

planten in gebruik

Redactie:
Prof. Dr. C.M. Karssen
Drs. H.M. van Emden



Een uitgave van de Biologische Raad

Grenzen aan de plantaardige produktie

H. van Keulen en J. Goudriaan

INLEIDING

Plantaardige produktie is het resultaat van complexe processen die beïnvloed worden door vele interacties tussen genetische eigenschappen van de plant en zijn omgeving in de loop van de ontwikkeling van de plant. In een vereenvoudigde voorstelling kan de plantaardige produktie echter beschreven worden via de invloed van een beperkt aantal overheersende factoren.

Aan de basis van het produktieproces staat de CO_2 -assimilatie (fotosynthese) waarbij met behulp van zonneënergie CO_2 wordt gereduceerd tot suikers. De onderschepte hoeveelheid zonlicht is daarom in veel gevallen bepalend voor de groeisnelheid en daarmee mede voor de opbrengst. Daarnaast spelen temperatuur en daglengte een belangrijke rol omdat die vooral de duur van de verschillende ontwikkelingsfasen van het gewas bepalen en daarmee de tijd die beschikbaar is om licht op te vangen. Bovendien bepaalt de gewasontwikkeling de verdeling van de assimilatieprodukten over de verschillende organen en tevens de snelheid van veroudering van die organen.

De uitwisseling van CO_2 tussen gewas en biosfeer vindt hoofdzakelijk plaats door de huidmondjes in de bladeren waarbij het koolzuurgas wordt opgenomen, maar tegelijkertijd waterdamp vanuit de stomataire holten waarin de lucht met waterdamp verzadigd is, naar buiten diffundeert. Om de waterspanning en daarmee de stevigheid van het weefsel te behouden en de assimilatie ongestoord te laten verlopen moet het verlies aan verdampt water worden gecompenseerd door opname van water door het wortelstelsel uit de grond. Indien dat in onvoldoende mate gebeurt en er een watertekort in de plant ontstaat, treedt een reguleringsmechanisme in werking, waarbij de huidmondjes in meerdere of mindere mate sluiten, waardoor dan onvermijdelijk ook de opname van CO_2 wordt belemmerd. Water is dus een noodzakelijke groeifactor en

de groei en opbrengst van een gewas kan sterk worden gereduceerd door perioden met watergebrek.

Voor het produceren van de organische verbindingen door de plant zijn naast koolzuur en water vele anorganische elementen nodig.

Stikstof neemt daarbij een speciale plaats in omdat het in grote hoeveelheden nodig is voor vorming van de organen van de plant (met name bladeren) en voor eiwitopslag in reserve- en reproductieve organen (stengels, zaden).

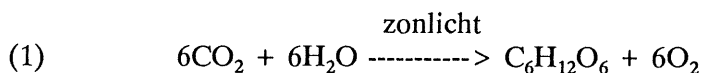
Het bodem/plant-systeem is voor anorganische stikstof een open systeem waar jaarlijks aanzienlijke hoeveelheden in- en uitgaan. De beschikbaarheid van stikstof voor de plant is een tweede belangrijke opbrengstbepalende factor.

In dit hoofdstuk worden een aantal opbrengstbepalende processen nader geanalyseerd en wordt ingegaan op kwantitatieve aspecten van de verschillende groeifactoren. Kennis van deze processen is belangrijk omdat op grond daarvan kan worden nagegaan op welke wijze een gewenste produktie van een bepaalde kwaliteit kan worden verkregen op een voor de producent economisch zo aantrekkelijk mogelijke manier en met een zo gering mogelijke belasting van het milieu.

DE BASISPROCESSEN

Assimilatie

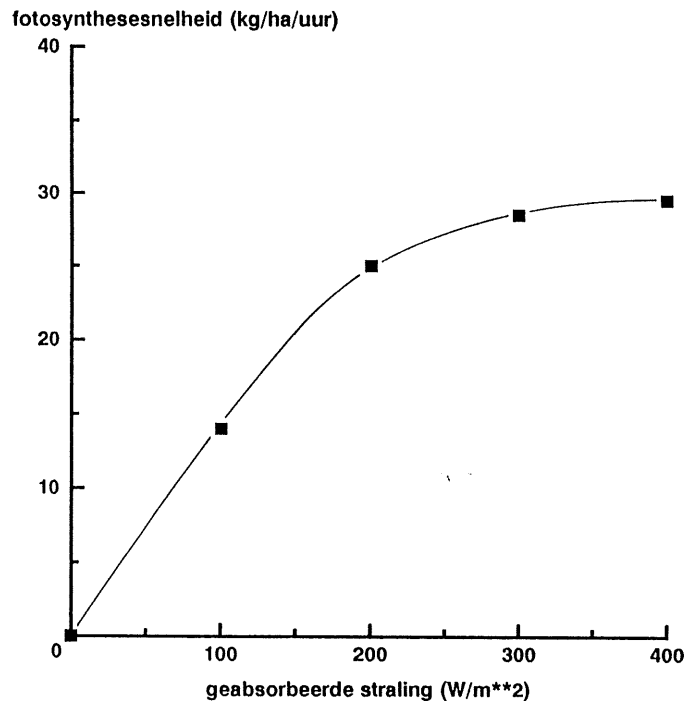
Het elementaire basisproces van autotrofe organismen zoals planten, is de omzetting van koolzuur en water in gereduceerde suikers en zuurstof onder invloed van zonlicht:



Het verband tussen beschikbare lichtenergie en de snelheid waarmee CO_2 wordt gereduceerd is voor een individueel blad weergegeven in figuur 1.

Daaruit blijkt dat bij lage lichtintensiteiten tussen beide een evenredig verband bestaat en dat bij toenemende lichtintensiteit verzadiging optreedt. De reactie vindt plaats in de chlorofyl bevattende cellen van het blad. CO_2 moet dus vanuit de atmosfeer naar deze cellen getransporteerd worden en moet zich binden met

Fotosynthese lichtrespons curve



Figuur 1. Het verband tussen de geabsorbeerde hoeveelheid licht en de bruto-assimilatiesnelheid voor een blad van een C₃-plant.

het fotosynthetische systeem. De eerste stap daarbij is een diffusieproces waarbij het koolzuurgas via kleine openingen in de oppervlucht van het blad, de huidmondjes of stomata, naar de daaronder gelegen stomataire holten wordt getransporteerd. Vervolgens vindt dan de binding plaats in de chloroplasten. De reductie van CO₂ tot suikers kan langs twee verschillende biochemische reacties verlopen waarbij in het ene geval het eerste stabiele produkt een koolstofverbinding is met drie C atomen (C₃-mechanisme) en in het andere geval één met vier C atomen (C₄-mechanisme). Voor een nadere uitleg van deze mechanismen wordt verwezen naar Wassink (1975). Bij de planten met het C₃-fotosynthesemechanisme dat het meest voorkomt in de gematigde streken is de bindingssnelheid in de chloroplasten tamelijk laag. Daardoor is bij ongeveer 300 W.m⁻² opvallende zichtbare straling het proces lichtverzadigd. Hoewel deze lichtintensiteiten op een heldere dag in de zomer ruimschoots

worden overschreden is in onze streken in veel gevallen toch de beschikbaarheid van energie de belangrijkste beperkende factor voor de snelheid van de assimilatie. Dat komt doordat in een gewas de bladeren niet allemaal netjes in een horizontaal vlak zijn gerangschikt en omdat er meerdere bladlagen per eenheid van grondoppervlak voorkomen waardoor slechts een deel rechtstreeks door de zon wordt beschenen en de rest in de schaduw van andere bladeren zit.

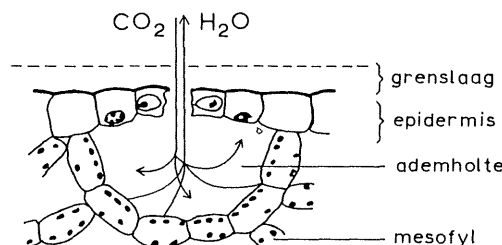
Daardoor treedt in de veldsituatie onder onze omstandigheden nauwelijks lichtverzadiging op.

De reductie van CO_2 is een enzymatisch proces en is dus temperatuur-afhankelijk. In de praktijk blijkt echter dat de groeiprocessen gevoeliger zijn voor lage temperaturen dan de fotosyntheseprocessen. In de winter zijn de temperaturen gemiddeld te laag voor assimilatie maar in het voorjaar komt de assimilatie meestal sneller op gang dan de groei zodat de assimilaten zich ophopen en via een terugkoppelingsmechanisme de assimilatie negatief kunnen beïnvloeden. Hierdoor kunnen in die periode van het jaar de productiesnelheden lager liggen dan op grond van straling en temperatuur zou worden berekend.

Transpiratie

Doordat voor de aanvoer van koolzuurgas een open verbinding met de omgeving nodig is, kan tegelijkertijd waterdamp vanuit de stomataire holten waarvan de wanden met water bedekt zijn naar buiten diffunderen (fig. 2). Assimilatie en transpiratie zijn dus onlosmakelijk met elkaar verbonden. Omdat het transport van CO_2 en H_2O door dezelfde fysische wetmatigheden wordt bepaald, bestaat er een direct verband tussen beide processen, zoals reeds lang door landbouwkundige onderzoekers is onderkend.

De verhouding tussen de snelheden van CO_2 -opname en H_2O -afgifte



Figuur 2. Een schematische doorsnede door een blad met een huidmondje.

te kan worden geschat door naar de gradiënten tussen de omgeving en de stomataire holte te kijken. De molaire mengverhouding van CO_2 in de lucht bedraagt ongeveer 0,03%, die van waterdamp, als de lucht daarmee verzadigd is, ongeveer 1%, dus dertig keer zo hoog. Als dit het enige verschil zou zijn, zou de verhouding transpiratie/assimilatie ook ongeveer dertig bedragen. De concentratie van CO_2 in de stomataire holte is echter ongeveer $\frac{2}{3}$ van die van de buitenlucht waardoor de gradiënt slechts $\frac{1}{3}$ bedraagt. Bovendien is CO_2 een zwaarder gas dan waterdamp en diffundeert daardoor moeilijker. De transpiratie/assimilatie-verhouding kan daardoor nauwelijks onder een waarde 100 komen.

Wateropname

Water dat door transpiratie uit het gewas verloren gaat moet weer worden aangevuld door opname uit het wortelmilieu, onder veldomstandigheden dus uit de bodem. De bodem bestaat uit drie fasen namelijk vaste delen en holten (de poriën) die met lucht of met water gevuld zijn. Of de wortels op een bepaald ogenblik voldoende water uit de grond kunnen opnemen hangt af van de grootte van de poriën en de verhouding tussen met water en met lucht gevulde poriën. Hoe kleiner de poriën, hoe meer kracht door de wortels moet worden uitgeoefend om er water uit op te nemen. In gronden met grove poriën (zoals zandgronden) is de zwaartekracht al voldoende is om de meeste poriën te legen. Die gronden kunnen dan ook weinig voor de plant beschikbaar water opslaan. Gronden met veel fijne poriën (zoals kleigronden) kunnen veel meer water opslaan maar houden ook een groter deel met zo'n grote kracht vast dat de planten het ook niet kunnen opnemen. Toch zit in gronden met fijnere poriën over het algemeen meer voor planten beschikbaar water.

De dichtheid van het wortelstelsel in de bodem, meestal uitgedrukt in wortellengte per volumeëenheid bodem, is in het algemeen groot genoeg om het voor het gewas benodigde water op te nemen en te transporteren. Alleen in situaties waar slechts een relatief kleine hoeveelheid water in de bodem beschikbaar is, kan de opnamecapaciteit een beperkende factor worden.

Ademhaling en groei

Behalve CO_2 -assimilatie vindt in de plant ook stikstofassimilatie plaats zodat de primaire assimilatieprodukten in de plant bestaan

uit een mengsel van koolhydraten en eenvoudige stikstof verbindingen. Deze assimilatieprodukten worden, net als bij andere levende organismen, ten dele gebruikt voor ademhaling om energie te leveren. Voor een ander deel worden ze omgezet in nieuw structureel plantenmateriaal, zoals eiwitten, koolhydraten (cellulose, hemicellulose), vetten, enz.

Om het proces van ademhaling in planten kwantitatief te beschrijven, blijkt het nuttig onderscheid te maken tussen onderhoudsademhaling, dat is de energie die nodig is om bestaande structuren in stand te houden, en groeiademhaling, dat is de energie die gebruikt wordt bij de vorming van plantenmateriaal (Penning de Vries, 1974). De grootte van de onderhoudsademhaling hangt af van de hoeveelheid drogestof die aanwezig is en de onderhoudsbehoefte per eenheid van drogestof. De laatste wordt bepaald door de chemische samenstelling van het materiaal, met name het stikstofgehalte en het asgehalte. De twee voornaamste processen die energie vragen zijn namelijk re-synthese van noodzakelijke eiwitten, die maar een beperkte levensduur hebben, en het handhaven van concentratiegradiënten over celmembranen. De onderhoudsademhaling is zodanig temperatuur-afhankelijk dat ze verdubbelt bij een toename van de temperatuur met 10 graden (hetgeen gebruikelijk is voor enzymatische processen). De ademhalingsverliezen zijn dus groter bij hogere temperaturen. Het gevolg daarvan is dat men in bijvoorbeeld tarwe in Nederland de hoogste groeisnelheden waarneemt in perioden met heldere dagen en koele nachten.

Nog niet alle aspecten van de onderhoudsademhaling worden even goed begrepen terwijl het toch een belangrijk proces is, dat onder sommige omstandigheden een heel groot deel van de gevormde suikers weer verbruikt. Dat is bijvoorbeeld het geval in de glasteelt in de winter waar onder omstandigheden met laag licht wordt geproduceerd. Als een eerste benadering gebruikt men voor de onderhoudsbehoefte vaak een waarde van 1,5% van het drooggewicht per dag bij 20 °C (Spitters et al., 1989).

Bij de omzetting van primaire assimilatieprodukten in nieuw structureel planteweefsel is energie nodig voor de synthese en voor het transport van de assimilatieprodukten naar de plaatsen waar groei plaatsvindt, en voor de opname van stikstof en mineralen. De grootte van de groeiademhaling hangt af van de samenstelling van het eindprodukt, waarbij eiwitten energetisch 'duur' zijn om te maken, terwijl koolhydraten relatief 'goedkoop' zijn. Men drukt de groeiademhaling vaak uit in de assimilatenbehoefte: dat is de hoeveelheid primaire assimilaten die nodig is om een eenheid droge

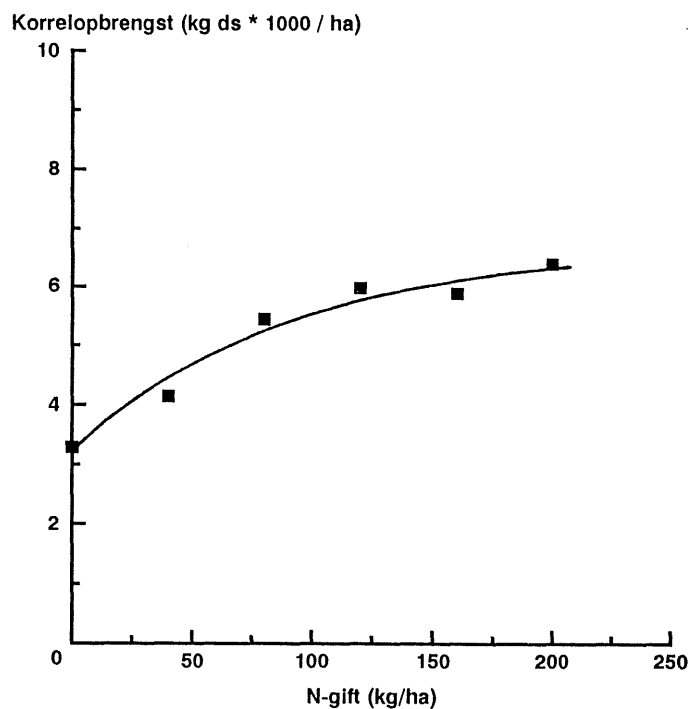
stof van een bepaalde samenstelling te maken. Kenmerkende waarden zijn: 2,5 g CH_2O per gram eiwitten gemaakt uit nitraat (daar zijn de energetische kosten voor de nitraatredukatie in verwerkt), 1,6 g/g voor eiwitten gemaakt uit ammonium, 3 g/g voor vetten en 1,2 g/g voor cellulose. Dat heeft tot consequentie dat bijvoorbeeld aardappelknollen die voor het grootste deel uit zetmeel bestaan, bij eenzelfde assimilatiesnelheid aanzienlijk harder groeien dan de zaden van de veldboon, die een hoog gehalte aan eiwitten hebben (Sinclair en De Wit, 1975).

Nutriëntenhuishouding

In het midden van de vorige eeuw is onomstotelijk bewezen dat planten naast CO_2 en water, anorganische elementen nodig hebben om organische verbindingen te kunnen maken. In principe zijn er veel elementen nodig maar de meeste daarvan in zulke kleine hoeveelheden dat de aanvoer uit natuurlijke bronnen, zoals het zaad en de grond voldoende is voor een ongestoorde groei. Dat ligt anders met de elementen stikstof, fosfor en kalium, die in veel grotere hoeveelheden nodig zijn. Er is dan ook uitgebreid onderzoek gedaan naar het effect van de toediening van deze elementen aan gewassen in de vorm van kunstmest. We zullen dat hier illustreren aan de hand van stikstof. Een karakteristiek voorbeeld van de uitkomsten van een stikstofbestedingsproef is gegeven in figuur 3 in de vorm van een zogenaamde stikstofresponscurve. Met toenemende hoeveelheden stikstof, toegediend in de vorm van kunstmest, neemt de opbrengst toe, tot bij hoge toedieningen verzadiging optreedt. Een groot probleem bij het gebruik van dergelijke responscurven in de praktijk is, dat bij herhaling van de proef op een andere plaats of in een ander jaar, niet hetzelfde verband gevonden wordt.

Om de oorzaak daarvan te begrijpen moet men zich realiseren dat nadat de kunstmest op de bodem is gestrooid het element allereerst door het gewas moet worden opgenomen, en vervolgens moet worden gebruikt om het gewenste produkt te vormen. Om onderscheid te kunnen maken tussen deze twee deelprocessen kunnen de resultaten van bemestingsproeven het best gepresenteerd worden zoals weergegeven in figuur 4 (Van Keulen, 1986). Daarin zijn de gegevens van dezelfde proef als in figuur 3 gebruikt. Figuur 4 bestaat uit drie kwadranten waarbij kwadrant (a) de relatie weergeeft tussen de opbrengst en de door het gewas *opgenomen* stikstof, kwadrant (b) de relatie tussen de hoeveelheden stikstof die

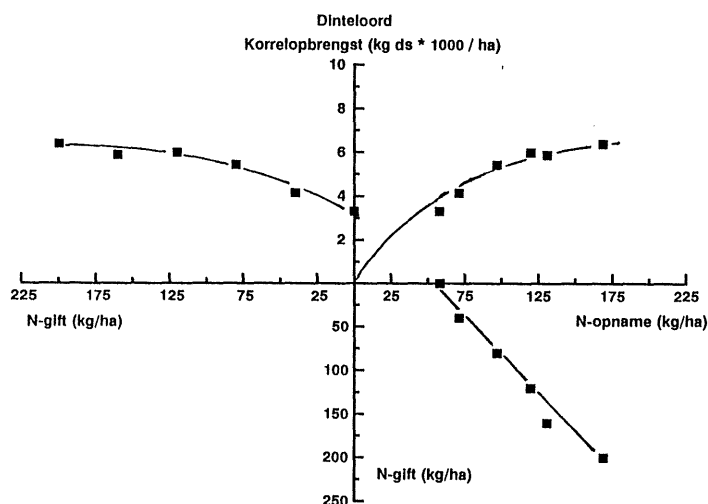
Dinteloord



Figuur 3. Het verband tussen de toegediende hoeveelheid kunstmeststikstof en de korrelopbrengst van wintertarwe.

toegediend en die opgenomen worden en in kwadrant (c) wordt de responscurve uit figuur 3 herhaald die door eliminatie van de opname-as uit de twee vorige geconstrueerd kan worden.

De relatie tussen opbrengst en opname gaat door het kruispunt van de assen: zonder opname geen opbrengst. Bij lage waarden van de opname is een lineair verband aannemelijk waarbij iedere additionele eenheid opgenomen stikstof tot eenzelfde opbrengstverhoging leidt. De concentratie van stikstof in het weefsel wordt daarbij dus tot eenzelfde (minimum-)waarde verdund. Bij toenemende opname wijkt de curve van de rechte af als gevolg van hogere stikstofconcentraties in het materiaal bij de oogst. Tenslotte wordt een verzadigingswaarde bereikt waarbij stikstof niet langer de beperkende factor voor de groei en opbrengst is. Analyse van een groot aantal opname-opbrengstcurven (Van Keulen en Van Heemst, 1982;



Figuur 4. Het verband tussen de totale opname van stikstof en de korrelopbrengst van wintertarwe (rechtsboven), het verband tussen de toegediende hoeveelheid kunstmeststikstof en de totaal opgenomen hoeveelheid stikstof (rechtsonder) en het verband tussen de toegediende hoeveelheid kunstmeststikstof en de korrelopbrengst (linksboven).

Van Keulen, 1986) heeft aangetoond dat de beginhelling in de curven een gewaskarakteristiek is die bijna niet door de omstandigheden waaronder de proef werd uitgevoerd, beïnvloed wordt. Voor granen, zoals tarwe, gerst en haver bedraagt die helling 70 kg korrel (op drooggewichtsbasis) per opgenomen kg stikstof. Typische kengetallen die hierbij horen zijn een minimum stikstof concentratie van 1% in de korrel, 0,4% in het stro en bij de oogst een verhouding tussen korrel- en strogewicht van één. Typische waarden voor andere Nederlandse akkerbouwgewassen zijn 100 kg aardappelknollen en 80 kg suiker per kg opgenomen stikstof. Wanneer de totale biomassa productie in beschouwing wordt genomen, en niet alleen het produkt waar het gewas primair voor wordt geteeld, dan blijken de stikstofbehoeften vrij dicht bij elkaar te liggen en te variëren tussen 125 en 150 kg drogestof per kg opgenomen stikstof. Dit betreft dan gewassen die aan het eind van hun groeicyclus worden geoogst. Voor gewassen waarbij dat in een veel vroeger stadium gebeurt zoals gras en groenten als sla en andijvie, liggen de stikstofbehoeften veel hoger en zijn de efficiënties van benutting niet groter dan 25 tot 50 kg drogestof per kg opgenomen N. Voor fosfor bestaan optimale groeiomstandigheden voor gewassen wanneer de verhouding tussen het fosfaatgehalte en het stikstof-

gehalte ongeveer 0,1 is. Voor fosfor liggen de benuttingsefficiënties dus in de orde van grootte van 1250 tot 1500 kg drogestof per kg opgenomen fosfor voor uitgegroeide gewassen.

Merkwaardig is dat het verband tussen stikstofgift en stikstofopname (fig. 4b) recht is over het hele traject van giften. Dat blijkt het geval te zijn voor het merendeel van de proeven met stikstof-kunstmest. Een dergelijk verband kan met twee parameters worden beschreven: het snijpunt met de horizontale as die de hoeveelheid stikstof uit natuurlijke bronnen weergeeft en de helling met de verticale as die de fraktie weergeeft die van de kunstmest N wordt opgenomen, het zogenaamde uitbatingspercentage of de 'recovery'. De hoeveelheid N uit natuurlijke bronnen hangt vooral af van de kwantiteit en de kwaliteit van de organische stof in de bodem waaruit tijdens de afbraak N vrijkomt. In Nederland vormt met name de laatste jaren, ook de hoeveelheid stikstof die met neerslag en droge depositie uit de atmosfeer komt een substantiële bijdrage. Het feit dat het verband tussen gift en opname lineair is, suggereert dat de processen die de beschikbaarheid van de kunstmest N voor het gewas bepalen eerste-orde processen zijn, dus processen waarbij de reactiesnelheden recht evenredig zijn met de concentraties in de bodemoplossing. De recovery van gegeven stikstof varieert zeer sterk in verschillende landbouwsystemen in de wereld en wordt beïnvloed door de tijd en manier waarop de kunstmest wordt gegeven. In één keer of in gesplitste giften maar ook door de soort kunstmest die wordt gebruikt (ammonium of nitraat) en door de uitwendige omstandigheden (bijvoorbeeld het bodemtype, de regenval en de temperatuur). Bij onoordeelkundige toepassing onder slechte omstandigheden zijn waarden tussen 0,15 en 0,3 niet ongebruikelijk, terwijl onder Nederlandse omstandigheden waarden van 0,7 tot 0,9 worden gevonden (Van der Meer en Van Uum-van Lohuyzen, 1986).

INTERACTIES TUSSEN FACTOREN

Koolzuur en water

De uitwisseling van koolzuur en water tussen het gewas en z'n omgeving vindt plaats als een diffusieproces via de huidmondjes. De snelheid van uitwisseling kan worden beschreven via de volgende vergelijkingen:

$$\begin{aligned} (2) \quad & V_c = [(\text{CO}_2)_{\text{ext}} - (\text{CO}_2)_{\text{int}}]/R_c \\ (3) \quad & V_h = [(\text{H}_2\text{O})_{\text{int}} - (\text{H}_2\text{O})_{\text{ext}}]/R_h \end{aligned}$$

waarin

V_c	= snelheid van CO_2 diffusie ($\text{kg.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
$(\text{CO}_2)_{\text{ext}}$	= concentratie van CO_2 in de buitenlucht (kg.m^{-3})
$(\text{CO}_2)_{\text{int}}$	= concentratie van CO_2 in de stomataire holte (kg.m^{-3})
R_c	= weerstand voor CO_2 diffusie (s.m^{-1})
V_h	= snelheid van diffusie van waterdamp ($\text{kg.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
$(\text{H}_2\text{O})_{\text{int}}$	= concentratie van waterdamp in de stomataire holte (kg.m^{-3})
$(\text{H}_2\text{O})_{\text{ext}}$	= concentratie van waterdamp in de buitenlucht (kg.m^{-3})
R_h	= weerstand voor waterdamp diffusie (s.m^{-1})

Hiervoor is uiteengezet dat de uitwisseling van CO_2 en H_2O plaats vindt via dezelfde weg (fig. 2) en door gelijke fysische wetmatigheden wordt bestuurd. Afgezien van een verschil in molecuulgewicht tussen de beide verbindingen zijn R_c en R_h daardoor vergelijkbaar. Dat houdt in dat de verhouding tussen CO_2 -assimilatie en transpiratie vooral wordt bepaald door de relatieve verhouding van de gradiënten van koolzuurgas en waterdamp tussen de buitenlucht en de stomataire holte. Zo konden aanzienlijke verschillen in de verhouding tussen transpiratie en drogestofproductie (die direct gerelateerd is aan de CO_2 -assimilatie), van hetzelfde gewas in verschillende jaren (tabel 1) verklaard worden door de drogende kracht van de atmosfeer (die direct gerelateerd is aan het dampdrukverschil) in rekening te brengen (De Wit, 1958)(fig. 5).

Er is dus meer water per eenheid van drogestofproductie nodig naarmate de lucht droger en dus de gradiënt in dampdruk tussen de buitenlucht en de stomataire holte groter is.

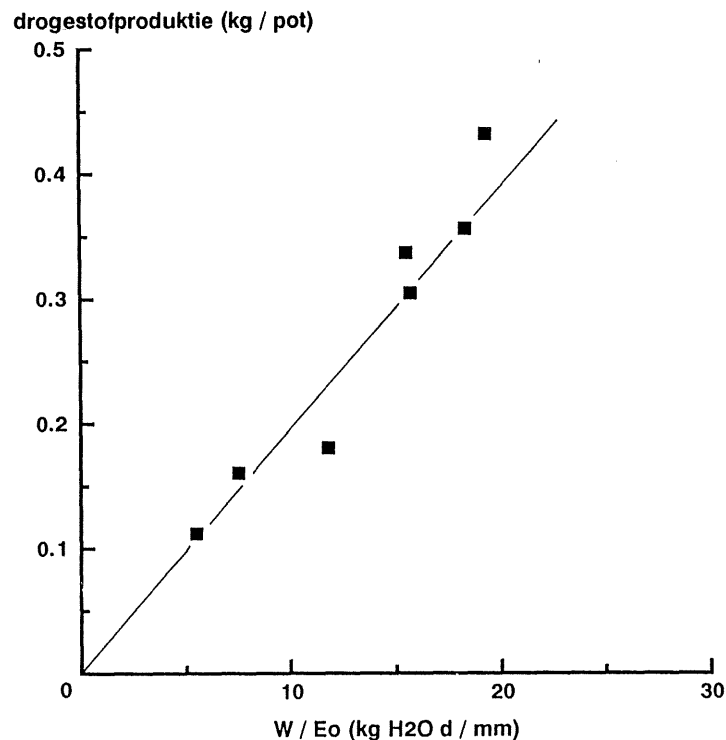
Een deel van de gevolgen van het broeikas-effect, dat deels veroorzaakt wordt door de toenemende CO_2 -concentratie in de atmosfeer, kan ook worden geanalyseerd met behulp van de vergelijkingen (2) en (3). Bij een verhoging van het CO_2 -gehalte in de lucht zal wanneer de concentratie in de stomataire holte gelijk blijft, de CO_2 -gradiënt groter worden waardoor bij gelijkblijvende openingstoestand van de huidmondjes, meer CO_2 per eenheid van waterverlies kan worden opgenomen. Hierdoor zou de efficiëntie van waterverbruik recht evenredig toenemen met de stijging van het

CO₂-gehalte en de produktie stijgen bij gelijkblijvend waterverbruik. Nu hebben veel planten echter de neiging de verhouding tussen het CO₂-gehalte in de buitenlucht en in de stomataire holte ongeveer constant te houden (Goudriaan en Van Laar, 1978). De stijging van het CO₂-gehalte in de buitenlucht zal dus enerzijds leiden tot een verhoging van het CO₂-gehalte in de stomataire holte, (CO₂)_{int}, en anderzijds tot een gedeeltelijke sluiting van de huidmondjes. Het effect op de efficiëntie van waterverbruik blijft wel hetzelfde maar dat wordt deels bereikt door een verhoging van de produktie en deels door een lager waterverbruik. Ook bij watergebrek blijft dat gunstige effect van verhoogd CO₂ behouden (Goudriaan en Bijlsma, 1987). Met name in gebieden (droge tropen) waar water de beperkende factor voor produktie is, zou het broeikas-effect dus een gunstige uitwerking op het produktiepotentieel kunnen hebben. Dit gunstige effect van verhoogd CO₂-gehalte op de productiviteit is al lang bekend in de kasteelt waar er in de praktijk gebruik van gemaakt wordt via 'bemesting' met CO₂ in de kaslucht.

De efficiëntie van waterverbruik onder veldomstandigheden kan worden afgeleid uit een vergelijking van groeisnelheid en waterverlies. Onder Nederlandse omstandigheden is de dagelijkse groeisnelheid midden in het groeiseizoen in de orde van grootte van 200 kg drogestof per hectare en per dag (Sibma, 1968). De potentiële transpiratie, dus het waterverlies onder omstandigheden waar de opname door de wortels optimaal is, van gesloten gewasoppervlakken in dezelfde periode bedraagt ongeveer 4 mm.d⁻¹, of 40 000 kg.ha⁻¹.d⁻¹. De efficiëntie van waterverbruik komt dan dus uit op 5 g drogestof per kg verbruikt water.

Tabel 1. Transpiratiecoëfficiënten voor mais (cv. North Western Dent) gemeten in potproeven in Akron, Colorado, USA in verschillende jaren.

Jaar	Produktie gr. droge stof	Transpiratie kg water	Transpiratiecoëfficiënt kg water/kg droge stof
1911	160,9	58,8	365
1912	432,0	117,9	273
1913	356,3	141,1	396
1914	304,3	111,5	366
1915	112,0	28,4	254
1916	180,5	90,0	499
1917	336,8	120,5	358



Figuur 5. Het verband tussen de verhouding totale transpiratie (W) en verdamping van een vrij wateroppervlak (E0) en de totale drogestofproduktie voor mais, geteeld in potten in Akron, Colorado.

Koolzuur en straling

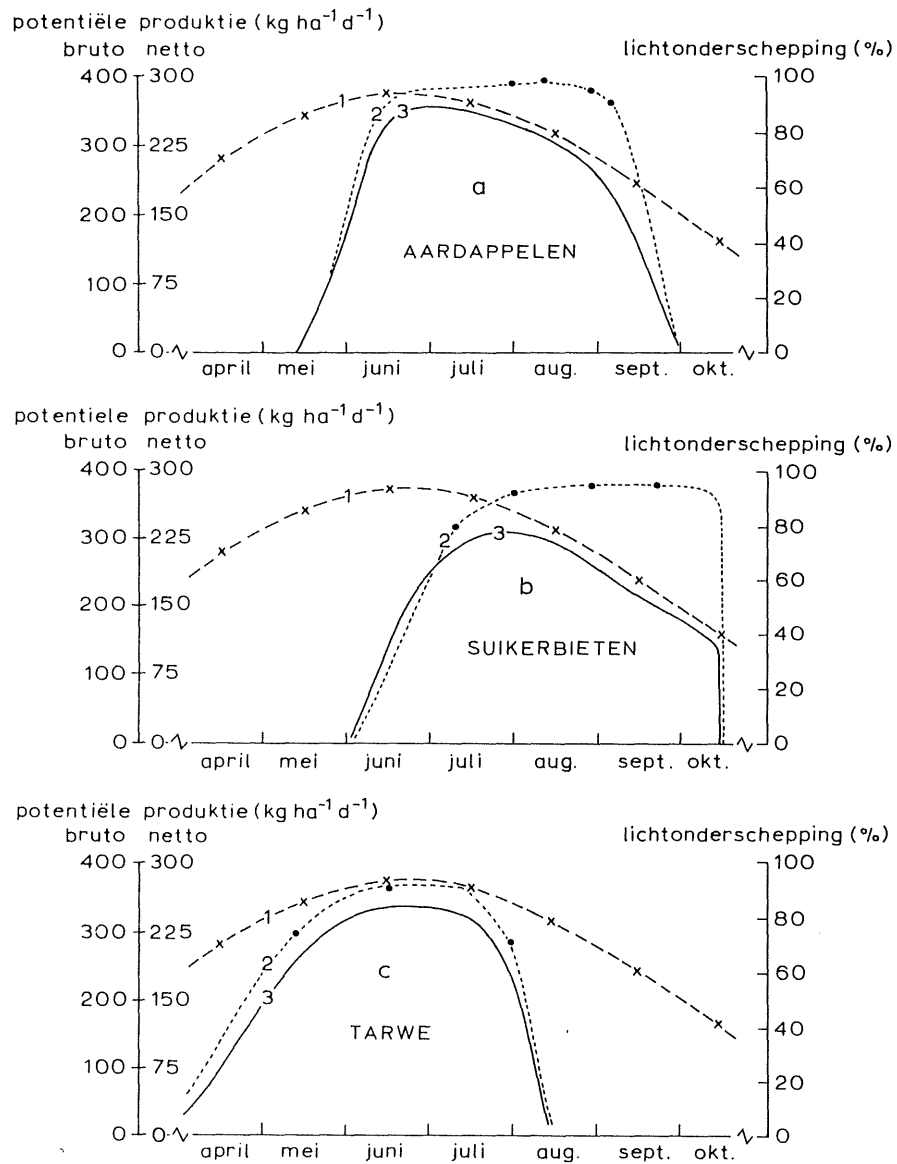
Van de in het fotosyntheseprocess gevormde suikers wordt op dag-basis gerekend, een ongeveer constante fractie weer verademd zodat de drogestofproduktie globaal evenredig is met de bruto-assimilatie. Voor de produktie zijn daarbij twee aspecten van belang. Ten eerste de hoeveelheid straling die door het gewas kan worden onderschept in de loop van de groeicyclus en ten tweede de efficiëntie waarmee de onderschepte straling wordt omgezet in drogestof.

De hoeveelheid onderschepte straling hangt uiteraard allereerst af van de beschikbare straling maar daarnaast is vooral de mate van onderschepping door het gewas van belang, die afhangt van de totale tijd dat het gewas op het veld verblijft en van de ontwikkeling van onderscheppend weefsel, vooral blad, gedurende die perio-

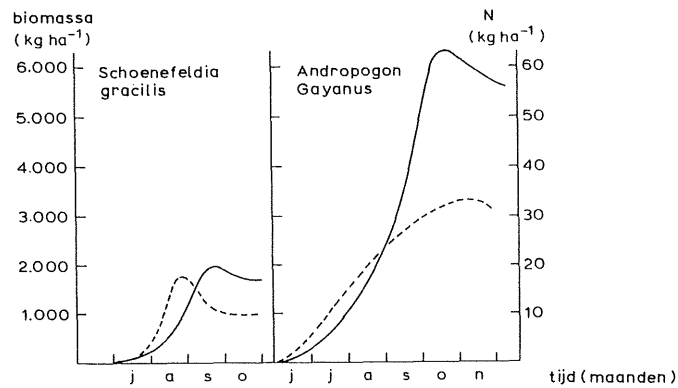
de. Verschillen in lichtonderschepping tussen gewassen zijn door Sibma (1978) geanalyseerd (fig. 6). Tarwe kan al bij vrij lage temperaturen groeien en vormt daardoor al vroeg in het groeiseizoen, omstreeks begin juni, een gesloten oppervlak waarbij meer dan 90% van het beschikbare licht wordt onderschept. Aardappelen daarentegen vormen een gesloten oppervlak tegen eind juni, terwijl dat voor suikerbieten pas eind juli het geval is. Daardoor valt de periode van complete lichtonderschepping voor de beide laatste gewassen samen met de tijd dat de beschikbare hoeveelheid licht al weer duidelijk afnemend is, en dus de potentiële groeisnelheid lager wordt.

In dat opzicht zijn meerjarige gewassen zoals blijvend grasland in Nederland, in het voordeel omdat die met een behoorlijke hoeveelheid blad uit de winterperiode te voorschijn komen en dus vanaf het begin kunnen profiteren van de beschikbare zonne-energie. Daar komt nog bij dat meerjarige gewassen bij het begin van de groeiperiode gebruik maken van in de voorafgaande groeiperiode in de meerjarige organen (wortels en stoppels) opgeslagen reserves die na remobilizatie bijdragen aan een snelle vorming van bovengrondse delen. Dit verschijnsel is geïllustreerd in figuur 7 met gegevens ontleend aan experimenteel werk uitgevoerd in de semiaride zone van West-Afrika (Bremner, 1982).

Behalve van de hoeveelheid geabsorbeerd licht hangt de drogestofproductie ook af van de efficiëntie waarmee de energie wordt gebruikt. Voor de reductie van CO_2 zijn minimaal 8 quanta (fotonen) licht vereist per molecule maar in de praktijk blijken geen hogere efficiënties gevonden te worden dan ongeveer 15 quanta per molecule (Björkman, 1966). Dit kan gedeeltelijk verklaard worden door de absorptie van licht door pigmenten die niet bij de assimilatie zijn betrokken. Dergelijke efficiënties worden echter alleen gehaald bij lage lichtintensiteiten en we hebben al gezien dat in figuur 6 ieder geval een deel van het bladapparaat functioneert onder lichtintensiteiten die boven het verzadigingsniveau liggen. Wanneer echter wordt gekeken naar de relatie tussen geabsorbeerde straling en drogestofproductie blijkt vaak een zeer goed verband te bestaan (fig. 8) (Van Heemst en Smid, 1988). De berekende waarde van de helling bedraagt 2,8 g drogestof per MegaJoule geabsorbeerd licht (in de golflengte van 400-700 nm), een waarde die goed overeenkomt met elders voor West-Europa gerapporteerde waarden (Monteith, 1977).

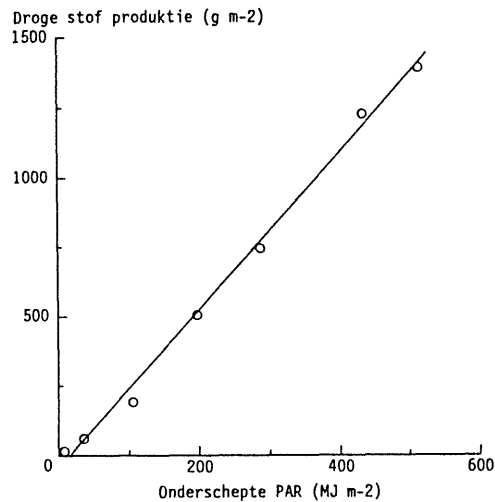


Figuur 6. De potentiële groeisnelheid van een gesloten gewasdek (bruto, zowel als netto, (1)), het percentage lichtonderschepping (2) en de potentiële groeisnelheid van een gewas in de veldsituatie (3) in de loop van het groeiseizoen voor drie gewassen onder Nederlandse omstandigheden.



Figuur 7. De cumulatieve biomassa (getrokken lijn) en de cumulatieve stikstofopname (gestippelde lijn) van een éénjarig (links) en een meerjarig (rechts) gewas onder Westafrikaanse omstandigheden.

figuur 8



Figuur 8. Het verband tussen de totale hoeveelheid geabsorbeerde fotosynthetisch actieve straling (PAR) en totale drogestofproductie voor erwten onder Nederlandse omstandigheden.

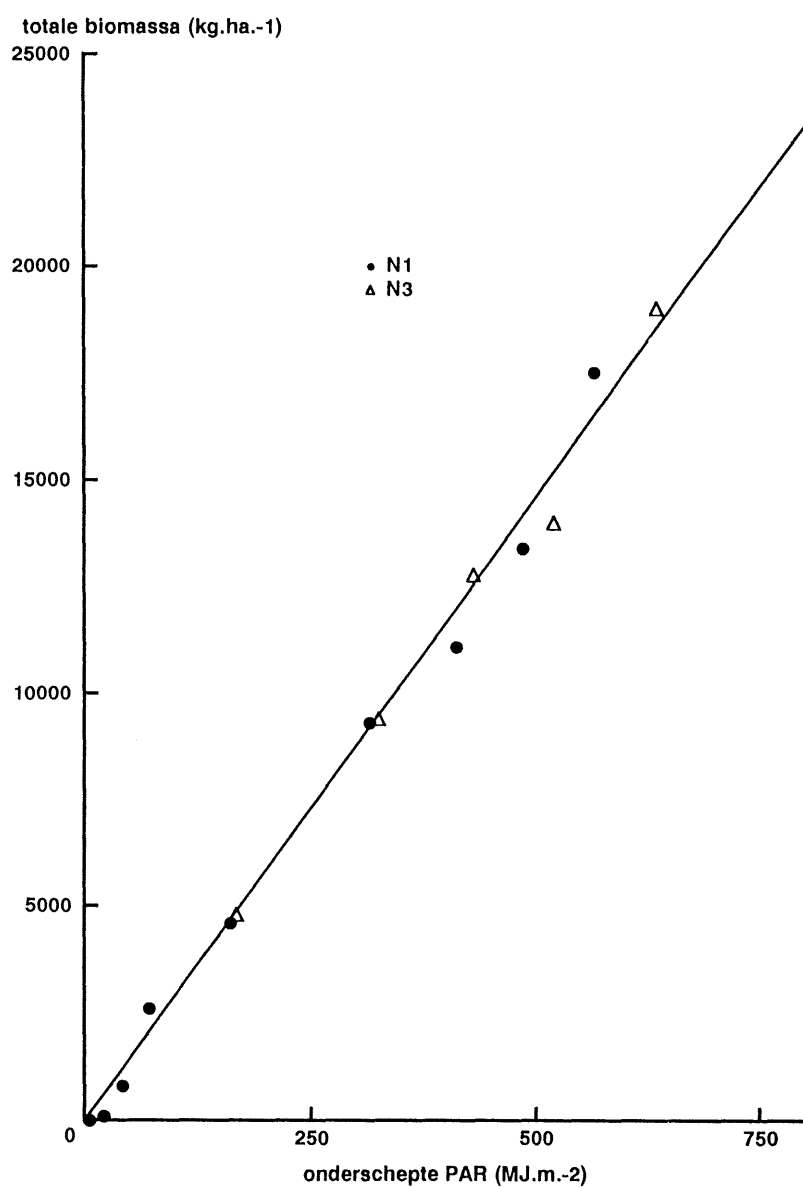
De efficiëntie van energiegebruik kan nu worden berekend wanneer we de verbrandingswarmte van het gevormde materiaal beschouwen, die ongeveer 17 MJ.kg^{-1} bedraagt. Als we de zichtbare straling op 50% van de totale straling schatten vinden we een efficiëntie van ongeveer 2,5%, waaruit blijkt dat slechts een gering deel van de beschikbare energie voor biomassaproductie wordt gebruikt.

Verhoging van het atmosferisch CO_2 -gehalte leidt tot verhoging van de efficiëntie waarmee geabsorbeerde straling wordt gebruikt. Bij de normale CO_2 -concentratie van rond de 0,03 - 0,035% gaat ongeveer een derde deel van de gevormde suikers verloren aan de zg. fotorespiratie. De basis van dit proces dat alleen bij C_3 planten voorkomt, is dat zuurstof en koolzuur op biochemisch niveau met elkaar concurreren om hetzelfde substraat. Deze concurrentie vindt altijd plaats, ook bij lage lichtniveaus. Daarom betekent verhoging van het atmosferisch CO_2 -gehalte een verdringing van zuurstof waarbij CO_2 in de fotosynthetische cyclus beter kan worden benut. Anderzijds gaat bij daling van het atmosferisch CO_2 -gehalte een steeds groter deel van de bruto assimilatie verloren aan de fotorespiratie.

Tijdens de ijsstijden was het atmosferisch CO_2 -gehalte veel lager dan nu, zo'n 0,02%. Voor de efficiëntie van lichtgebruik en voor de efficiëntie van waterverbruik moet dat zeer nadelig geweest zijn. Nu is het opvallend dat pas aan het einde van het Tertiair de eerste C_4 -soorten zijn verschenen in twee totaal verschillende families: de grassen en de meldeachtigen. C_4 -planten bezitten een enzym dat zeer effectief CO_2 bindt tot een organisch zuur. Dit organisch zuur wordt naar een deel van het blad getransporteerd dat niet in directe verbinding staat met de buitenlucht. Daar ontwijkt het CO_2 weer naar de intercellulaire holtes en er ontstaat een vrij hoge partiële druk van CO_2 . De normale C_3 -cyclus vervolgt dan de weg zoals we die al hebben beschreven.

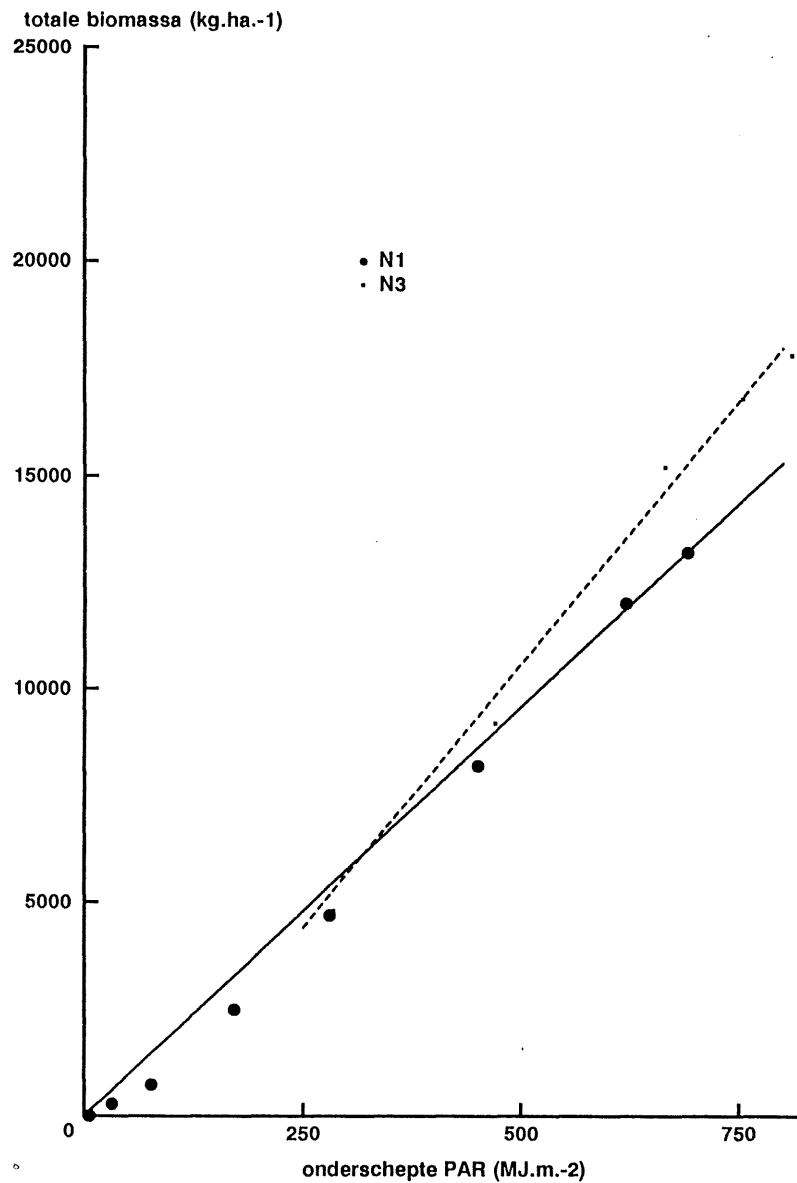
Straling en stikstof

De relatie tussen geabsorbeerde straling en drogestofproductie kan ook worden gebruikt om het effect van verschillen in stikstofbemesting te analyseren. In fig. 9 zijn de resultaten weergegeven van een bemestingsproef met wintertarwe. Opnieuw blijkt er een goed verband te bestaan tussen de hoeveelheid onderschept licht en de totale (bovengrondse) drogestofproductie, met een helling van 2,95 g/MJ. Het effect van een lagere stikstofbeschikbaarheid (een totale kunstmestgift van 140 kg/ha, tegen een gift van 300 kg/ha) blijkt tot uitdrukking te komen in een verminderde lichtonderschepping als gevolg van een tragere bladontwikkeling: de maximale bladoppervlakteindex (m^2 blad per m^2 grondoppervlak) bij de bloei is bij de lage gift 3,7 en bij de hoge gift 4,4. Er is dus geen verschil in de efficiëntie van lichtbenutting.



Figuur 9. Het verband tussen de totale hoeveelheid geabsorbeerde fotosynthetisch actieve straling (PAR) en totale drogestofproductie voor wintertarwe onder Nederlandse omstandigheden bij een hoog (N3) en een laag (N1) stikstofbemestingsniveau in 1983/84.

PAGV - '82/'83



Figuur 10. Het verband tussen de totale hoeveelheid geabsorbeerde fotosynthetisch actieve straling (PAR) en totale drogestofproduktie voor wintertarwe onder Nederlandse omstandigheden bij een hoog (N3) en een laag (N1) stikstofbemestingsniveau in 1982/83.

Dat is niet altijd het geval zoals figuur 10 laat zien, met resultaten van een soortgelijke proef in een ander groeiseizoen. Die resultaten suggereren een hogere efficiëntie van lichtbenutting voor het met meer stikstof bemeste gewas. Dat komt overeen met waarnemingen uit Engeland (Green, 1987), waarbij eveneens hogere efficiënties werden gevonden bij grotere stikstofbeschikbaarheid. De verklaring voor dit verschijnsel in termen van de basisprocessen is waarschijnlijk dat bij hogere stikstofgehalten in het blad de lichtverzadigde assimilatiesnelheid hoger is (Van Keulen et al., 1989). Dat wordt deels gecompenseerd door grotere ademhalingsverliezen maar in sommige gevallen is het netto-resultaat blijkbaar positief. Een meer gedetailleerde analyse is nodig om voor iedere situatie het te verwachten effect te voorspellen.

SYNTHESE EN CONCLUSIES

De groeisnelheid van planten wordt beïnvloed door hun genetische eigenschappen (biologische factoren) en door de uitwendige omstandigheden. Die uitwendige omstandigheden kunnen zeer sterk worden beïnvloed door landbouwkundige maatregelen, zodanig zelfs, dat ze vrijwel geheel beheerst kunnen worden (verbouw van groentegewassen op substraten in kassen).

In de normale praktijk van de vollegrondsteelt kan ook een aantal factoren worden gemanipuleerd maar daar zijn weersomstandigheden als temperatuur en straling niet beïnvloedbaar. De grenzen aan de plantaardige produktie worden dan ook door die omstandigheden bepaald. Het temperatuurregime in Nederland is zodanig dat in het algemeen plantengroei mogelijk is van ongeveer 1 april tot 15 oktober. De totale zichtbare straling over die periode op basis van langjarig gemiddelde waarden is ongeveer 1380 MJ.m^{-2} , hetgeen met een gemiddelde omzettingsefficiëntie van $2,5 \text{ g.MJ}^{-1}$ zou leiden tot een jaarlijkse produktie van bijna $35.000 \text{ kg.ha}^{-1}$. Meerjarig grasland dat bijna vanaf het begin van het groeiseizoen een gesloten gewasdek vormt, komt onder optimaal beheer dicht in de buurt van deze produktie. De geoogste hoeveelheid is weliswaar nogal wat lager omdat bij dit gewas een aanzienlijk groter deel van de totale produktie in stoppels en wortels geïnvesteerd wordt dan bij eenjarige gewassen. Voor de meeste akkerbouwgewassen ligt de potentiële, dat is de door temperatuur en straling bepaalde, produktie nogal wat lager omdat door onvolledige bodembedekking

aan het begin en het eind van de groeiperiode slechts een deel van de beschikbare straling benut kan worden. Uit het in figuur 6 gegeven voorbeeld blijkt dat wintertarwe pas eind mei een gesloten dek vormt en dat veroudering eind juli begint, en half augustus het gewas is afgerijpt. De totale hoeveelheid onderschept licht gedurende die periode komt uit op ongeveer 850 MJ.m^{-2} , of een potentiële produktie van ruim $21.000 \text{ kg.ha}^{-1}$. In tegenstelling tot gras is voor tarwe in eerste instantie alleen de korrelopbrengst interessant. De oogstindex (dat is de verhouding marktbaar produkt/totale drogestofopbrengst) ligt voor moderne tarwerassen rond de 0,5, zodat de potentiële opbrengst van tarwe ongeveer 10.500 kg korrel per hectare bedraagt.

In de praktijk worden korrelopbrengsten meestal niet in drogestof uitgedrukt maar veldvochtig, dat is gestandaardiseerd op 16% vocht, zodat $12.000 \text{ kg.ha}^{-1}$ het maximum is. In goede proeven onder gunstige weersomstandigheden worden die opbrengsten inderdaad bereikt (Van Keulen et al., 1988). Ook voor andere gewassen worden onder het in Nederland gangbare management van dit ogenblik potentiële opbrengsten bereikt.

De eerder gegeven waarde van 5 g geproduceerde drogestof per kg waterverbruik geldt voor het midden van het groeiseizoen. In voor- en naseizoen wanneer de straling lager en de gemiddelde luchtvochtigheid hoger is, is de efficiëntie van waterverbruik hoger. Voor de hele periode van 1 april tot 15 oktober is de gemiddelde potentiële verdamping ongeveer $2,5 \text{ mm.d}^{-1}$. Dat betekent dat voor de eerder berekende maximale produktie van 35.000 kg drogestof een hoeveelheid van $5.000.000 \text{ kg}$ water nodig is. De totale regenval over die periode is 435 mm of $4.350.000 \text{ kg}$ water per ha. Een globale schatting leert dat ongeveer 20% van de regenval niet aan het gewas ten goede komt maar weer rechtstreeks naar de atmosfeer verdwijnt door verdamping vanaf het bodemoppervlak in perioden met onvolledige bodembedekking. De voor het gewas beschikbare hoeveelheid water bedraagt dan dus ongeveer 350 mm hetgeen betekent dat op grond van de neerslag alleen, het produktiepotentieel op ongeveer 70% van het door de straling bepaalde potentieel zou liggen. Echter in de winterperiode wordt minder water verbruikt dan er valt, er is dan dus een neerslagoverschot en een deel van dat water wordt in de grond opgeslagen. Op 1 april begint een gewas dus al met een buffervoorraad water die, afhankelijk van de grondsoort, tussen de 50 en 250 mm kan liggen. Dat betekent dat water, met name op de zwaardere gronden onder gemiddelde weersomstandigheden, niet een belangrijke beperkende

factor voor de produktie is. Op de lichtere (zand-)gronden kan dat wel het geval zijn en daar is dan ook het gebruik van regeninstallaties om extra water te kunnen geven in de laatste jaren sterk toegenomen.

Voor het bereiken van produkties van 35.000 kg drogestof per hectare is, bij een efficiëntie van stikstofgebruik van 125 kg/kg een opname van 280 kg stikstof per hectare nodig. Zoals gezegd wordt gras dat het dichtst bij deze hoge produkties komt echter in een jong stadium geoogst waarbij de stikstofconcentratie in het materiaal hoger is. Voor het bereiken van maximale grasopbrengsten moet dan ook meer N worden opgenomen, tot zo'n 500 - 600 kg per hectare (Van der Meer en Van Uum-van Lohuyzen, 1986). De hoeveelheid kunstmest die nodig is om dergelijke opnames te realiseren hangt af van de hoeveelheid stikstof die uit natuurlijke bronnen kan worden opgenomen, van de opname uit veelal toegepaste dierlijke mest, en van de recovery van de toegediende kunstmest (fig. 4). In de praktijk blijkt dat door gebrek aan inzicht en onoordeelkundige toepassing vaak te grote hoeveelheden stikstof (en andere voedingsstoffen) worden gebruikt waardoor aanzienlijke hoeveelheden in het milieu terechtkomen (Vereijken en Van der Meer, 1988).

Voor akkerbouwgewassen met drogestofopbrengsten in de orde van 20.000 kg/ha, is een stikstofopname noodzakelijk van rond de 300 kg/ha, aanzienlijk meer dan uit de eerder gegeven getallen (10.000 kg tarwekorrel per ha, met een efficiëntie van 70 kg korrel/kg N) zou worden berekend. Dat hangt samen met het feit dat ook kwaliteitsaspecten een rol spelen. Tarwe met een te laag stikstofgehalte is niet geschikt als baktarwe en is ook als veevoer kwalitatief minder goed. De hoeveelheid stikstof uit natuurlijke bronnen die zo'n gewas opneemt hangt nogal af van de uitwendige omstandigheden zoals de grondsoort waarop het verbouwd wordt, en het verloop van temperatuur en regenval, die bepalen hoeveel N vrijkomt uit de in de grond aanwezige organische stof. Als orde van grootte kan voor Nederlandse omstandigheden een hoeveelheid van 100 tot 150 kg per ha worden aangehouden. Dat betekent een opbrengst van zo'n 12.000 tot 15.000 kg drogestof per ha, dus duidelijk onder de eerder op grond van de straling berekende hoeveelheid.

Het is mogelijk de grenzen van de plantaardige produktie kwantitatief vast te stellen. In de Nederlandse landbouw wordt dicht bij deze grenzen gewerkt. De grootste uitdaging voor het landbouw-

kundig onderzoek ligt op dit ogenblik dan ook niet in het zoeken naar mogelijkheden om de produktie te verhogen maar naar produktietechnieken die ertoe leiden dat produkten van de gewenste kwaliteit worden geproduceerd, op een economisch aantrekkelijke manier en met minimale schade aan het milieu.

Literatuur

- Björkman, O., 1966. The effect of oxygen concentration on photosynthesis in higher plants. *Phys. Plant* 19, 618-633.
- Goudriaan, J. en R.J. Bijlsma, 1987. Effect of CO₂ enrichment on growth of faba beans at two levels of water supply. *Neth. J. agric. Sci.* 35, 189-191.
- Goudriaan, J. en H.H. van Laar, 1978. Relations between leaf resistance, CO₂-concentration and CO₂-assimilation in maize, beans, Lalang grass and sunflower. *Photosynthetica* 12, 241-249.
- Green, C.F., 1987. Nitrogen nutrition and wheat growth in relation to absorbed solar radiation. *Agric. For. Meteorol.* 41, 207-248.
- Heemst, H.D.J. van en H.G. Smid, 1988. Fysiologisch onderzoek aan erwten (*Pisum sativum* L.) Verslag van proef CABO-909. CABO-Verslag 95, CABO, Postbus 14, Wageningen. 51 pp.
- Keulen, H. van, 1986. Crop yield and nutrient requirements. In: Keulen, H. van and J. Wolf, Eds. *Modelling of agricultural production, Simulation Monographs*, Pudoc, Wageningen. pp.153-181.
- Keulen, H. van en H.D.J. van Heemst, 1982. Crop response to the supply of macronutrients. *Agric. Res. Rep.* 916, Pudoc, Wageningen. 46 pp.
- Keulen, H. van, J. Goudriaan en N.G. Seligman, 1989. Modelling the effects of nitrogen on canopy development and crop growth. In: (Russell, G., B. Marshall and P.G. Jarvis, Eds.) *Plant canopies: Their growth, form and function*. SEB Seminar Series, 31, Cambridge Univ. Press. pp.83-104.
- Keulen, H. van, J.J. Neeteson, C.F.M. Belmans en J.J.R. Groot, 1988. Blijvende aandacht voor verfijning van stikstofbestedingsadviezen wintertarwe. *Meststoffen* 2, 18-22.
- Meer, H.G. van der en M.G. van Uum-van Lohuyzen, 1986. The relationship between inputs and outputs of nitrogen in intensive grassland systems. In: Meer, H.G. van der, J.C. Ryden and G.C. Ennik, Eds. *Nitrogen fluxes in intensive grassland systems*. Martinus Nyhoff Publ., Dordrecht. pp. 1-17.
- Monteith, J.L., 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B*, 277-294.
- Penning de Vries, F.W.T., 1975. The use of assimilates in higher plants. In: Cooper, J.P., Ed. *Photosynthesis and productivity in different environments*. Cambr. Univ. Press. pp. 459-480.
- Sibma, L., 1978. Maximization of arable crop yields in the Netherlands. *Neth. J. agric. Sci.* 25, 278-287.
- Sibma, L., 1968. Growth of closed green crop surfaces in the Netherlands. *Neth. J. agric. Sci.* 16, 211-216.
- Sinclair, T.R. en C.T. de Wit, 1975. Photosynthesis and nitrogen requirements for seed production by various crops. *Science* 189, 565-567.

- Spitters, C.J.T., H. van Keulen en D.W.G. van Kraalingen, 1989. A simple and universal crop growth simulator: SUCROS87. In: Rabbinge, R., S.A. Ward en H.H. van Laar, Eds. Simulation and systems management in crop protection. Simulation Monographs 32, Pudoc, Wageningen. pp.147-181.
- Vereijken, P.H. en H.G. van der Meer, 1988. Geïntegreerde bemesting: onbekend maakt onbemind? Landbouwkd. Tijdschrift 100, 19-22.
- Wassink, E.C., 1975. Autotrofe produktie. In: Vervelde, G.J., Ed. Produktiviteit in biologische systemen. Biologische Raad Reeks, Pudoc, Wageningen. pp. 18-53.
- Wit, C.T. de, 1958. Transpiration and crop yields. Agric. Res. Rep.64.4, Pudoc, Wageningen. 88 pp.
- Wit, C.T. de et al., 1978. Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops. Simulation Monographs, Pudoc, Wageningen. 141 pp.



Hoogstam vervangen door laagstamappels.