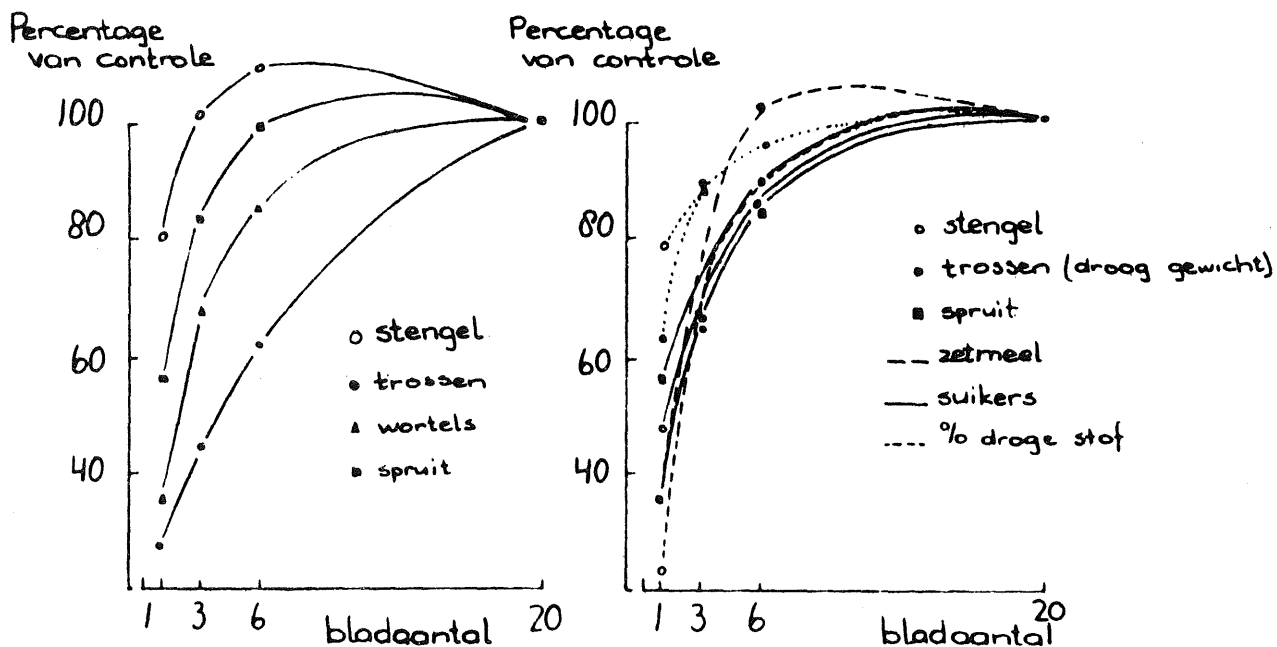
Figuur 11.6: De invloed van de temperatuur en de lichtintensiteit op de snelheid van bladaanleg bij mais.

POPULIER

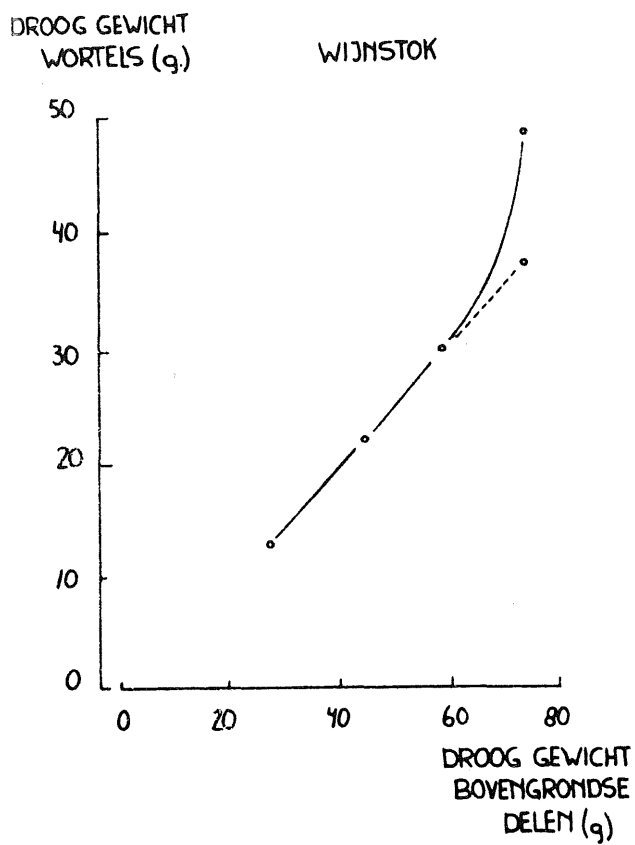


Figuur 11.7: De groei van het bladoppervlak aan een jonge populier op lineaire en logaritmische schaal.

WIJNSTOK

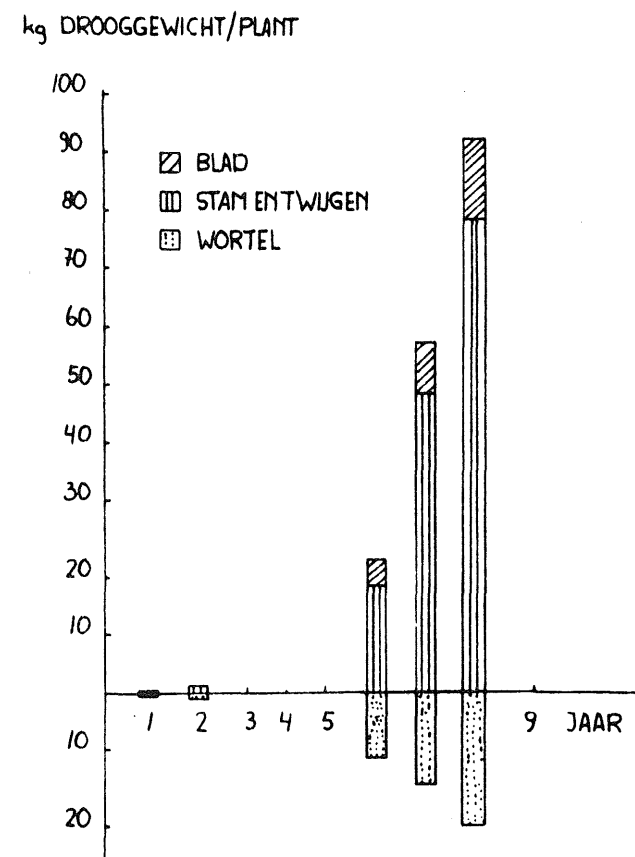


Figuur 11.8: De invloed van het aantal bladeren van een wijnstok op het koolhydraatgehalte van verschillende organen.



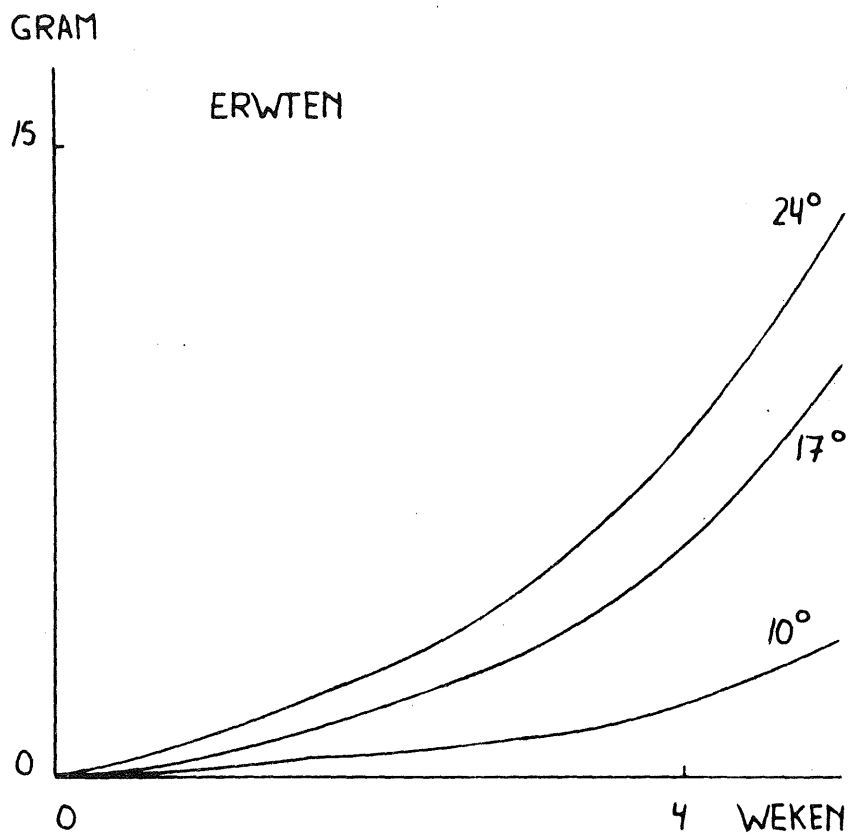
Figuur 11.9:

De spruit/wortel verhouding van wijnstokken bij toenemend bladoppervlak.



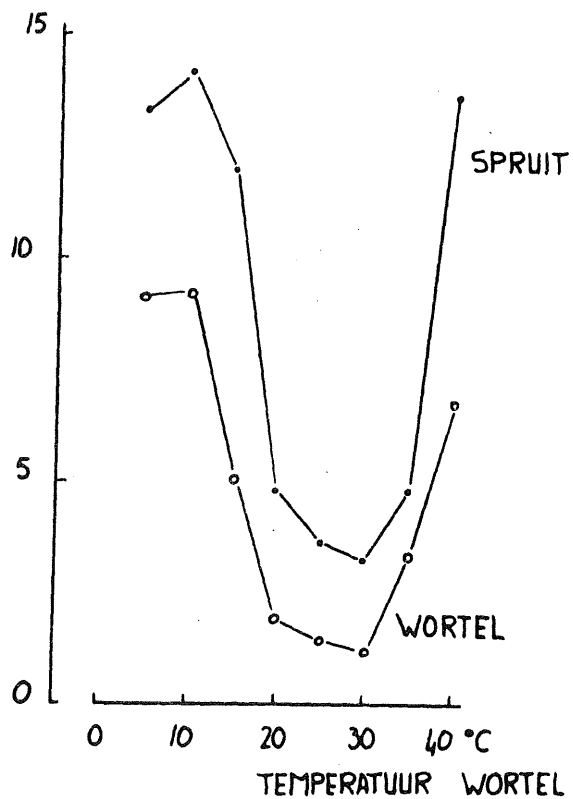
Figuur 11.10:

De groei van populieren gemeten in jaarlijkse intervallen.



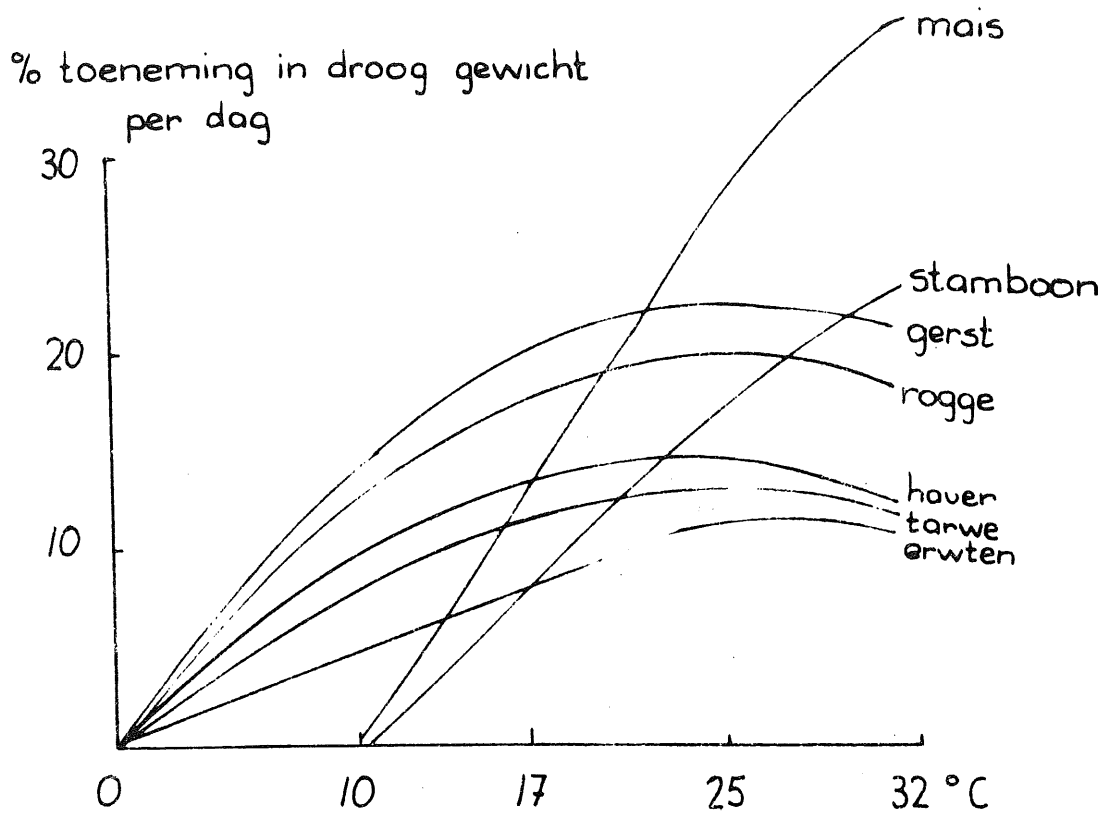
Figuur 11.11: De invloed van de temperatuur op de groei van jonge erwten.

% OPLOSBARE KOOLHYDRATEN

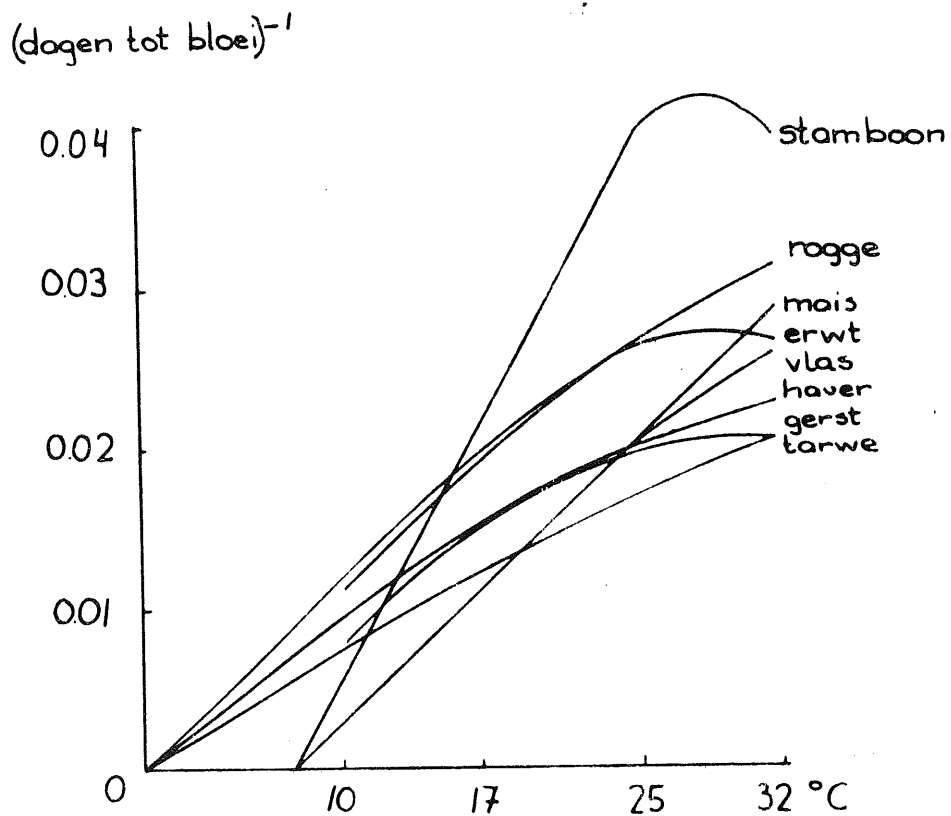


Figuur 11.12:

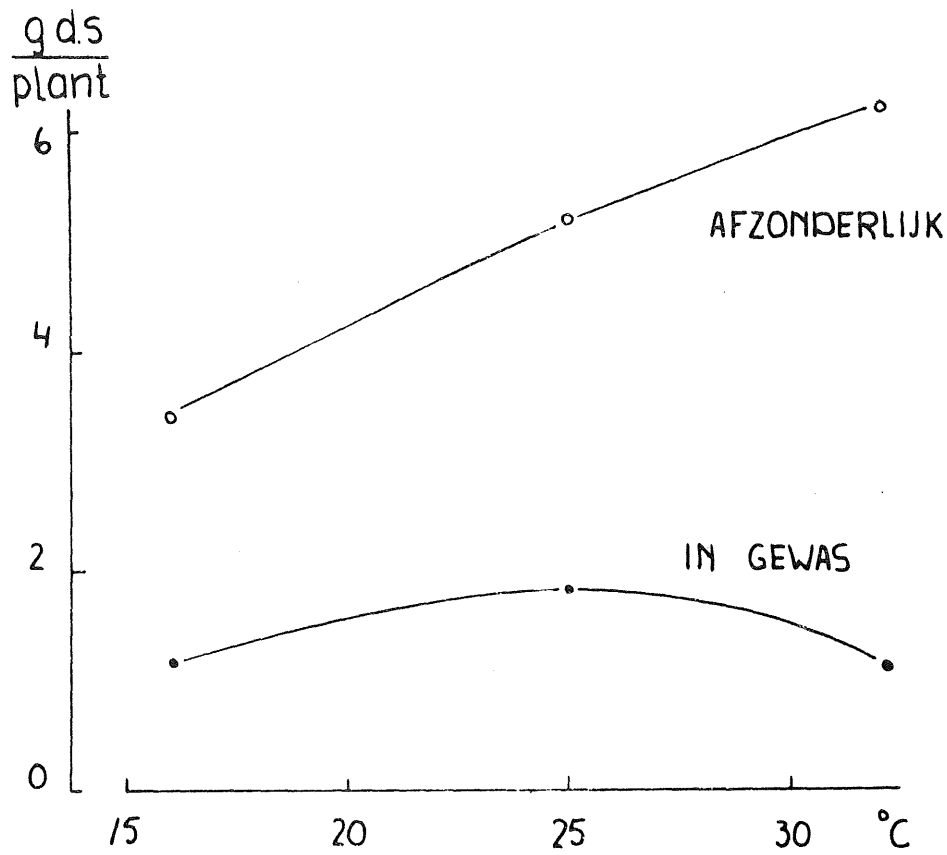
De toename van het suikergehalte van maïsplanten bij sub- en supra-optimale worteltemperaturen.



Figuur 11.13: Het verband tussen relatieve groeisnelheid en temperatuur voor verschillende plantensoorten.



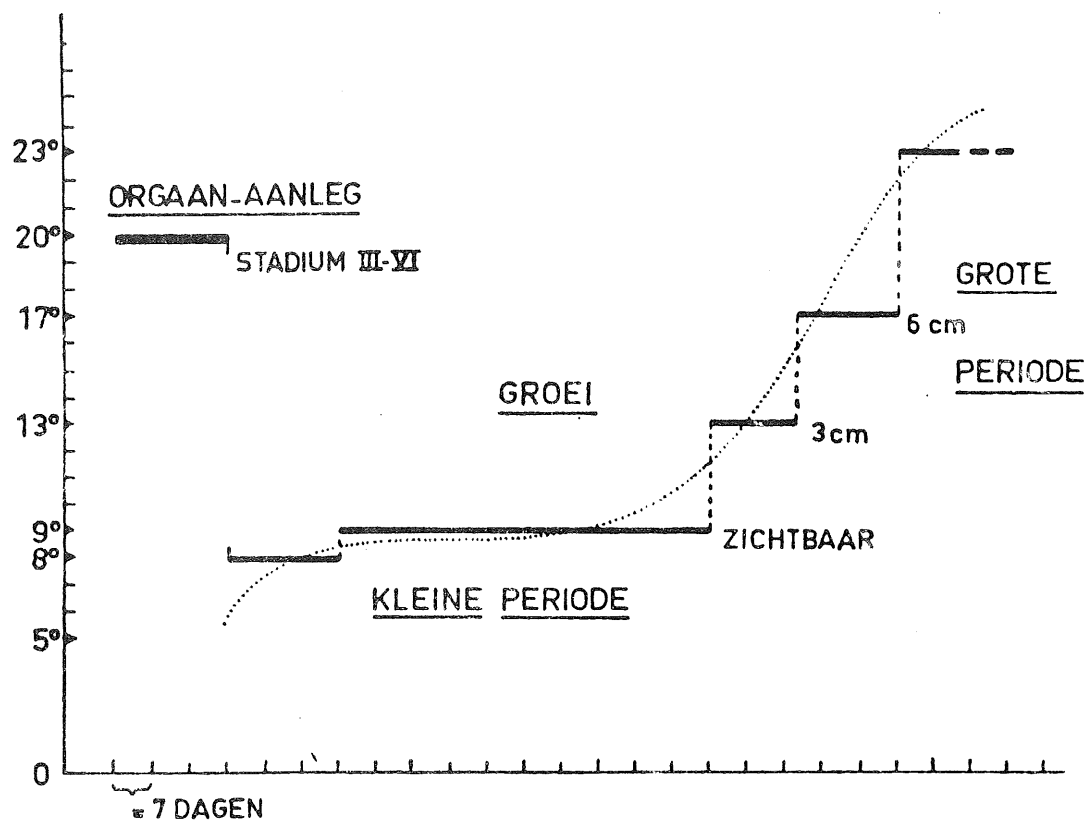
Figuur 12.1: Het verband tussen ontwikkelingssnelheid en temperatuur bij verschillende plantensoorten.



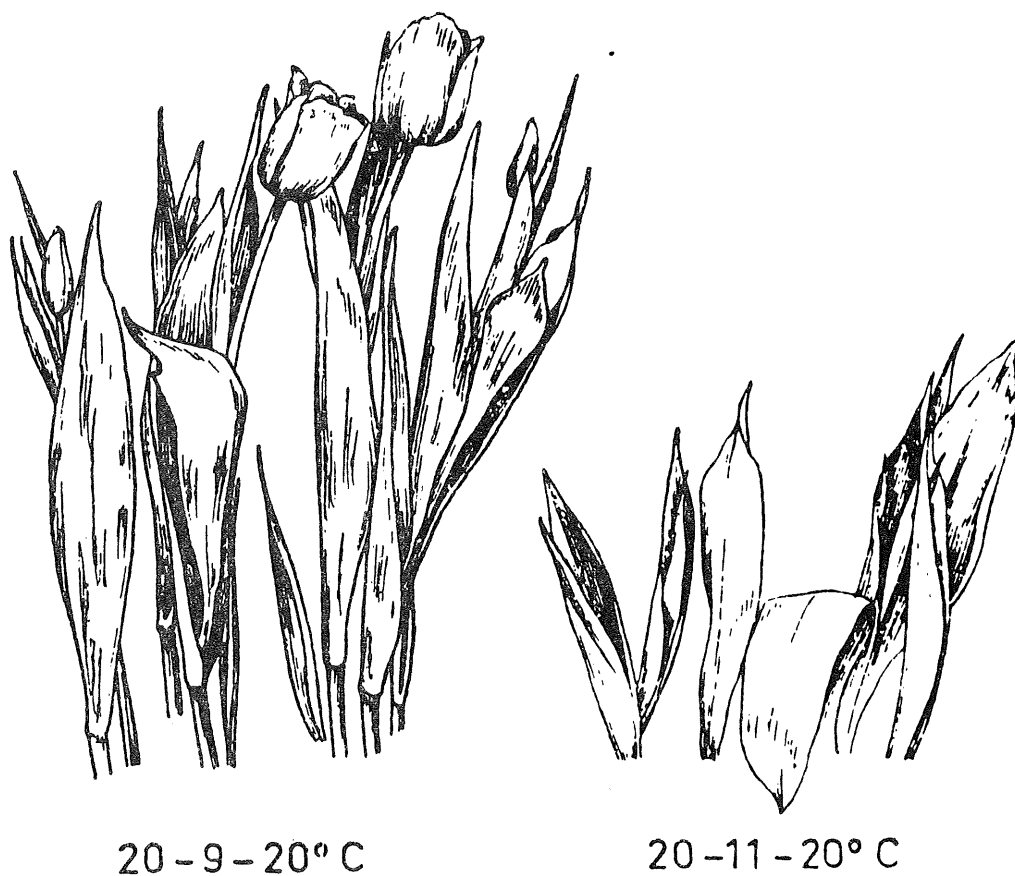
Figuur 12.2: Uiteindelijk gewicht van afzonderlijke maisplanten en maisplanten in een gewas bij verschillende temperaturen (schematisch).



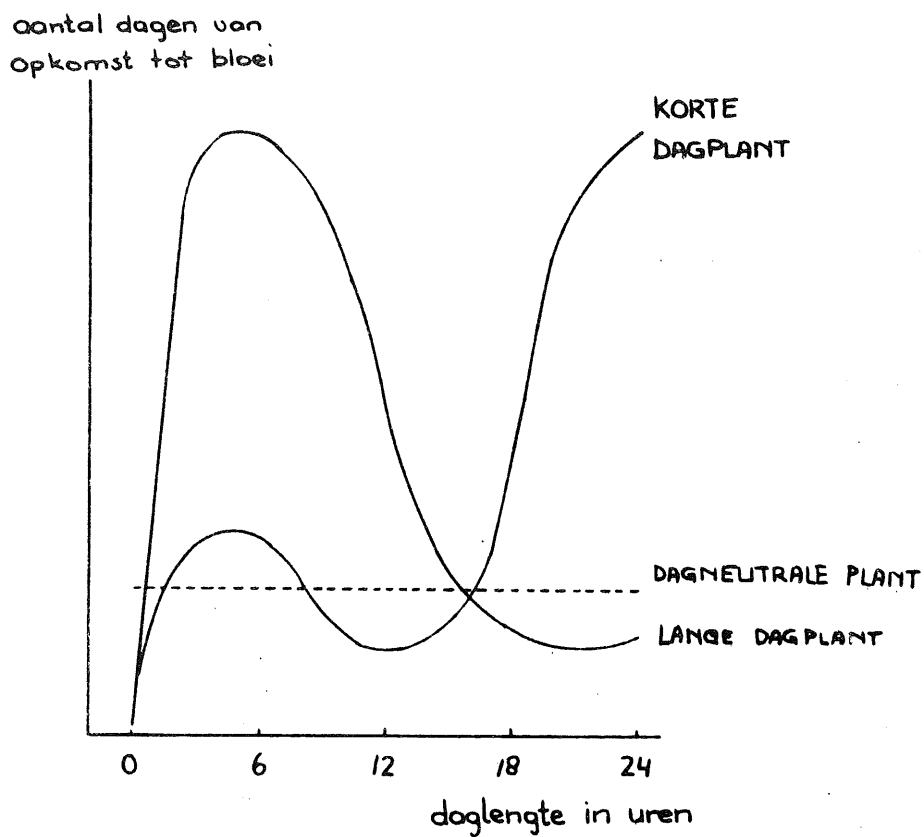
Figuur 12.3: Een door hoge temperatuur vegetatief gebleven suikerbiet.



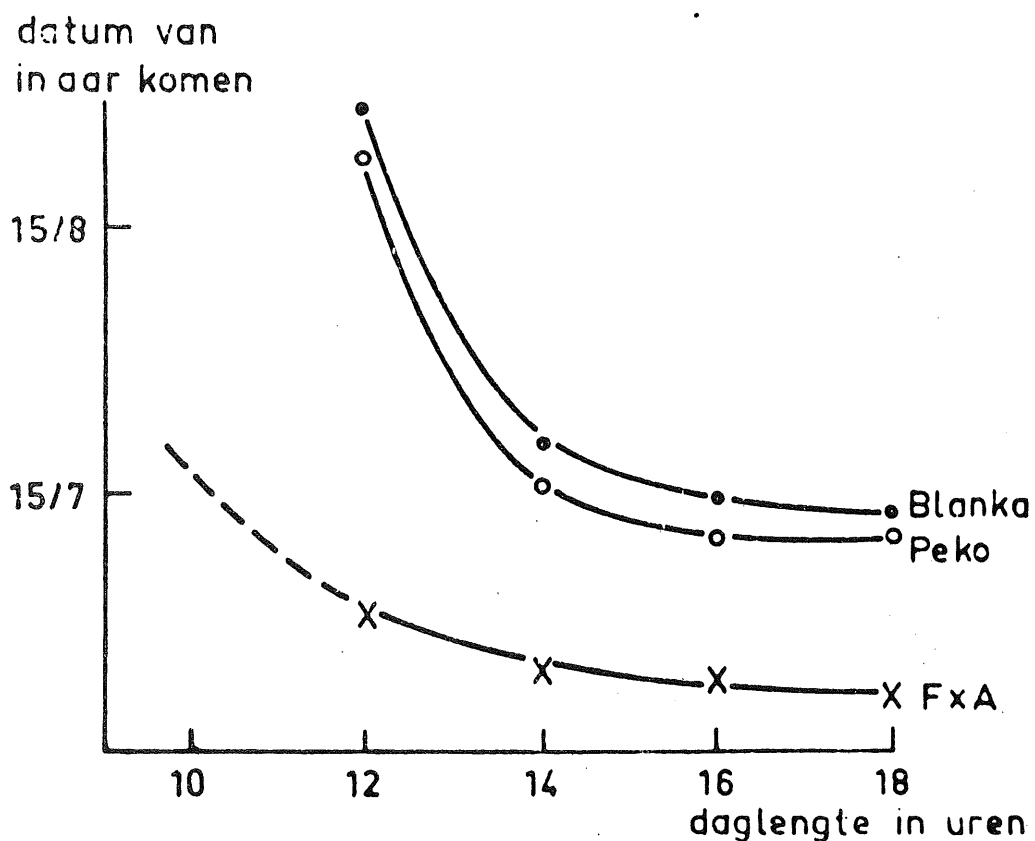
Figuur 12.4: De "thermoperiodiciteit" van een tulp.



Figuur 12.5: De invloed van een temperatuurverschil van 2°C gedurende de eerste koude periode op de ontwikkeling van de tulp.



Figuur 12.6: De invloed van de daglengte op de ontwikkelingssnelheid van "korte dag", "lange dag" en "dag-neutrale" planten.



Figuur 12.7: De daglengte-gevoeligheid van drie tarwerassen.

ALGEMENE PLANTENTEELTKUNDE

DOOR

C. T. de WIT

DEEL 1c



THEORETISCHE TEELTKUNDE

Enige aspecten van de wereldvoedselvoorziening

de Wit, afd. Theoretische Teeltkunde

1. De ontwikkeling sinds de invoering van kunstmest

Liebig verzamelde in 1840 alle bewijzen dat de plant slechts mineralen en water via de wortels opneemt en dat organische stof als zodanig niet van belang is voor de voeding van planten. Het bleek toen dat zonder aanvullende meststoffen slechts ongeveer 20 kg plantenvoedende bestanddelen (uitgedrukt in de eenheden $N + K_2O + P_2O_5$) per hectare per jaar beschikbaar waren en dat deze hoeveelheid door gebruik te maken van kunstmest verveelvoudigd kon worden en hiermee ook de opbrengst.

Om de mogelijkheden uit te buiten was het spoedig nodig de fysische omstandigheden voor de plantengroei te verbeteren, meer aandacht te schenken aan de waterbeheersing en vooral ook de gewassen aan de nieuwe omstandigheden aan te passen.

Reeds in 1847 werd als antwoord op een prijsvraag over de teelt van tarwe gesteld dat het vroeg toedienen van stikstof aan tarwe leidt tot teveel stro en dat de boeren het roet uit de Londense schoorstenen niet in het vroege voorjaar maar in mei toedienen om te grote bladrijkgheid en legering tegen te gaan. Ook werd opgemerkt dat de meest produktieve variëteiten het minste uitstoelen en aangeraden om op rijke grond korte variëteiten met sterk stro toe te passen en op arme grond de meer bladrijke variëteiten. De verhouding zaad/totaal gewicht varieerde van 36-46 % en de grootste zorg was het op een hoge waarde handhaven van deze verhouding bij een hoger vruchtbaarheidsniveau van de grond. Dit is nog steeds het geval, zoals in figuur 1 voor haver blijkt uit de toename van de indexcijfers voor de zaadopbrengst en de afname voor de stro-opbrengst, wanneer deze waarden voor verschillende variëteiten uitgezet worden tegen hun jaar van introductie.

De opbrengststijging van tarwe ten gevolge van een beter tegemoetkomen aan de eisen voor goede groei is weergegeven in figuur 2. Het opbrengstniveau nam tussen 1840 en 1860 nog niet veel toe omdat het enige tijd duurde voordat de middelen voor toepassing van de nieuwe inzichten op voldoende grote schaal aanwezig waren. Echter, vanaf die tijd nam de opbrengst toe met een

snelheid die bepaald werd door de economische omstandigheden en niet zozeer door de technische mogelijkheden.

Gedurende de laatste 100 jaar is voldaan aan de sterk toenemende vraag naar voedsel via stijgende opbrengsten per hectare, de ontginning van "woeste gronden" en de invoer van graan uit de Verenigde Staten. Toenemende hoeveelheden stikstof, kali en fosfaat waren nodig om de opbrengststijgingen te verwirkelijken en om ontginning mogelijk te maken. Het gemiddeld gebruik van meststoffen is zodoende gestegen tot bijna 300 kg ($N + P_2O_5 + K_2O$), ongerekend de grote hoeveelheden mineralen die het land binnenkomen met het geïmporteerde graan.

In de Verenigde Staten werd eerst aan de toegenomen vraag tegemoet gekomen door meer land te ontginnen en later door het buiten gebruik stellen van paarden. Pas in de dertiger jaren bleek het voordelig meer meststoffen te gaan gebruiken en vanaf die tijd stijgt ook daar de opbrengst per hectare met een paar procent per jaar (figuur 3). Deze vrij hoge opbrengsten worden niet alleen in stand gehouden door kunstmestgiften, maar door een stroom van energie, afkomstig uit de voorraad fossiele brandstoffen. Hierbij moet niet alleen gedacht worden aan de energie die nodig is voor zaaien, ploegen, wieden en oogsten, maar ook aan de energie voor de ontginning en het instandhouden van landbouwgronden, voor de vervaardiging van machines, kunstmest en biociden, voor het kweken van nieuwe variëteiten en voor onderzoek.

Volgens Odum (1967) is de tarwe-opbrengst in de Verenigde Staten ongeveer 1000×10^4 kcal per hectare per jaar terwijl het gebruik van fossiele energie ongeveer 135×10^4 kcal per hectare per jaar bedraagt. Bij de verbouw van tarwe wordt dus nog aanmerkelijk meer bruikbare energie vastgelegd via de fotosynthese dan aan fossiele brandstof gebruikt wordt. Bij de verbouw van veel andere gewassen is dit ongunstiger. Zo zouden we bij oliehoudende gewassen wel eens niet ver van de situatie verwijderd kunnen zijn waarbij een liter fossiele brandstof gebruikt wordt voor de produktie van een liter eetbare olie.

2. Problemen in rijke landen

Hoe verhouden zich nu de opbrengsten die op het ogenblik verkregen worden met de opbrengsten die mogelijk zijn? Deze mogelijke opbrengsten zijn te schatten onder de aanname dat de fotosynthetische eigenschappen van de bladeren en de zaad/stro-verhouding vergelijkbaar blijven met die van de beste huidige variëteiten en dat het onpraktisch blijft over te gaan tot verlenging

van de groeiperiode. Zo zijn voor tarwe voor de laatste 10 jaar de opbrengsten van figuur 4 berekend.

De gemiddelde opbrengst op de boerderij is slechts de helft van de berekende waarde of ongeveer 4500 kg/ha. Natuurlijk behalen sommige boeren een aanmerkelijk hogere opbrengst en andere een aanmerkelijk lagere. De hoogste veldopbrengsten benaderen de opbrengsten van de beste variëteiten in rassenproeven, maar dit niveau van 7000 kg/ha is nog altijd 2000 kg/ha beneden het mogelijke.

De potentiële opbrengsten van ruim 9000 kg/ha worden gehaald bij gebruik van fungiciden en dit doet vermoeden dat onder meer normale omstandigheden veel last ondervonden wordt van afrijpsziekten.

Ongebreideld gebruik van fungiciden is duur en het is erg de vraag of dit toegestaan kan worden. Pogingen om door verdeling tot blijvend resistente gewassen te komen zijn echter ook teleurstellend. In dit verband is het mogelijk twee soorten resistentie te onderscheiden. Gen-resistentie is te danken aan de aanwezigheid van enkele genen en effectief tegen enkele rassen van bepaalde schimmels. Veld-resistentie is te danken aan allerlei eigenschappen van gewas en plant die een snelle vermenigvuldiging van een breed spectrum van schimmels tegen gaan. Het kwekerswerk is vooral gericht op verkrijging van gen-resistentie, zodat - vanwege het ontbreken van schimmelziekten - het niet mogelijk is te selecteren op veld-resistentie. Dit heeft ten gevolge dat ziekten zich heel snel kunnen uitbreiden bij het doorbreken van de gen-resistentie door nieuwe lijnen van een schimmel. Voor het beheersen van schimmelziekten zijn variëteiten met een veel grotere veld-resistentie nodig en is een veel betere kennis van de verspreiding van de ziekten vereist om te komen tot teeltmethoden met een beperkt gebruik van fungiciden.

Voorlopig is het dus verstandig om aan te nemen dat de maximum te bereiken opbrengsten onder veldomstandigheden ongeveer 20 procent lager zijn dan de berekende potentiële opbrengsten. Dit betekent dat weliswaar een klein deel van de boeren in Nederland dit maximum benadert, maar een groot deel nog aanmerkelijke mogelijkheden heeft ter verhoging van de opbrengst.

Ongeveer 20 procent hogere opbrengsten dan in Nederland kunnen verwacht worden in streken waar de straling hoger is en waar de tijd van bloei tot afrijping langer is dan in Nederland. Niettemin is de gemiddelde tarweopbrengst in Noord- en Centraal Amerika slechts 2000 kg/ha en in Europa slechts 2500 kg/ha. Er zijn dus nog ruime mogelijkheden tot verdere opbrengststijging, al dient wel bedacht te worden dat de watervoorziening een beperkende faktor kan zijn.

Of deze mogelijkheden tot verhoging van de voedselproduktie per hectare verwerkelijk worden, hangt van allerlei omstandigheden af.

Wat betreft de vraag naar voedsel: in de rijke landen werd reeds in het begin van de vijftiger jaren ongeveer 3000 cal en 80 gram eiwit per hoofd per dag verbruikt. Sindsdien is de voedselproduktie met 50 procent en de bevolking met 25 procent gestegen (figuur 5). Dit tendeert naar overproduktie en des te meer omdat ook in de toekomst geen snelle aanwas van de bevolking te verwachten is (figuur 6). Hier staat natuurlijk tegenover dat met een toenemende welvaart een grotere fractie van het voedselpakket kan bestaan uit dierlijke produkten en dit kan het gebruik van plantaardige produkten nog opvoeren (figuur 7).

Van veel groter belang voor de toekomstige ontwikkeling is de noodzaak tot handhaving van een levensstandaard voor de boer die vergelijkbaar is met andere bevolkingsgroepen. Dit vergt een grote kapitaalsinvestering per werkkraft en deze vindt plaats door òn de investering per hectare, òn het aantal hectares per arbeidskraft te vergroten. Hierdoor wordt een toestand bereikt waarbij de kosten van het uiteindelijke produkt nauwelijks afhangen van de variabele kosten. Met dit gevolg dat het goedkoper is op goede bedrijven meer te produceren dan marginaal land in produktie te houden. Omdat de mogelijkheden tot opbrengststijging per hectare in de rijke landen nog hoog zijn, zal meer en meer land als marginaal geklassificeerd worden. In de Verenigde Staten is zo sinds de wereldoorlog bijna 20 % van het land of 25 miljoen hectare uit produktie genomen, vooral in de oostelijke staten.

De vraag gaat zich dus voordoen hoe de kapitalen die in het verleden in de ontwikkeling van marginale landbouwgronden geïnvesteerd zijn, versneld afgeschreven kunnen worden. Voor zover het land gebruikt wordt voor stadsontwikkeling en recreatiedoeleinden is dit geen probleem. Maar veel land dient teruggebracht te worden in een min of meer oorspronkelijke staat: voor bosbouw en extensieve beweiding. De hiermee gepaard gaande problemen vormen een uitdaging voor economen, landbouwkundigen en ecologen. Het probleem van versnelde afschrijving doet zich niet alleen voor bij investeringen in grond, maar ook bij investeringen in machines, gebouwen en wat dies meer zij; wat dit betreft begint het "Groene Front" ook aan de bel te trekken.

Milieudeskundigen kijken vaak bedenkelijk naar de gevolgen van een intensieve landbouw. Een stijging van opbrengst van het huidige niveau tot een veel hoger gaat echter samen met een verminderd gebruik van grondstoffen en vervuilende middelen per kilogram geproduceerd voedsel en niet met een verhoogd gebruik. Dit zal toegelicht worden met enkele voorbeelden.

Wat de hoeveelheid zaaizaad en de energie voor ploegen, zaaiklaar maken, zaaien, wieden en oogsten betreft, is het zonder meer duidelijk dat deze exponentieel afnemen met toenemende opbrengsten. Des te hoger het opbrengstniveau, des te meer geldt dit voor andere factoren. Bijvoorbeeld voor het verkrijgen van een matige opbrengst is het nodig de pH op ongeveer 5.5 te handhaven, maar hogere opbrengsten vragen geen hogere pH en ook nauwelijks hogere kalkgiften om de pH te handhaven. Zo is ook het fosfaatsniveau dat geschikt is voor het verkrijgen van matige opbrengsten geschikt voor het verkrijgen van hogere opbrengsten en de fosfaatopname van het gewas is zo klein in vergelijking met de fosfaatvastlegging dat ook hier het verbruik nauwelijks toeneemt. Het verbruik van deze meststoffen per eenheid produkt neemt dus op de akker vrijwel exponentieel af met toenemende opbrengsten wanneer het niveau van matig naar hoog verschuift. Het totale verbruik in de landbouw neemt dan absoluut gezien zelfs af omdat bij hoge opbrengsten een kleiner areaal in goede toestand gehouden moet worden.

Van stikstof is meer nodig voor het verkrijgen van een hogere produktie. Potentiële opbrengsten kunnen echter alleen bereikt worden wanneer de stikstof gegeven wordt op tijden en in hoeveelheden die afgestemd zijn op het gebruik. Het blijkt dan (figuur 8) dat de uitbating van de toegediende stikstof de 100 procent nadert in plaats van de gebruikelijke 50 procent, zodat veel minder verloren gaat door denitrificatie en uitspoeling.

De opbrengst per eenheid water neemt ook toe met toenemende opbrengst. Ten dele omdat de verliezen ten gevolge van evaporatie, drainage en irrigatie in elk geval relatief afnemen en ten dele omdat de fotosynthese per eenheid verdampt water het hoogste is voor goede, gezonde gewasoppervlakken.

De huidige opbrengstniveaus kunnen vaak alleen gehandhaafd worden door gebruik te maken van biociden ter beheersing van insecten, ziekten en onkruiden. Er is geen enkele aanwijzing dat bij een hoger opbrengstniveau meer biociden per oppervlakte-eenheid nodig zijn voor de beheersing van insecten en onkruiden. Wat dit betreft kan het gebruik per eenheid produkt dus afnemen met stijgende opbrengst. Het is twijfelachtig of dit ook het geval is voor de fungiciden.

Het voorgaande kan als volgt samengevat worden. Bij de huidige opbrengsten is veel land nodig om voldoende voedsel te verbouwen en dit leidt tot het gebruik van veel meststoffen, biociden en water per eenheid produkt, tot het onderhouden van veel fabrieken voor het leveren van deze produkten en tot de praktische onmogelijkheid de verspreiding in de weinig overgebleven

natuurterreinen tegen te gaan. Hoge opbrengsten per oppervlakte-eenheid leiden tot het gebruik van minder meststoffen, biociden en water per eenheid produkt zodat minder fabrieken nodig zijn om deze grondstoffen te leveren en de verspreiding in de dan naar verhouding veel grotere terreinen met een min of meer natuurlijke vegetatie beter beheerst kan worden.

3. Problemen in arme landen

In de arme landen van de wereld wordt slechts 2000 cal en 50 gram eiwit per persoon per dag geconsumeerd en de indexcijfers voor voedselproductie, bevolkingsgroei en consumptie per hoofd over de laatste 20 jaar (figuur 5) laten zien dat hieraan weinig verandert.

Men zou het probleem van overproductie in rijke landen en van voedseltekorten in arme landen ten dele op kunnen lossen door massale voedselzendingen. Dit is van enig nut voor de rijke landen, maar helpt de arme landen nauwelijks. In 1968 bijvoorbeeld, werd ongeveer 8 miljoen ton graan naar India verscheept, voornamelijk uit de Verenigde Staten. Bij een consumptie van 0.5 kg per persoon per dag is dit voldoende voor circa 40 miljoen mensen en dit is ongeveer gelijk aan het aantal mensen dat in de kuststeden van India woont. Steden die niet de economische structuur hebben om een dergelijk groot aantal mensen te herbergen, zodat een groot gedeelte van de bevolking zich bezig houdt met de onderlinge verdeling van deze voedselstroom. Ook tegenwoordig geldt nog in grote mate dat voedsel daar verbouwd moet worden waar de monden zijn.

Wat de rijke landen voor de arme kunnen doen in dit verband is niet veel meer dan voedsel verstrekken in geval van calamiteiten of in samenhang met goed geleide ontwikkelingsprojecten. Maar hier is het hemd weer vaak nader dan de rok. Ondanks contractuele verplichtingen van de EEG tot levering van melkpoeder voor ontwikkelingsprojecten, werd deze levering in de winter van 1971/72 stopgezet toen bleek dat er na het voederen der dieren in Europa geen overschot meer beschikbaar was.

De opbrengst van paddi (natte rijst) in de arme landen is niet veel hoger dan de opbrengst van tarwe in Europa in het midden van de vorige eeuw, zoals uit figuur 9 blijkt voor India. Hierin komt geen verandering zolang het gebruik van meststoffen niet uitkomt boven de hoeveelheid van circa 10 kg ($N + P_2O_5 + K_2O$) per hectare per jaar, die nu gebruikt wordt. In dezelfde figuur staan de opbrengsten van tarwe in Nederland die bereikt worden met een circa 20 maal hoger meststofgebruik en de vraag doet zich voor of dit

opbrengstniveau ook gehaald kan worden met rijst, tarwe en andere granen in de nu arme delen van de wereld.

Zoals dit het geval was in de nu rijke landen, is dit niet mogelijk met de traditionele, bladrijke graansoorten. Gedurende de laatste 20 jaar zijn echter rijst- en tarwe-variëteiten ontwikkeld die wel hoge meststofgiften kunnen verdragen (figuur 10). Uit berekeningen en experimenten (figuur 11) blijkt dat opbrengsten van 10.000 kg/ha bereikt kunnen worden, zodat in streken waar drie gewassen per jaar verbouwd kunnen worden, jaaropbrengsten van tegen de 30.000 kg/ha tot de mogelijkheden behoren.

Evenals in Nederland worden de mogelijkheden beperkt door het optreden van ziekten. Het gevaar voor zich snel uitbreidende epidemieën is zelfs veel groter omdat de hoog opbrengende variëteiten die in de arme landen gepropageerd worden dezelfde afkomst hebben en omdat nog weinig aandacht besteed is aan de veredeling op veldresistentie. Er zijn voldoende locale variëteiten die weliswaar geen stikstofhoeveelheden verdragen van 100 kg/ha of meer, maar wel van 20-40 kg N/ha. Het is daarom de vraag of het in eerste instantie wel nodig en verstandig is nieuwe variëteiten in te voeren.

Hoe het ook zij: de rijke landen kunnen zich voorbereiden op het pareren van de gevolgen van oogstmislukkingen, door ziekten. Dit kan door het aanhouden van grote voorraden en - wellicht alleen in theorie - door het ontwikkelen en invoeren van landbouwsystemen die het mogelijk maken het aanbod van granen snel aan te passen via de verbouwde oppervlakte en via de vee- teelt sector.

De invloed van een verhoogd meststofgebruik in de ontwikkelingslanden kan wellicht het beste duidelijk gemaakt worden door het eiwitgebruik van de bevolking te vergelijken met de eiwitproduktie door middel van kunstmeststikstof.

Het totale eiwitgebruik in India, berekend uit de bevolkingscijfers en een consumptie van ongeveer 50 gram eiwit per persoon per dag, is voor een dertigtal jaren weergegeven in figuur 12. Hierbij is wel rekening gehouden met 25 procent verliezen, maar de invoer van eiwit in de vorm van graan (niet meer dan 10 procent) is verwaarloosd.

De eiwitproduktie ten gevolge van het gebruik van kunstmeststikstof is moeilijker te schatten. Op proefvelden wordt ongeveer 20 kg gepelde rijst met een eiwitgehalte van 7 procent en zelfs meer kilogrammen tarwe met een eiwitgehalte van 11 procent verkregen per kilogram toegediende stikstof. Dit komt overeen met een eiwitopbrengst van 0.85 tot 1.3 kg per kg stikstof. Deze eiwitopbrengst is hoger bij de verbouw van groenten, maar aan de andere

kant gaat de stikstof die gebruikt wordt bij de verbouw van industriële grondstoffen voor de voedselproduktie verloren.

Het grootste deel van de stikstof opgenomen met het voedsel, wordt weer uitgescheiden en deze hoeveelheid is voor een her-gebruik beschikbaar, evenals de stikstof die opgeslagen is in het stro, de stoppel en de wortel. Veel van deze stikstof kan echter weinig doelmatig gebruikt worden en in een eerste benadering is het beter deze hoeveelheid te zien als compensatie voor niet doelmatig gebruikte kunstmest-hoeveelheden. Dit wordt anders in de veeteelt-sector. Ongeveer 80 procent van de stikstof in het gras komt terug met de urine en de vaste uitwerpselen. Hiervan wordt ruwweg 25 procent weer opgenomen gedurende het volgende seizoen en weer ruwweg 25 procent in het dan volgende. Op arme gronden (in Zuid Afrika) blijkt dat zo in totaal 22 procent en 11 procent van de stikstof wordt teruggewonnen in het dier bij jaarlijkse toediening van 33 en 66 kg N/ha, nadat een evenwichtssituatie is ingetreden. Dit soort rendementen hangen natuurlijk sterk af van de omstandigheden. Voor deze berekening is het een gelukkige omstandigheid dat vrijwel geen stikstof wordt gebruikt op grasland in India.

Rekening houdende met al deze factoren is het niet onredelijk te veronderstellen dat 1 kg kunstmest-stikstof ongeveer 1 kg eiwit voor menselijk gebruik oplevert.

Op deze wijze is voor India de bijdrage van de kunstmest-stikstof aan de menselijke voeding geschat. Het blijkt nu in figuur 12 dat tot 1960 deze bijdrage verwaarloosbaar klein was maar dat sindsdien het stikstofgebruik tot een niveau is gestegen waarbij in circa 6-7 gram eiwit per persoon per dag wordt voorzien. Voor 1974 staat een produktie van 4.8 miljoen ton stikstof op het programma en tegen die tijd zal dus circa 17 gram per dag of 20 procent van het eiwitgebruik gedekt worden via stikstof uit kunstmest.

Het relatieve gebruik van kunstmest-stikstof in andere streken en landen is weergegeven in de tabel van figuur 13. Bij de samenstelling van deze gegevens is bedacht dat in rijke landen een groot gedeelte van de primaire produktie wordt gebruikt in de veeteelt-sector, zodat niet zonder meer verondersteld mag worden dat 1 kg kunstmest-stikstof 1 kg eiwit voor menselijke voeding oplevert. Daarom is het relatieve gebruik van de kunstmest-stikstof uitgedrukt in de verhouding van het stikstofgebruik in de vorm van kunstmest en in de vorm van voedsel door de bevolking.

In India bedraagt deze verhouding circa 0.6 en in Europa en de Verenigde Staten 3 à 4. In Oceanië (Australië, Nieuw Zeeland, enz.) is de verhouding

slechts 1.3. Dat ondanks deze lage verhouding de voedingstoestand goed is, is toe te schrijven aan de extensieve beweiding van grote oppervlakken. Gemiddeld over de hele wereld wordt circa 2 maal meer stikstof gefabriceerd als kunstmest dan geconsumeerd wordt door de menselijke bevolking. Dit lijkt voldoende om iedereen adequaat te voeden zonder over te gaan tot het paardemiddel van nieuwe ontginningen. Het is toe te schrijven aan de ongelijke verdeling tussen arme en rijke landen dat dit niet het geval is.

In rijke landen wordt het opbrengstniveau niet zozeer bepaald door de technische mogelijkheden, maar door de economische omstandigheden. Dit is ook het geval in arme landen, zoals blijkt uit figuur 13, die het verband aangeeft tussen het opbrengstniveau en de prijs van rijst uitgedrukt in de prijs van stikstof voor enkele landen. Bij een lage verhouding nadert het opbrengstniveau tot het minimum van 1000 kg/ha dat zonder stikstofbemesting haalbaar is en bij hoge verhoudingen, als in Japan, worden opbrengsten van circa 5000 kg/ha bereikt.

Een land als India is arm maar niet onderontwikkeld, zeker niet wat betreft landbouwonderzoek en voorlichting en de technische kennis die nodig is voor het uitbreiden van de industriële capaciteit. De kansen om het voedselprobleem op te lossen hoeven daarom niet laag aangeslagen te worden, zelfs wanneer de programma's voor geboortebeperking niet onmiddellijk vrucht afwerpen. De situatie in landen die niet alleen arm zijn, maar ook onderontwikkeld, is wat dit betreft veel ernstiger.

4. De grens van het mogelijke

Uit het voorgaande blijkt dat de mogelijke voedselproductie per eenheid van oppervlakte heel groot is. We dienen echter wel te bedenken dat de wereld een eindige afmeting heeft en dat het mensdom zich snel kan vermenvuldigen. Het probleem dat zich uiteindelijk voordoet blijkt uit een berekening van het aantal dat van de aarde kan leven in geval van potentiële productie en het aantal jaren dat nodig is om dit aantal te bereiken.

De potentiële tarwe-opbrengst in Nederland is 9000 kg/ha, maar omdat een deel van de benodigde calorieën afkomstig kan zijn van aardappelen die 20.000 kg droge stof per hectare opbrengen is het mogelijk 12.000 kg eetbaar materiaal per hectare te winnen. Dit komt overeen met $48 \cdot 10^6$ kilo-calorie per hectare en omdat 10^6 kilo-calorie per jaar nodig is voor het voeden van een persoon, is het in theorie mogelijk 35 personen te voeden van een hectare, rekening houdend met 25 % verliezen. Het groeiseizoen is korter ten

noorden en langer ten zuiden van Nederland. Hiermee rekening houdend en met de verdeling van de landmassa en de straling over de aarde blijkt dat gemiddeld 50 personen voldoende hebben aan 1 hectare. De totale landoppervlakte is 13×10^9 hectare, zodat voldoende voedsel geproduceerd zou kunnen worden voor 650×10^9 mensen of ongeveer 200 maal de huidige wereldbevolking. Dit lijkt erg hoog, maar bij de huidige vermenigvuldigingssnelheid, een verdubbeling elke 30 jaar, wordt deze limiet in 250 jaar bereikt.

De bijdrage uit de zee kan verwaarloosd worden: er is niet genoeg meststof op de wereld om de produktie van plantaardig materiaal op te voeren boven de huidige waarde van circa 1000-2000 kg/ha en bovendien kan het plankton alleen ten nutte gemaakt worden in de vorm van vis, dus nadat het een voedselketen doorlopen heeft waarin circa 99 procent van de oorspronkelijke hoeveelheid verloren gaat.

Maar ook op het land is de situatie niet zo gunstig als bovenstaande berekening suggereert. Slechts een vierde deel van het landoppervlak is geschikt voor landbouw. Een ander vierde deel is geschikt voor extensieve veeteelt, en draagt dus wel bij tot de kwaliteit van het voedsel, naar nauwelijks tot de kwantiteit. Het overblijvende gedeelte omvat toendra's, woestijnen, tropische regengebieden enz. en is praktisch onbruikbaar voor voedselproduktie.

Ongeveer de helft van het voor landbouw geschikte areaal is ontgonnen en dan de beste helft. De behoefte aan voedsel zal erg groot moeten zijn voordat de helft van het nu ontgonnen land in een toestand gebracht wordt die potentiële produktie mogelijk maakt. Volgens deze schatting is ongeveer een zestiende van het landoppervlak of 0.8×10^9 ha geschikt voor potentiële produktie. Deze hoeveelheid zou dan echter nog voldoende voedsel voortbrengen om de calorie-behoefte van 30×10^9 mensen te dekken en deze mensen zouden dan nog grote oppervlakten land en de zee ter beschikking moeten hebben om hun voedselpakket kwalitatief aan te vullen.

Deze situatie lijkt nog weer gunstiger dan zij is. Immers, 30×10^9 mensen hebben niet alleen land nodig om hun voedsel te verbouwen, maar ook voor huizen, fabrieken, wegen, recreatie en de verbouw van grondstoffen voor de industrie. In een goed georganiseerde maatschappij bedragen deze behoeften zeker 500 m^2 per persoon. En dit is twee maal meer dan nodig is voor het dekken van de calorie-behoefte. Nu wil het lot dat het meest geschikte land voor voedselproduktie ook het meest geschikt is voor een stedelijke ontwikkeling en veel van het land dat potentiëel geschikt is voor de landbouw zal dus op deze wijze in beslag genomen worden.

Het aantal van 30×10^9 mensen wordt bij de huidige groeisnelheid van de bevolking bereikt in 120 jaar en dit betekent dat veel van de lezers van deze tekst de mensen zullen kennen die te maken hebben met deze situatie, althans wanneer de wal het schip niet keert. Wat de ontwikkeling ook zal zijn, de mogelijkheid tot de produktie van voedsel lijkt niet de beperkende faktor voor de grootte van de wereldbevolking, maar veeleer de behoefte aan ruimte voor de overige activiteiten van de mens of gebrek aan grondstoffen.

De energiestromen in de Nederlandse landbouw zijn weergegeven in figuur 15. Elke cirkel in dit diagram stelt een bepaalde hoeveelheid energie voor uitgedrukt in 10^{12} kcal per jaar. Wat ons vooral interesseert zijn de verhoudingen zodat ik voor het gemak zal spreken van eenheden, eenheden energie wel te verstaan. De energie van de zon die per jaar op al ons akker- en weiland valt is een heel grote hoeveelheid, zo groot dat slechts een klein segment van de cirkel op het diagram kan worden weergegeven. Ruim een half procent van deze energie wordt vastgelegd in primaire landbouwprodukten zoals gras, groenvoer, graan en aardappels. Dit is weinig gezien als percentage, maar veel wanneer bedacht wordt dat de energie van de zon tot ons komt in een lage intensiteit; verdund over ruim 2 miljoen hectare en over het hele jaar.

Hoe het ook zij, 50 eenheden worden vastgelegd in de vorm van gras en groenvoer en 12 eenheden in de vorm van akkerbouwprodukten. De hoeveelheid energie die vastgelegd wordt in groenten en fruit is kleiner dan een eenheid. In de tuinbouw gaat het dan ook niet om het vastleggen van energie, maar om het smakelijk verpakken van water. Er is echter meer energie beschikbaar in de vorm van primaire landbouwprodukten: 12 eenheden in de vorm van granen en plantaardige vetten worden ingevoerd. Hiervoor zijn ergens buiten Nederland nog eens 2 miljoen hectare nodig geweest.

Wat gebeurt er nu met de totale plantaardige produktie van circa 74 eenheden? Ongeveer 10 eenheden worden direct verbruikt door de niet-boerenbevolking in de vorm van brood, aardappelen, margarine en dergelijke: op deze wijze voorzien we in twee-derde van onze energiebehoefte. De overige 64 eenheden worden niet direct gebruikt maar eerst omgezet in vlees, melk en eieren met behulp van onze landbouwhuisdieren. Ten dele worden deze gevoed met granen, maar voor het grootste deel met gras, een produkt dat ongeschikt is voor directe menselijke consumptie. Energetisch gezien levert deze omzetting maar een kleine hoeveelheid dierlijk produkt op: 6 eenheden voor consumptie door de Nederlandse bevolking en 3 eenheden voor export. De overige 51

eenheden worden verbruikt bij de conversie van plantaardige in dierlijke produkten. Van deze 51 eenheden merken we niets, uiteindelijk worden deze allemaal omgezet in warmte. De 4 eenheden die nu nog overblijven worden verbruikt door de boeren en hun gezinnen en omdat deze ook vlees eten en melk drinken gaan 2.5 eenheden weer verloren als warmte, zodat uiteindelijk slechts 1.5 eenheid door de boerenbevolking zelf geconsumeerd wordt. Hiermee is de cirkel rond.

In hoeverre voorzien de 13 miljoen Nederlanders nu in eigen voedsel of wat is de graad van zelfvoorziening in termen van energie?

Aan dierlijke produkten worden 3 eenheden geëxporteerd en om deze te maken zijn 20 eenheden plantaardige produkten nodig. Ingevoerd worden 12 eenheden zodat 8 eenheden plantaardige produkten van eigen bodem worden gebruikt om de export op gang te houden. Anders gezegd: in Nederland worden meer plantaardige produkten geproduceerd dan direct en indirect in de vorm van dierlijke produkten voor de eigen bevolking nodig zijn. Wij zijn meer dan zelfverzorgend in termen van energie en trouwens ook in termen van eiwit; een voor velen wellicht onverwachte conclusie.

De 3 eenheden export bestaan uit melkprodukten, vlees, eieren en tuinbouwprodukten en zijn, in geld uitgedrukt, veel meer waard dan de 12 eenheden import bestaande uit graan en vetten. De landbouw levert dus een aanmerkelijke positieve bijdrage tot de handelsbalans. De ruime verbouw van produkten voor eigen gebruik is wat dit betreft natuurlijk nog veel belangrijker. Dit is een economisch facet van de zaak.

We moeten ons nu ook weer geen al te grote voorstelling maken van het belang van zelfvoorziening, want de Nederlandse landbouw is energetisch gezien toch verre van een gesloten systeem. Weliswaar levert de boerenbevolking 19 eenheden energie als voedsel aan de niet-boerenbevolking, maar alleen de zon gaat voor niets op. Deze 19 eenheden moeten betaald worden, niet alleen in geld, maar ook in energie. Niet alleen in de vorm van benzine, olie, gas en elektriciteit maar ook in indirecte vorm voor zover energie ten koste gelegd wordt aan goederen die de boer nodig heeft om de produktie in stand te houden, zoals grond, gebouwen, tractoren en kunstmest. Het is wellicht de moeite waard de toegevoegde energiestromen goed uit te rekenen, maar zolang dit niet is gebeurd, moeten we met een schatting via de gemiddelde energieoverdracht per gulden volstaan.

Dit gemiddelde is gelijk aan het totale bruto-energieverbruik van de Nederlandse samenleving gedeeld door het bruto-nationaal produkt (tegen faktor

kosten): het bedraagt 6000 kcal per gulden. De bruto produktie in de sector landbouw en veeteelt bedraagt $4.2 \cdot 10^9$ gulden, wat dus neerkomt op een bruto energieverbruik van ongeveer $25 \cdot 10^{12}$ kcal per jaar. Bovenstaande cijfers golden in het midden van de zestiger jaren, evenals de overige cijfers in het energie-stroom diagram. Deze 25 fossiele energie-eenheden plus de 1.5 eenheid die door de landbouwende bevolking zelf als voedsel geconsumeerd wordt, houden de molen draaiende. Uiteindelijk leveren deze 25 eenheden meer dan het dubbele op in de vorm van plantaardige energie, maar slechts 19 eenheden in de vorm van ons voedselpakket. De gemeenschap stopt dus meer fossiele energie in de landbouw dan er in de vorm van eetbare energie uitkomt. We kunnen onze definitie van de landbouw gevoeglijk wijzigen: het is een menselijke bezigheid waarbij fossiele energie van de zon wordt omgezet in eetbare chemische energie.

Om een indruk te krijgen of dit verbruik van energie hoog of laag is, kunnen we een vergelijking maken van het energieverbruik in meer primitieve samenlevingen. Hierover bestaan schattingen. Het is bekend dat in een samenleving met landbouw, enige veeteelt en gebruik van vuur de primaire energieconsumptie per persoon per dag ongeveer 12.000 kcal bedraagt. Nu valt het accent van de werkzaamheden in dergelijke samenlevingen hoofdzakelijk op de landbouw en veeteelt en het lijkt niet onredelijk om aan te nemen dat circa de helft dus ongeveer 6000 kcal per persoon per dag nodig is voor de voedselvoorziening.

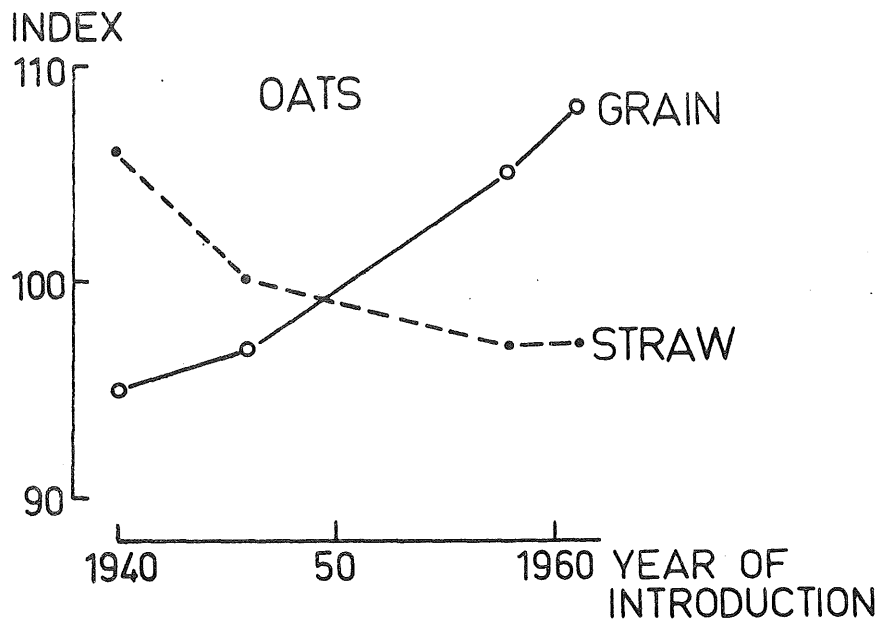
Het fossiele energieverbruik voor de verzorging met voedsel in de Nederlandse samenleving bedraagt ongeveer $25 \cdot 10^{12}$ kcal per jaar, wat overeenkomt met een verbruik van 6000 kcal per persoon per dag.

Dit is evenveel of weinig als in primaire samenlevingen, alleen de bron is verschillend. Op het eerste gezicht lijkt dit verwonderlijk, maar dan ook alleen op het eerste gezicht. In de eerste plaats is de efficiëntie van de omzetting van chemische in mechanische energie bij mens en dier niet bijzonder groot en in de tweede plaats moet bedacht worden dat de bewerkingen in de landbouw in principe hetzelfde gebleven zijn, maar in geval van hoge opbrengsten op een relatief veel kleiner oppervlak betrekking hebben.

Literatuur

Energy and Power. Scientific American 225(1971), 37-49.

Food Balance Sheets 1964-1966, FAO, Rome, 1971.



(van Dobben, 1965)

Fig. 1. Indexnummers voor de opbrengst van stro en zaad van havervariëteiten in afhankelijkheid van het jaar van introductie, maar in hetzelfde jaar onder dezelfde omstandigheden verbouwd.

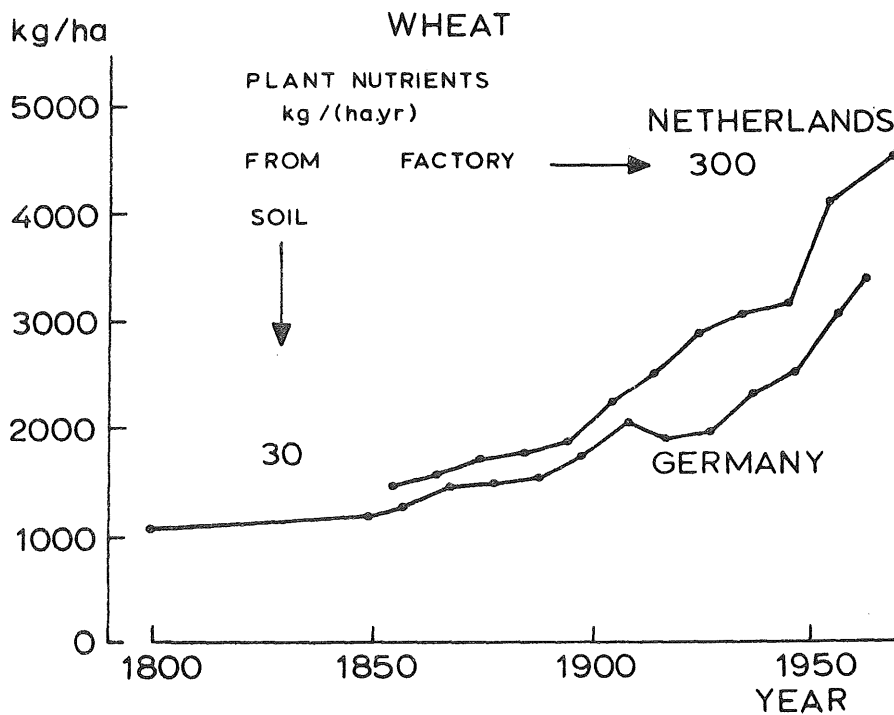


Fig. 2. Het verloop van de opbrengst van tarwe in Duitsland en Nederland.

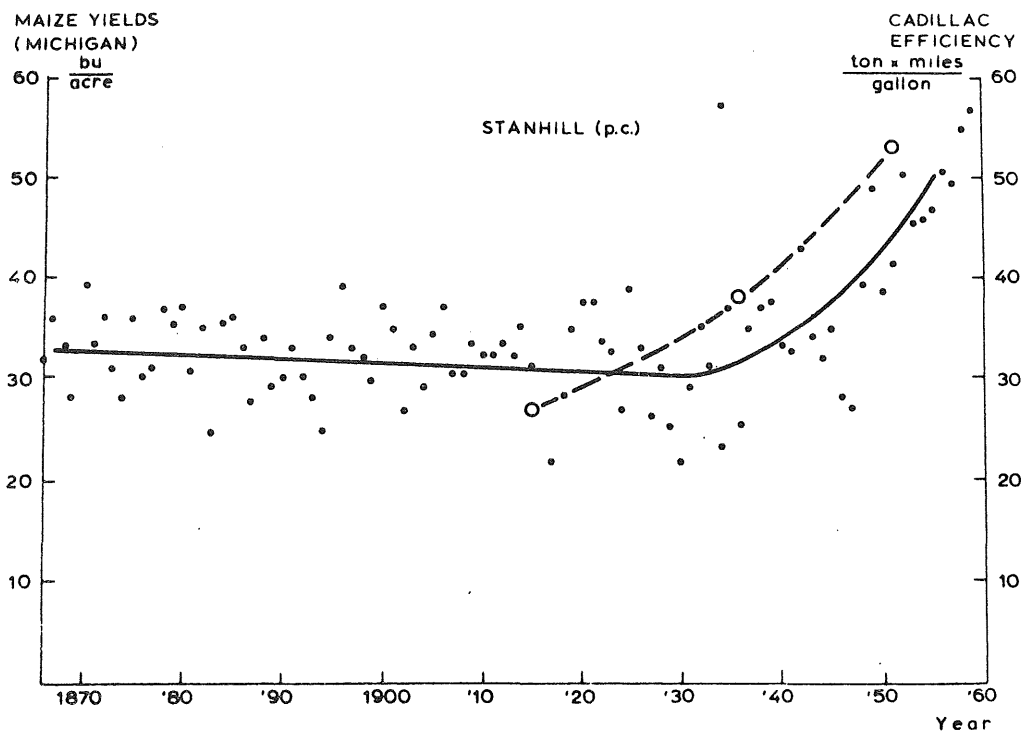


Fig. 3. Het verloop van de opbrengst van mais in Michigan (USA) en het verloop van het benzine-rendement van de Cadillac.

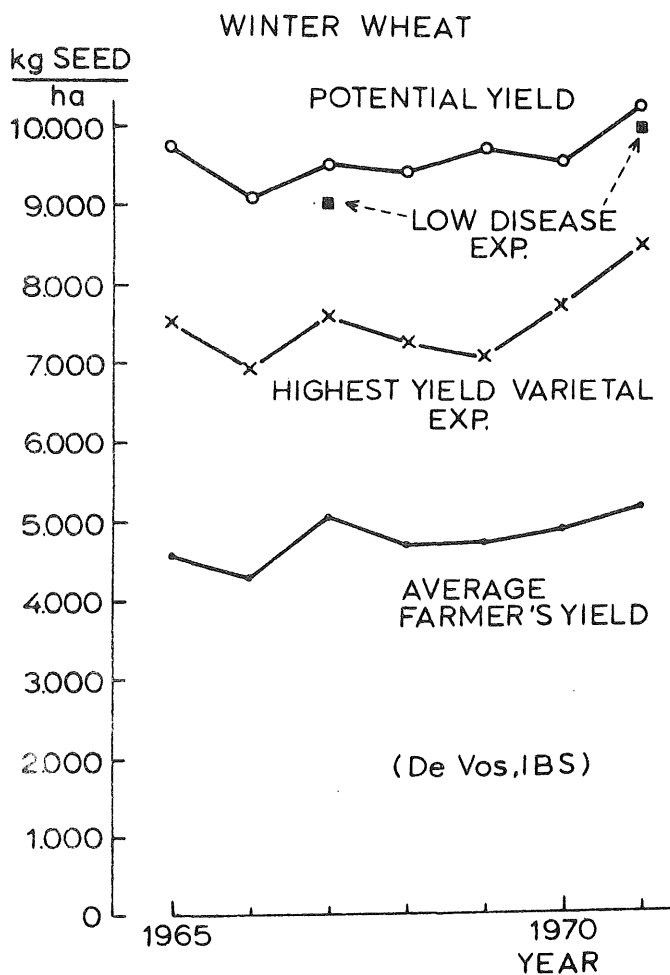


Fig. 4. Berekende en gemeten opbrengsten van tarwe in Nederland sinds 1965.

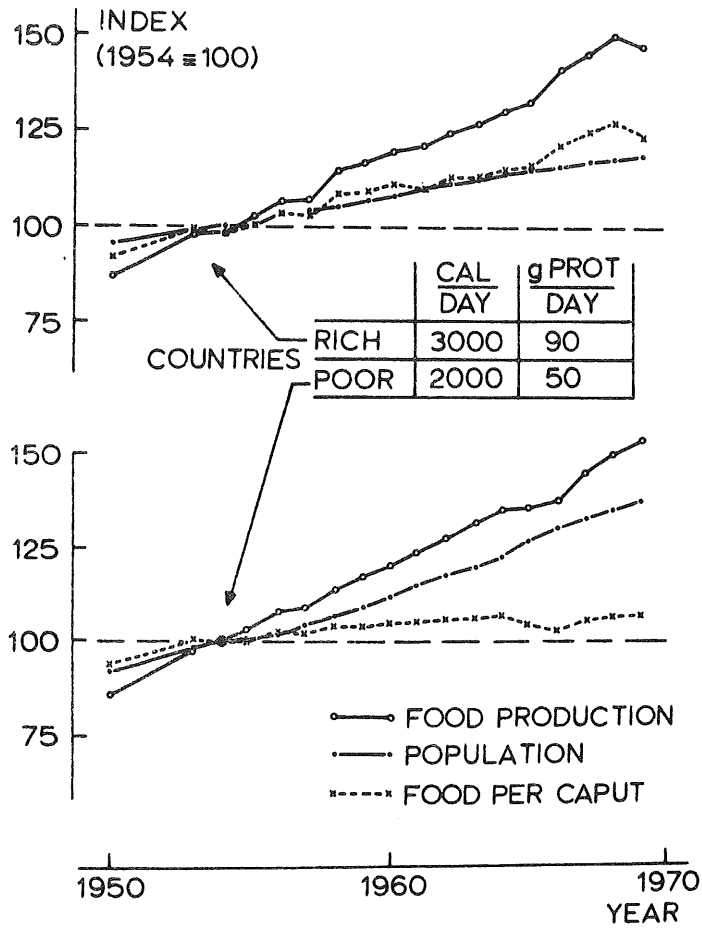
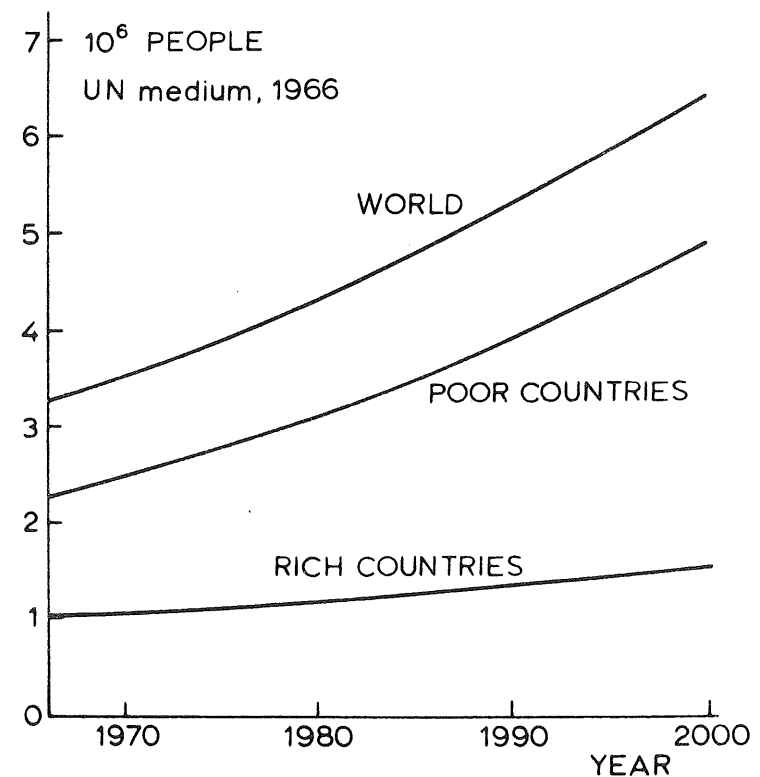


Fig. 5. Indexcijfers voor het verloop van de bevolking, de voedselproductie en de voedselproductie per hoofd van de bevolking in de rijke en arme landen.
(FAO)

Fig. 6. Het verwachte verloop van de bevolking in de arme en rijke landen.



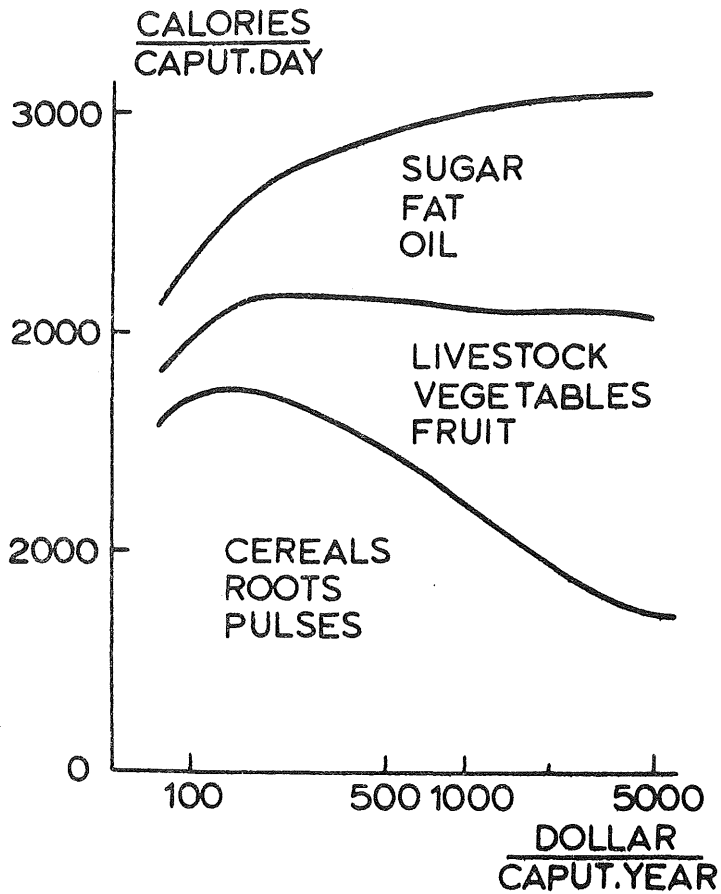
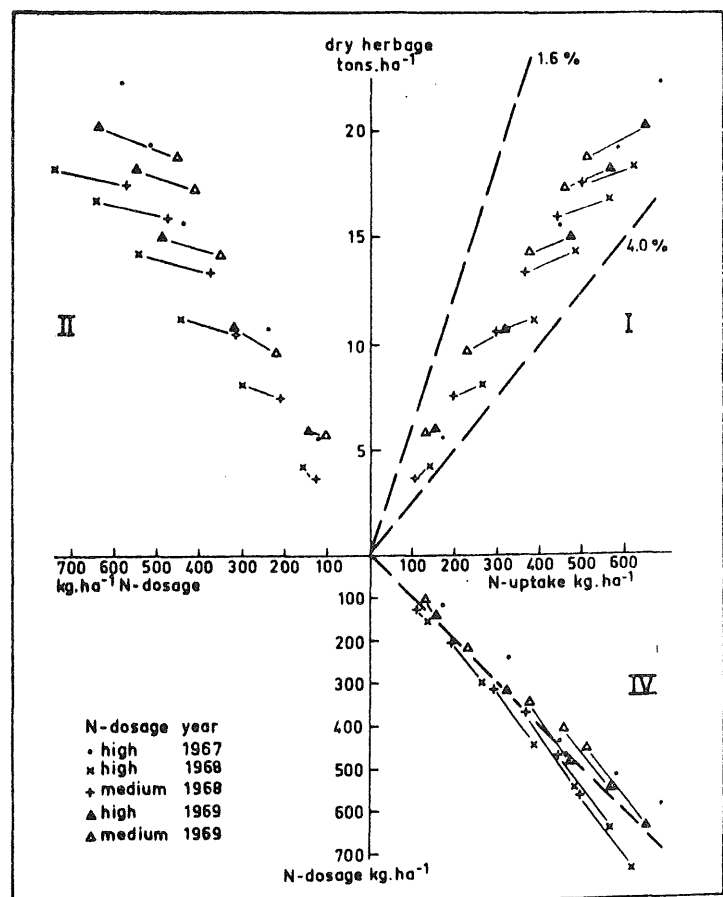


Fig. 7. De calorie-consumptie in verschillende vormen in afhankelijkheid van het inkomen per hoofd, zoals berekend uit landsgemiddelden (FAO)

Fig. 8. Het verband tussen stikstofgift en stikstofopname tussen stikstofopname en -opbrengst bij potentiële opbrengstproeven van gras. Subtotalen voor opeenvolgende sneden. (Alberda, 1971)



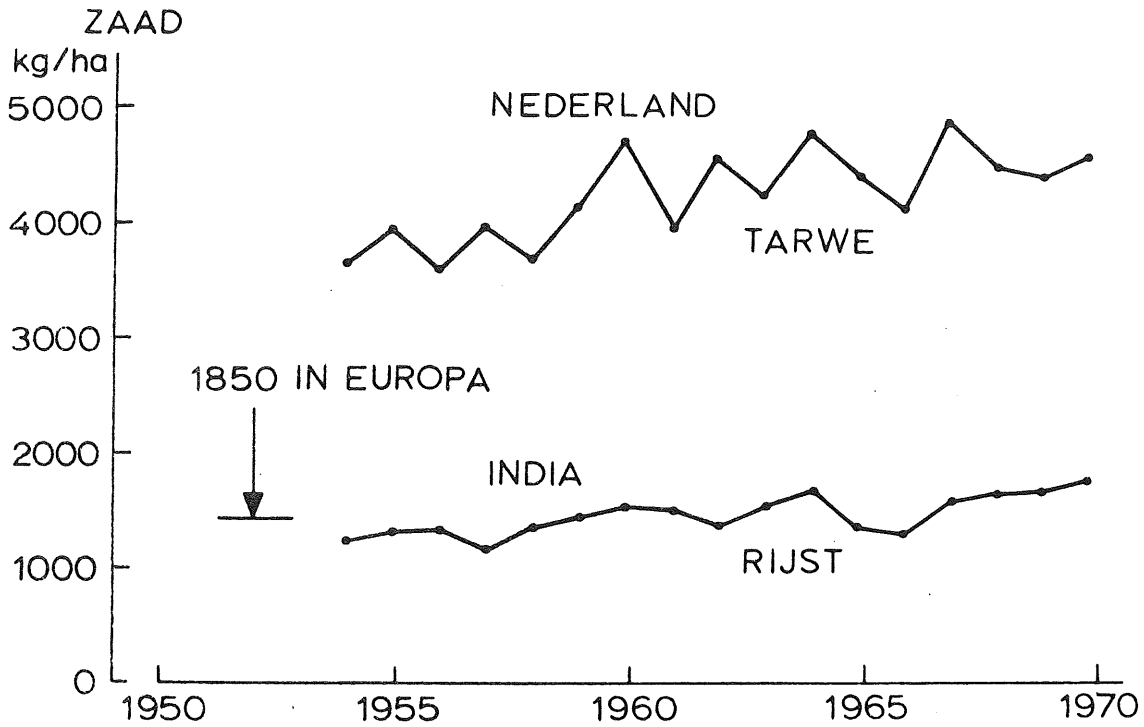


Fig. 9. Het verloop van de opbrengst van natte rijst in India in vergelijking met het verloop van de opbrengst van tarwe in Nederland en het opbrengstniveau in Europa omstreeks 1850.

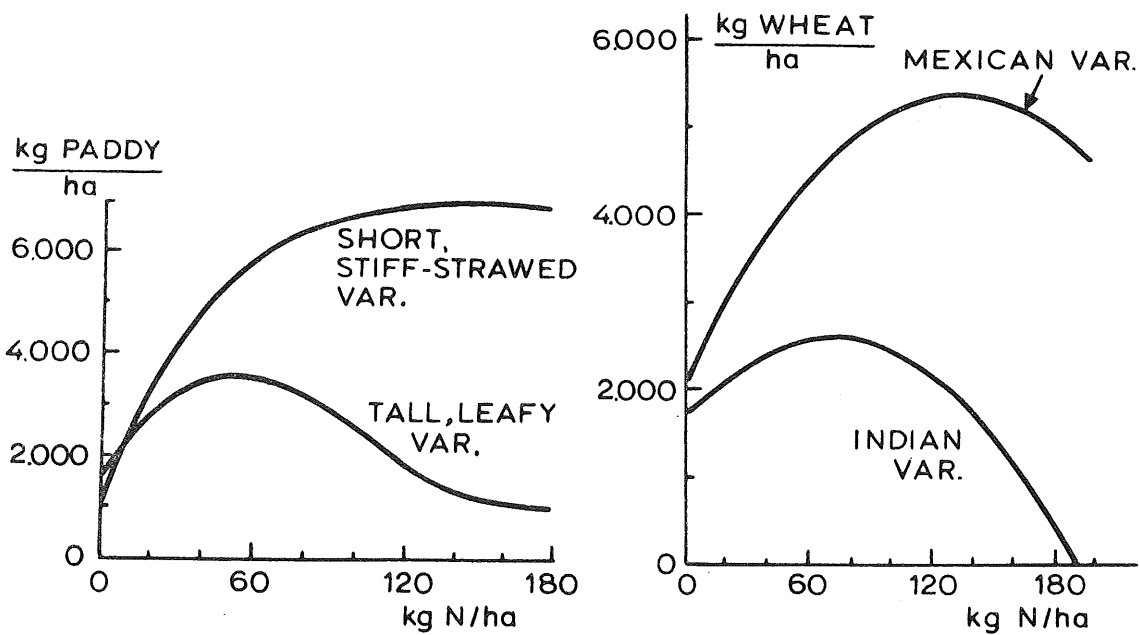


Fig. 10. Het verband tussen opbrengst en stikstofgift voor oude en nieuwe variëteiten van rijst en tarwe.

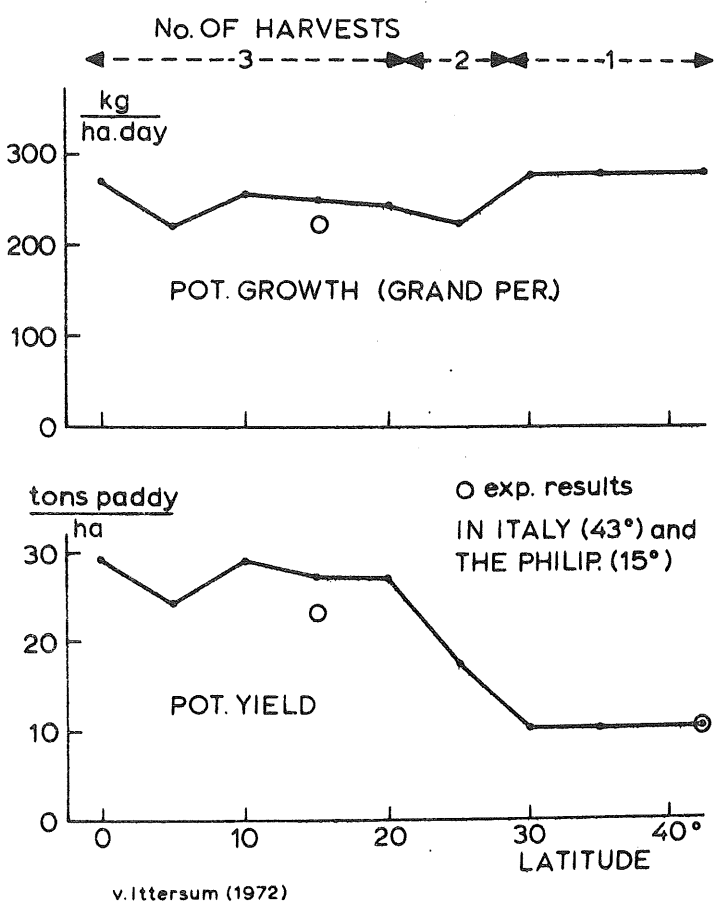
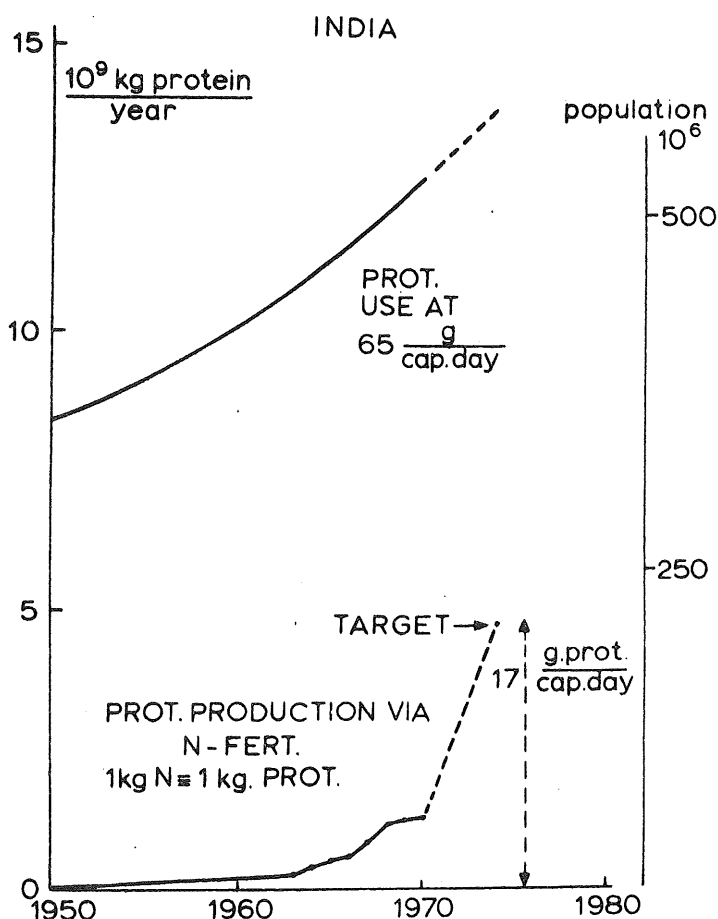


Fig. 11. Berekende potentiële opbrengsten en groeisnelheden van rijst voor plaatsen op verschillende breedtegraden en de resultaten van enkele potentiële opbrengstproeven.

12. Het verloop van het eiwitgebruik in India (25 procent verliezen) en de eiwitproductie door middel van kunstmeststikstof.



HET GEBRUIK VAN KUNSTMEST-N EN DE CONSUMPTIE VAN N-EN EIWIT (6 KG EIWIT = 1 KG N) IN
VERSCHILLENDE LANDEN EN STREKEN, GECORRIGEERD VOOR IM- EN EXPORT

STREKEN	KUNST- MEST-N 10 ⁶ KG	BEVOLKING 10 ⁶	G EIWIT PER HOOFD PER DAG	TOTALE EIWIT-CONS. X 1.25 10 ⁶ KG	FRACTIE VAN LOCALE PROD. VOOR EXPORT	RELATIEF GEBRUIK N-KUNSTMEST N-CONSUMPTIE
EUROPA	9070	458	85	17700		
N. AMERIKA	6920	224	95	9800		
SUBTOTAAL	15990			27500	-	3.5
LAT. AMERIKA	1172	276	65	8140	-	0.84
NABIJE OOSTEN	694	166	60	4550	-	0.90
VERRE OOSTEN	3550	1140	50	26000	-	0.84
AFRIKA	399	297	50	6750	-	0.36
OCEANIE	187	19	100	865	-	1.3
USSR	3800	240	90	9850	-	2.3
TOTAAL	26000			84000	-	1.9
<u>LANDEN</u>						
USA	6679	203	95	8800	0.25	3.4
FRANKRIJK	1240	50	100	2280	-	3.3
JAPAN	897	102	75	3480	-0.75	2.7
INDIA	1240	540	48	11700	-0.1	0.66
BRAZILIE	164	91	63	2600	-0.2	0.48
TANZANIA	5	13	60	353	-	0.06

OPBRENGST

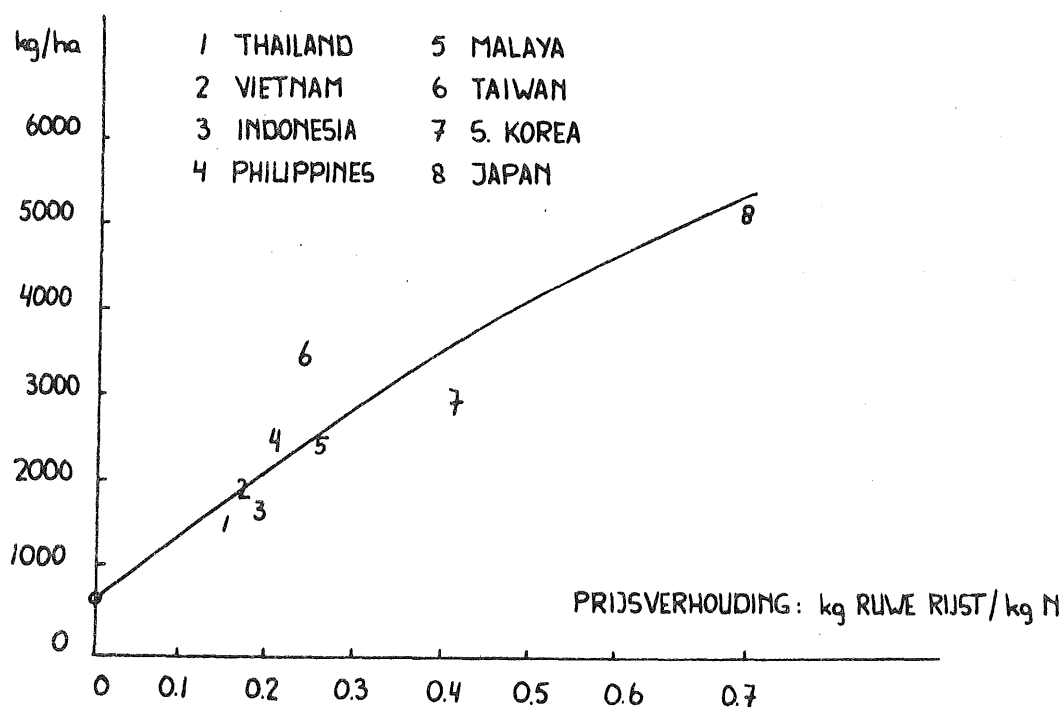


Fig. 14. Het verband tussen de opbrengst en de prijsverhouding van rijst en kunstmeststikstof in verschillende landen.

