

# Oecologie

## *Redactiecommissie*

K. Bakker  
J. H. Mook  
P. H. Nienhuis  
J. G. van Rhijn  
J. W. Woldendorp

## *Hoofdredactie*

K. Bakker  
J. H. Mook  
J. G. van Rhijn

Tweede, herziene druk

Produktieoecologie: van fotosynthese naar voedselvoorziening en landgebruik

*W. van der Werf*  
*R. Rabbinge*

518-554

Bohn Stafleu Van Loghum  
Houten/Diegem 1995

## Productie-oecologie: van fotosynthese naar voedselvoorziening en landgebruik

*W. van der Werf en R. Rabbinge*

## Inhoud

- 19-1 Inleiding
  - 19-1-1 Doelstelling van de productie-oecologie
  - 19-1-2 Systeemonderzoek met modellen
- 19-2 Landbouwproductie in historisch perspectief
- 19-3 Grondslagen van de plantaardige productie
  - 19-3-1 Potentiële productie
    - 19-3-1-1 Inkomende straling
    - 19-3-1-2 Basisprocessen van de fotosynthese
    - 19-3-1-3 Bladfotosynthese
    - 19-3-1-4 Lichtverdeling en fotosynthese in een gewas
    - 19-3-1-5 Onderhoudsademhaling
    - 19-3-1-6 Groei-ademhaling
    - 19-3-1-7 Netto-assimilatie en groei-verloop
  - 19-3-2 Groei-beperkende factoren: water en nutriënten
    - 19-3-2-1 Waterbehoefte, voorziening en gebruik
    - 19-3-2-2 Stikstofbehoefte, voorziening en gebruik
  - 19-3-3 Groei-kortende factoren: ziekten, plagen en onkruiden
    - 19-3-3-1 Populatiodynamische aspecten
    - 19-3-3-2 Mechanismen van interactie met de gewasgroei
  - 19-3-4 Plantaardige wereldvoedselproductie
- 19-4 Dierlijke productie
  - 19-4-1 Dierlijke wereldvoedselproductie
  - 19-4-2 Factoren die de dierlijke productie bepalen
  - 19-4-3 Voedsel, vertering en productie-efficiëntie
- 19-5 Nutriënten-kringlopen
- 19-6 Verkennen van opties voor landgebruik
  - 19-6-1 Enkelvoudige doelprogrammering
  - 19-6-2 Meervoudige doelprogrammering
  - 19-6-3 Optimalisatie van productie- en milieudoelstellingen in de melkveehouderij
  - 19-6-4 Landgebruik in de Europese Gemeenschap
- 19-7 Slotopmerkingen

## 19-1 Inleiding

### 19-1-1 DOELSTELLING VAN DE PRODUKTIE-OECOLOGIE

De wereldbevolking bedraagt in 1994 ongeveer 5,4 miljard mensen en de groeisnelheid is in de orde van grootte van honderd miljoen per jaar. Voor het jaar 2050 wordt door de voedsel- en landbouworganisatie (FAO) van de Verenigde Naties rekening gehouden met een wereldbevolking van tussen de 8 en 12 miljard. Een stabilisatie van de wereldbevolking rond de 11 miljard op lange termijn wordt aanneemelijk geacht. De toename van de bevolking en het stijgende welvaartsniveau, dat aanleiding zal geven tot een vraag naar een 'luxer' voedselpakket, vereisen een groei van de landbouwproductie. Tegelijkertijd dringt zich een urgente wens op om onge-repte natuurgebieden, zoals tropische regenwouden, en de daarin levende soorten te behouden. Landbouwkundige produktiewijzen zullen moeten voldoen aan de toenemende vraag, maar ook aan hogere eisen wat betreft de toxicologische veiligheid van produkt en produktiewijze en steeds stringentere voorwaarden met betrekking tot het behoud van natuur, milieu en landschap. De problematiek ten aanzien van het toekomstig landgebruik en de wijze van voedselproductie vergt een grondige wetenschappelijke analyse die stoelt op kwantitatieve kennis van landbouwkundige produktieprocessen.

Het vakgebied produktie-oecologie beoogt aan deze maatschappelijke vraag te voldoen door mogelijkheden voor plantaardige en dierlijke produktiesystemen te verkennen en vormen van duurzaam landgebruik te schetsen. Onder duurzaam kan hier worden verstaan dat de gebruiksmogelijkheden van de natuurlijke hulpbronnen grond, water en lucht door huidige en toekomstige activiteiten niet irre-versibel verslechteren.

### 19-1-2 SYSTEEMONDERZOEK MET MODELLEN

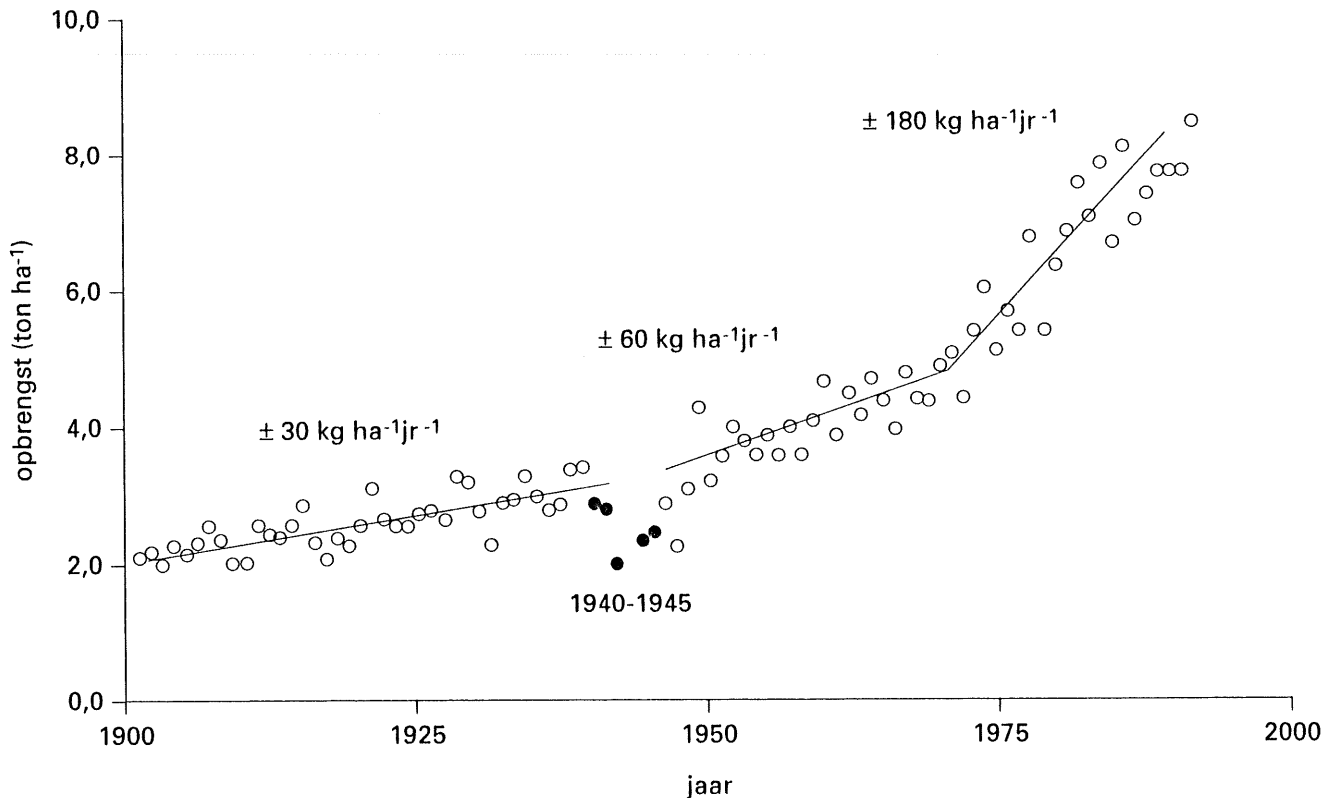
De produktie-oecologie richt zich op het verdiepen van inzicht in biologische produktieprocessen op verschillende integratieniveaus en het bundelen van dit inzicht in kwantitatieve modellen. Deze modellen moeten aan de eis voldoen dat ze gebruikt kunnen worden als brug tussen integratieniveaus. Ze moeten de mogelijkheid bieden tot het beter leren begrijpen en voorspellen van systeemgedrag op hoge integratieniveaus op basis van een kwantitatieve beschrijving van processen of input-outputrelaties op lagere integratieniveaus. De kennis op lagere integratieniveaus wordt zo als het ware opgeschaald naar hogere niveaus.

De gebruikte modellen zijn het resultaat van een analyserende wetenschapsbenadering waarbij onderdelen van een systeem steeds verder worden ont-rafeld teneinde dat systeem beter te begrijpen. Anderzijds dient het gebruik van modellen om te komen tot integratie en opschaling in een synthetiserende wetenschapsbenadering. De mate van detail waarin processen in het model worden beschreven wordt bepaald door de doelen die men beoogt op het naast-hogere integratieniveau. De analyserende methode leidt tot ontdekkingen, nieuwe kennis en nieuwe hypothesen op steeds lagere niveaus van detail. In de synthetiserende werkwijze bewandelt men de omgekeerde weg en wordt inzicht in het functioneren van systemen op steeds hogere integratieniveaus verworven. Het verkennen van opties voor duurzame produktie vereist goede kennis van basisprocessen, bruikbare modellen voor het integreren van deelprocessen en een voortdurende wisselwerking tussen model en werkelijkheid op proef-boerderijen en in de praktijk. Daarom zijn de analyserende en synthetiserende wetenschapsbenadering in de produktie-oecologie complementair.

## 19-2 Landbouwproductie in historisch perspectief

Landbouw is in de geschiedenis van de mens een betrekkelijk recente activiteit. Tot ongeveer tien-duizend jaar geleden werd door verzamelen en jagen in het levensonderhoud voorzien. Vormen van landbouw ontstonden waarschijnlijk doordat een hogere voedselproductie per eenheid grondoppervlak nodig was geworden door toegenomen bevolkingsdichtheid. De landbouw was aanvankelijk zeer arbeidsintensief en slechts een kleine toplaag van de bevolking kon van het werk op het land worden vrijgesteld. Tot ongeveer een eeuw geleden was zelfs in geïndustrialiseerde landen meer dan vijftig procent van de beroepsbevolking in de landbouw werkzaam. Dit percentage is gedurende de laatste honderd jaar geleidelijk afgenomen en vertoont nog steeds een dalende tendens. De afname van het aantal arbeidskrachten in de landbouw werd mogelijk gemaakt door de stijging van de grond- en arbeidsproductiviteit als gevolg van de inzet van produktiemiddelen uit het geïndustrialiseerde deel van de economie. Zo zijn investeringen in cultuurtechnische werken, mechanisatie, verbetering van de bodemvruchtbaarheid of de gewasbescherming alleen mogelijk als de industriële sectoren de machines, de kunstmest en de gewasbeschermingstechnieken en -middelen leveren.

In de middeleeuwen lagen de hectare-opbrengsten van granen, het belangrijkste voedselgewas,



Afbeelding 19-1

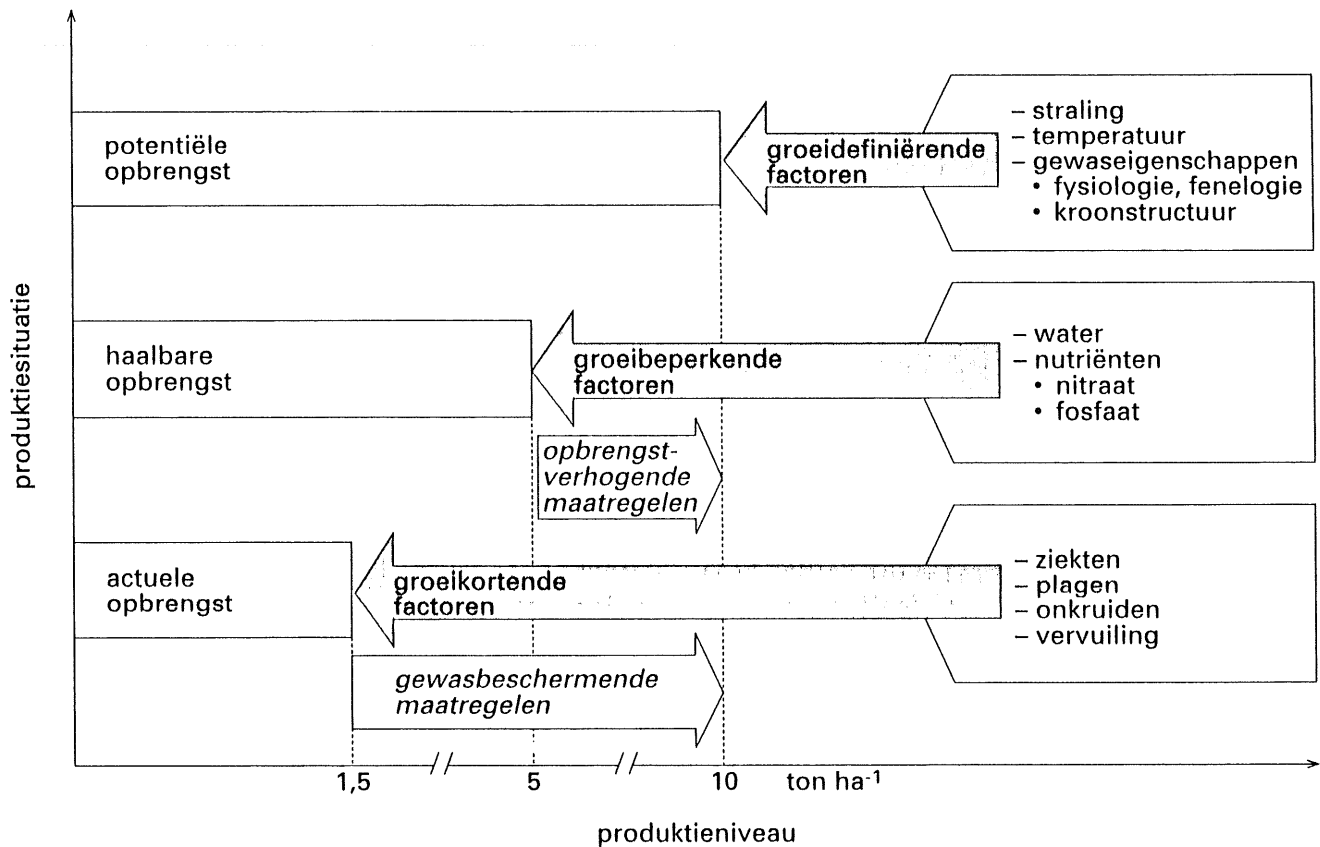
Gemiddelde tarwe-opbrengsten in Nederland, van 1900 tot nu. (Naar: Vakgroep TPE, 1992, *Principles of theoretical production ecology*; Collegedictaat Landbouwuniversiteit Wageningen.)

beneden de 1000 kg. Ongeveer 200 kg van het geproduceerde graan was nodig als zaaizaad. Een groot deel was nodig voor de voeding van trekdieren. Het verbouwen van één hectare graan vergde door de geringe mechanisatie ongeveer 500 uur arbeid in het groeiseizoen, zodat één arbeidskracht niet meer dan 2 à 3 ha kon bebouwen. Van de opbrengst hiervan konden slechts enkele personen worden gevoed. De belangrijkste oorzaak van de lage opbrengsten was het tekort aan voedingsstoffen in de bodem, vooral stikstof. De bodemvruchtbaarheid werd bevorderd door de teelt van vlinderbloemige groenbemesters zoals klavers, die atmosferische stikstof ( $N_2$ ) kunnen vastleggen, en de toevoer van dierlijke mest van vee, dat werd geweid op 'woeste' gronden. Daardoor nam op goed beheerde landbouwgronden in West-Europa tot het begin van deze eeuw de opbrengst toe tot ongeveer 2000 kg graan  $ha^{-1}$ . In regio's met een hoge bevolkingsdichtheid, bijvoorbeeld in China en India, waar onvoldoende woeste grond beschikbaar was voor deze nutriëntenoverheveling naar de akkerbouwgronden, bleven de opbrengsten steken op een niveau van 1000 kg  $ha^{-1}$ .

In het industrialiserende Europa groeide de bevolking in de vorige eeuw sterk en het voeden van alle monden kon niet meer met de traditionele graan/vleesdiëten plaatsvinden. Door de vervanging van dierlijk door plantaardig vet en de introductie

van de aardappel was men in staat een groot aantal mensen meer te voeden. De aardappel heeft een oogstindex van ongeveer 80%, dat wil zeggen dat ongeveer 80% van de gevormde droge stof wordt vastgelegd in het geoogst produkt, i.c. de knollen, terwijl de oogstindex van de granen hoogstens 50% bedroeg. Deze hogere oogstindex is mogelijk doordat de in de grond liggende knollen geen ondersteuning nodig hebben. Vruchtwisseling, dat is de afwisseling van de op een perceel geteelde gewassen van jaar op jaar ter vermijding van gewas-specifieke bodemgebonden ziekten, werd uitgebreid toegepast. Nutriënten in de mest werden gerecirculeerd en het stedelijk afval werd in de landbouw gecomposteerd.

In 1840 bewees de Duitse chemicus Von Liebig dat de plant alleen water en anorganische verbindingen uit de grond nodig heeft en dat organische stof, zoals mest, compost en humus, op zichzelf niet nodig is voor de voeding van de plant. Wel heeft organische stof een gunstig effect op het waterhoudend vermogen en de structuur van de grond en komen er bij de ontbinding van organische stof anorganische voedingselementen vrij. Er bleek per ha per jaar slechts ongeveer 25 kg stikstof beschikbaar te zijn als er niet werd bemest. Door het geven van anorganische meststoffen kon de opbrengst vervelvoudigd worden. Het duurde nog tientallen jaren voor de boer met deze kennis vertrouwd raakte



Afbeelding 19-2

Schematisch beeld van produktiesituaties, opbrengstniveaus en groei-beïnvloedende factoren. (Naar: Vakgroep TPE, 1992, *Principles of theoretical production ecology*; Collegedictaat Landbouwwuniversiteit Wageningen.)

en de industriële productie van meststoffen ter hand werd genomen. Verder werden er voortdurend nieuwe, produktievere rassen geïntroduceerd. Bij de granen werden bijvoorbeeld de slappe, sterk uitstoelende oude rassen geleidelijk vervangen door rassen met steviger stro en een hogere oogstindex. De tarwerassen van vóór 1900 hadden een halmlengte van bijna anderhalve meter en een oogstindex van 34%, terwijl de huidige rassen een halmlengte van minder dan 80 cm bereiken en een oogstindex net boven de 50%. In Nederland bedroeg voor tarwe de produktiestijging tussen 1900 en 1940 ongeveer  $30 \text{ kg ha}^{-1}\text{jr}^{-1}$ , tussen 1945 en 1980  $60 \text{ kg ha}^{-1}\text{jr}^{-1}$ , en na 1980 ongeveer  $180 \text{ kg ha}^{-1}\text{jr}^{-1}$  (afb. 19-1).

Op dit moment wordt in de hoogproductieve landbouw in Noordwest-Europa zo'n 7500 kg tarwe per ha per jaar geproduceerd, is door betere zaadkwaliteit en onkruidbeheersing niet meer dan 150 kg zaaizaad per ha nodig en wordt er slechts 15 uur per ha gebruikt om deze produktie te realiseren. Voor de drie belangrijkste nutriënten, stikstof, fosfor en kalium, bedragen de jaarlijkse giften in de Nederlandse akkerbouw thans ongeveer respectievelijk 150, 40 en  $150 \text{ kg ha}^{-1}$ , uiteraard met aanzienlijke verschillen naar gelang van bodemeigenschappen en het geteelde gewas. In vele andere de-

len van de wereld zijn de opbrengsten veel lager, wel minder dan 50% van de Nederlandse opbrengsten. De mogelijkheden tot vergroting van de produktie door het verhogen van inputs zijn daar nog erg groot. Daardoor kunnen, mits dit weloverwogen gebeurt, de wereldvoedselvoorziening veilig gesteld en de natuur- en milieubelasting beperkt worden.

### 19-3 Grondslagen van de plantaardige produktie

Bij de analyse van de plantaardige (en ook de dierlijke) produktie kunnen drie groepen factoren worden onderscheiden (afb. 19-2):

1 *Groei-definiërende factoren*. Deze bepalen het opbrengstpotentieel als groei-beperkende en groei-kortende factoren niet werkzaam zijn. Dit zijn enerzijds de niet-beïnvloedbare omgevingsvariabelen zoals temperatuur en inkomende straling, welke afhangen van breedtegraad en jaargetijde, en anderzijds soortseigenschappen wat betreft fysiologie, geometrie van het bladapparaat en het wortelstelsel en fenologie. Fenologie heeft hier betrekking op de timing van de ontwikkeling, afhankelijk van omgevingsfactoren zoals temperatuur en daglengte.

2 *Groei-beperkende factoren*. Hieronder verstaan we de voor de groei essentiële abiotische hulpbronnen zoals water en nutriënten, die bij gelimiteerde beschikbaarheid de groeisnelheid tot een waarde onder het maximale niveau beperken. Het bijbehorende opbrengstniveau wordt aangeduid als 'haalbare' produktie.

3 *Groei-kortende factoren*. Deze veroorzaken aantasting van het gewas of belemmering van de gewasgroei. Daardoor wordt de haalbare opbrengst niet gerealiseerd. De aldus gekorte opbrengst wordt aangeduid als 'actuele' opbrengst. Groei-kortende factoren kunnen zowel biotisch (ziekten, plagen en onkruiden) als abiotisch van aard zijn (vervuiling, stormschade).

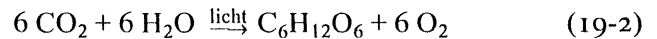
We hanteren bij de bespreking van de plantaardige produktie een kwantitatieve procesmatige benadering, die is afgeleid van de wijze waarop deelprocessen zijn vervat in een verklarend model van de gewasgroei, SUCROS (Eng.: simple universal crop simulator), dat veel gebruikt wordt bij studies van gewasgroei en landgebruik aan de Landbouwwuniversiteit Wageningen.

### 19-3-1 POTENTIËLE PRODUKTIE

De eenvoudigst te analyseren en modelleren produktiesituatie is die van de potentiële produktie. Er wordt verondersteld dat er geen beperkingen zijn ten aanzien van water en nutriënten en dat kortende factoren zoals ziekten, plagen en concurrenten afwezig zijn. Dit is een theoretische situatie die in de praktijk bijna niet voorkomt, maar die de mogelijkheid biedt stapsgewijs tot detaillering van een kwantitatief model van gewasgroei te komen. Op het potentiële produktieniveau wordt de groei bepaald door de lichtonderschepping en de lichtbenutting. Lichtonderschepping wordt bepaald door de mate van bodembedekking met bladeren en hun onderlinge positionering en door de stralingsintensiteit en de stand van de zon. De lichtbenutting wordt bepaald door de bruto snelheid van fotosynthese, als functie van de geabsorbeerde straling, en de energiekosten van onderhouds- en synthese-processen. Groei is het resultaat van de omzetting van netto-fotosyntheseprodukten in structureel plantmateriaal. In formulevorm:

$$\{\text{groei}\} = \left\{ \begin{array}{l} \text{conversie-} \\ \text{factor} \end{array} \right\} \times \left( \left\{ \begin{array}{l} \text{bruto} \\ \text{fotosynthese} \end{array} \right\} - \left\{ \begin{array}{l} \text{onderhouds-} \\ \text{ademhaling} \end{array} \right\} \right) \quad (19-1)$$

Bij de fotosynthese wordt licht-energie chemisch vastgelegd in glucose:

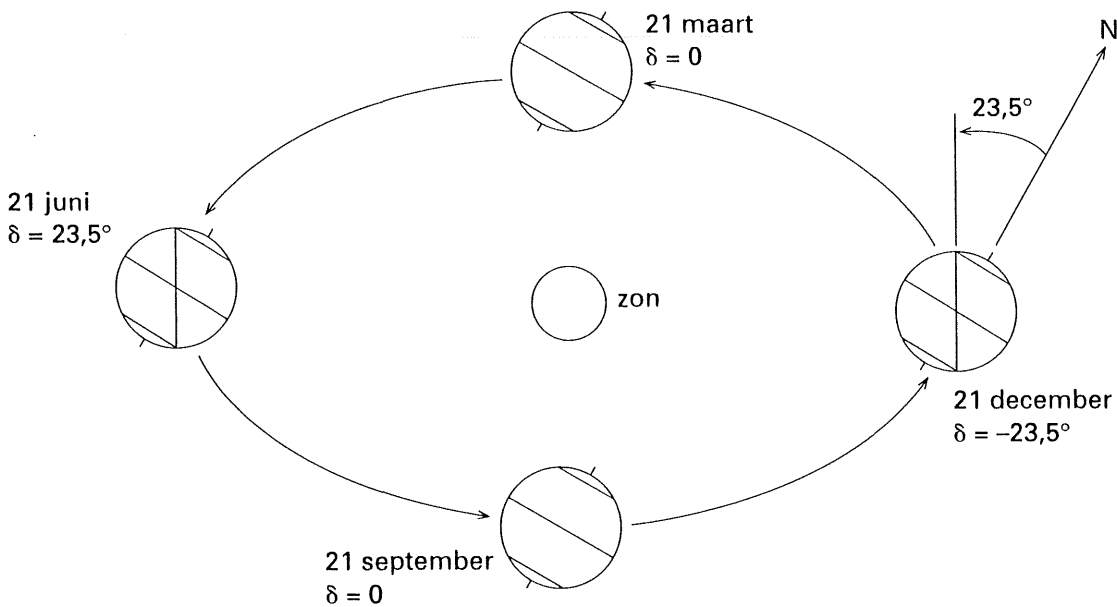


Bij de ademhaling komt energie in chemische vorm vrij door oxydatie van glucose tot  $\text{CO}_2$ . Onderhoudsprocessen zijn verantwoordelijk voor een gedeelte van de ademhaling. De conversie van suiker naar organische plantbestanddelen zoals cellulose, eiwitten en vetten, vergt veelal energie en is een tweede bron van  $\text{CO}_2$ .

### 19-3-1-1 Inkomende straling

De van de zon inkomende straling kan worden verdeeld in een aantal spectrale gebieden. Een hoofdindeling is die tussen *warmtestraling* met een golflengte groter dan 3000 nm ( $n = \text{nano} = 10^{-9}$ ; 1 nm =  $10^{-9}$  m) en *kortgolvlige* straling, met een golflengte kleiner dan 3000 nm. Vrijwel alle van de zon afkomstige straling is kortgolvig. De kortgolvlige straling wordt verder onderverdeeld in *nabij-infrarode straling* (Eng.: near infrared, NIR), met een golflengte van 700-3000 nm; *zichtbare straling*, met een golflengte van 400-700 nm; en *ultra-violette straling*, met een golflengte kleiner dan 400 nm. De zichtbare straling met golflengten tussen 400 en 700 nm wordt aangeduid als licht en is tevens het enige voor plantaardige fotosynthese geschikte deel van de straling. Ze wordt daarom ook wel aangeduid als fotosynthetisch actieve straling (Eng.: photosynthetically active radiation, PAR). De totale kortgolvlige straling met golflengten tussen ongeveer 300 en 3000 nm zoals die op het aardoppervlak aankomt wordt aangeduid als 'globale' straling. Ongeveer 50% van de globale straling is fotosynthetisch actief.

Aan de rand van de atmosfeer is er een vrijwel constante stralingsintensiteit van  $1367 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Dit is de zonneconstante. Voor ieder tijdstip is er echter maar één punt op aarde waar de zon in het zenith staat en waar deze instraling dus loodrecht op het aardoppervlak plaatsvindt. Het zenith is op een denkbeeldige hemelbol de positie recht boven het hoofd, waar dus de hoek met de horizon,  $\beta$ ,  $90^\circ$  bedraagt. Dit ene punt op aarde cirkelt gedurende een dag één keer in westelijke richting rond de hemelbol terwijl gedurende een jaar deze net niet gesloten cirkelbaan zich tussen de keerkringen langzaam van noord naar zuid en terug beweegt. Op 21 juni, wanneer op het noordelijk halfrond de langste dag van het jaar wordt beleefd en tevens de zomer aanbreekt, valt de projectie van de loodrechte zonnestand nagenoeg samen met de kreeftskeerkring, die zich op  $23,5^\circ$  noorderbreedte bevindt. Op 21 de-



Afbeelding 19-3

Aarde-zon geometrie. De aarde draait in een jaar tijd vanuit het noorden gezien linksom eenmaal om de zon. In dezelfde periode maakt de aarde 366,24 rotaties linksom om de eigen as. Tengevolge van beide rotatie-bewegingen zien we op aarde in een jaar tijd 365,24 maal de zon opkomen. De aardas maakt een hoek van 23,5° met het vlak van draaiing om de zon. Dit veroorzaakt de jaarlijkse breedtegraad-afhankelijke gang in daglengte en hoogte van de zonnebaan langs de hemelbol. (Naar: Loomis & Connor, 1992, *Crop ecology: productivity and management in agricultural systems*; Cambridge University Press.)

cember, als het noordelijk halfrond de kortste dag beleeft en het zuidelijk halfrond de langste, valt de baan van de loodrechte zonneprojectie nagenoeg samen met de steenbokskeerkring op 23,5° zuiderbreedte. Op de tussenliggende data van 21 maart, wanneer onze lente begint, en 21 september, wanneer onze zomer eindigt, bevindt de zon zich precies boven de evenaar. Afbeelding 19-3 plaatst deze beschrijving in de context van de aardbaan om de zon.

De zon staat dus tussen de keerkringen tweemaal per jaar loodrecht aan de hemel. Voor noorderlijker en zuidelijker breedtegraden bevindt de zon zich nooit in het zenith. De hoek tussen de zon en het evenaarvlak wordt de declinatie ( $\delta$ ) genoemd. Deze is een functie van het dagnummer, gerekend vanaf 1 januari als dagnummer 1:

$$\sin(\delta) = -\sin(23,45^\circ) \cos\left(360^\circ \frac{\text{dagnr} + 10}{365}\right) \quad (19-3)$$

De zonnehoogte, gerekend vanaf de horizon,  $\beta$ , is een functie van het tijdstip op de dag in uren ( $t$ ), de breedtegraad ( $\lambda$ ), en de declinatie van de zon ( $\delta$ ):

$$\sin(\beta) = \sin(\lambda) \sin(\delta) + \cos(\lambda) \cos(\delta) \cos(15^\circ (t-12)) \quad (19-4)$$

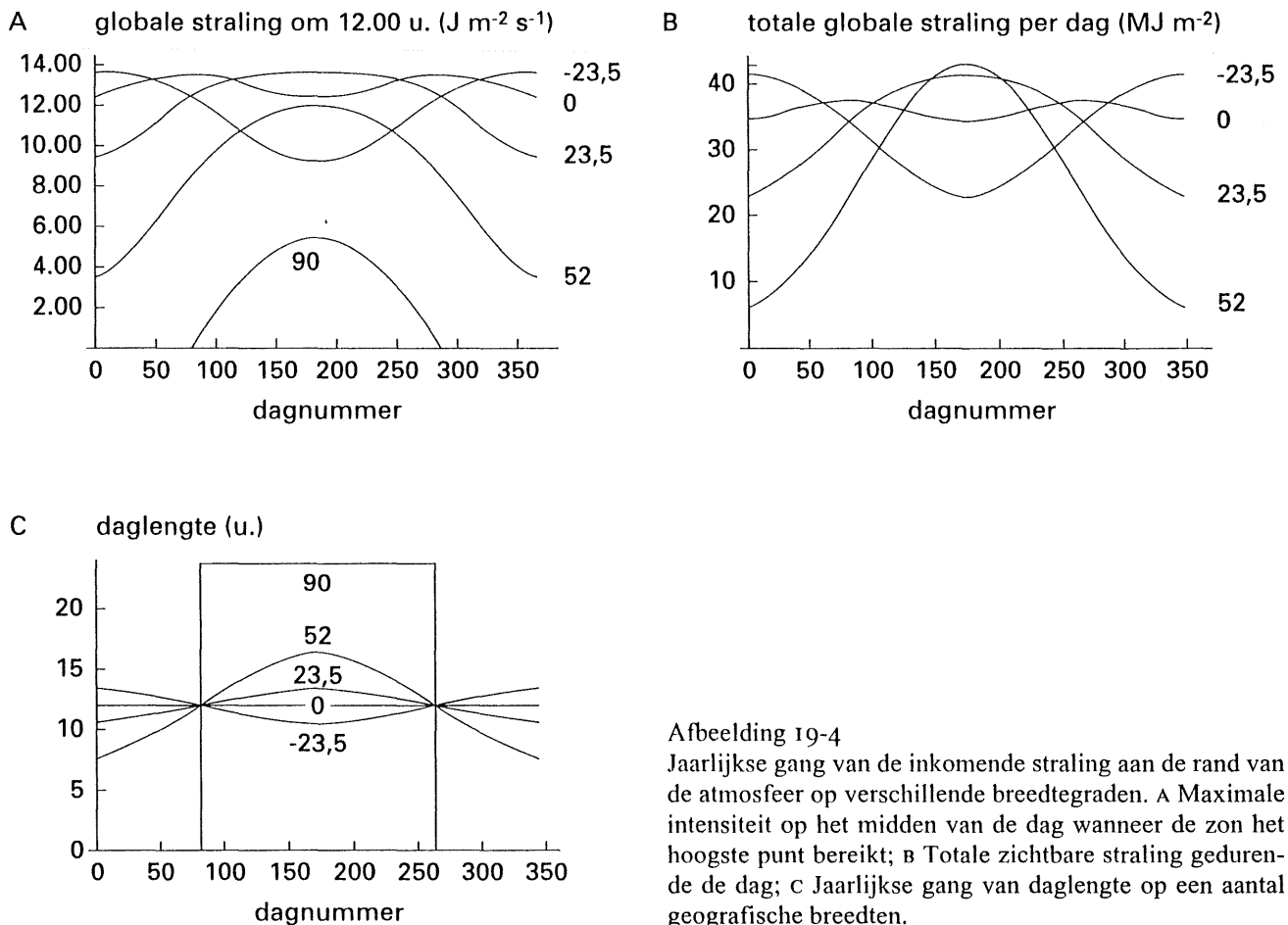
Hierbij zijn de hoeken uitgedrukt in graden (°). Op grond van deze formules kunnen we voor iedere

breedtegraad, voor ieder tijdstip van de dag en iedere dag van het jaar, de zonnehoogte en dus de intensiteit van de straling aan de rand van de atmosfeer berekenen. In afbeelding 19-4A is voor een aantal geografische breedtes de maximale lichtintensiteit (i.e. om 12.00 uur) in de loop van het jaar uitgezet. Door de stralingsintensiteit te integreren over de dag kan voor iedere breedtegraad de dagelijkse aan de rand van de atmosfeer ontvangen hoeveelheid energie worden berekend. Het jaarverloop hiervan is voor een aantal breedtegraden weergegeven in afbeelding 19-4B. De daglengte,  $d(u)$ , wordt berekend met:

$$d(u) = 12 \left( 1 + \frac{1}{90} \arcsin(\tan(\lambda) \tan(\delta)) \right) \quad (19-5)$$

Hierbij is de uitkomst van de arcsinus-functie in graden uitgedrukt. Het verloop van daglengte op een aantal breedtegraden gedurende het jaar is weergegeven in afbeelding 19-4C.

De werkelijke stralingsintensiteit aan het aardoppervlak is afhankelijk van de fractie straling die wordt doorgelaten door de atmosfeer. Deze is vanzelfsprekend afhankelijk van bewolking, stof, enzovoort. Ook bij helder weer wordt een gedeelte van de straling door moleculen en grotere deeltjes in de atmosfeer verstrooid. Ongeveer 25% van de ontvangen straling is dan diffuus, wat betekent dat in deze component van de straling alle richtingen ver-



Afbeelding 19-4

Jaarlijkse gang van de inkomende straling aan de rand van de atmosfeer op verschillende breedtegraden. A Maximale intensiteit op het midden van de dag wanneer de zon het hoogste punt bereikt; B Totale zichtbare straling gedurende de dag; C Jaarlijkse gang van daglengte op een aantal geografische breedten.

tegenwoordigd zijn. Naarmate de atmosferische transmissie geringer is, is een groter gedeelte van de totale straling diffuus. Dit heeft consequenties voor de doordringing van de straling in een bladerdek.

### 19-3-1-2 Basisprocessen van de fotosynthese

De fotosynthese kan worden verdeeld in drie deelprocessen die van verschillende externe en interne factoren afhankelijk zijn.

- 1 *Diffusie-proces*:  $CO_2$  wordt via de huidmondjes toegelaten tot de substomataire holte van waaruit opname in het cytoplasma plaatsvindt, gevolgd door diffusie naar de chloroplasten waar de  $CO_2$ -moleculen biochemisch worden vastgelegd;
- 2 *Fotochemisch proces*: in de chloroplasten wordt een deel van de energie-inhoud van geabsorbeerde fotonen overgedragen op de chemische energiedragers NADPH en ATP;
- 3 *Biochemisch proces*: in de chloroplasten wordt het naar binnen gediffundeerde  $CO_2$  onder inbreng van de energie afkomstig van NADPH en ATP gereduceerd tot suikers.

De diffusie van  $CO_2$  door de stomata wordt aangedreven door het verschil in  $CO_2$ -concentratie tussen omgevingslucht en de lucht in de substomataire

holte. De lucht in de substomataire holte is arm aan  $CO_2$  doordat voortdurend, als gevolg van de fotosynthetische  $CO_2$ -depletie in het cytoplasma,  $CO_2$  uit de substomataire holte het cytoplasma in diffundeert. Uiteindelijk is dus de vastlegging van  $CO_2$  in de chloroplasten de drijvende kracht voor de diffusieve  $CO_2$ -opname. Het opnameproces kan analoog met de wet van Ohm voor elektrische stromen kwantitatief geformuleerd worden met

$$\{\text{stroom}\} = \frac{\{\text{drijvende kracht}\}}{\{\text{weerstand}\}} \quad (19-6)$$

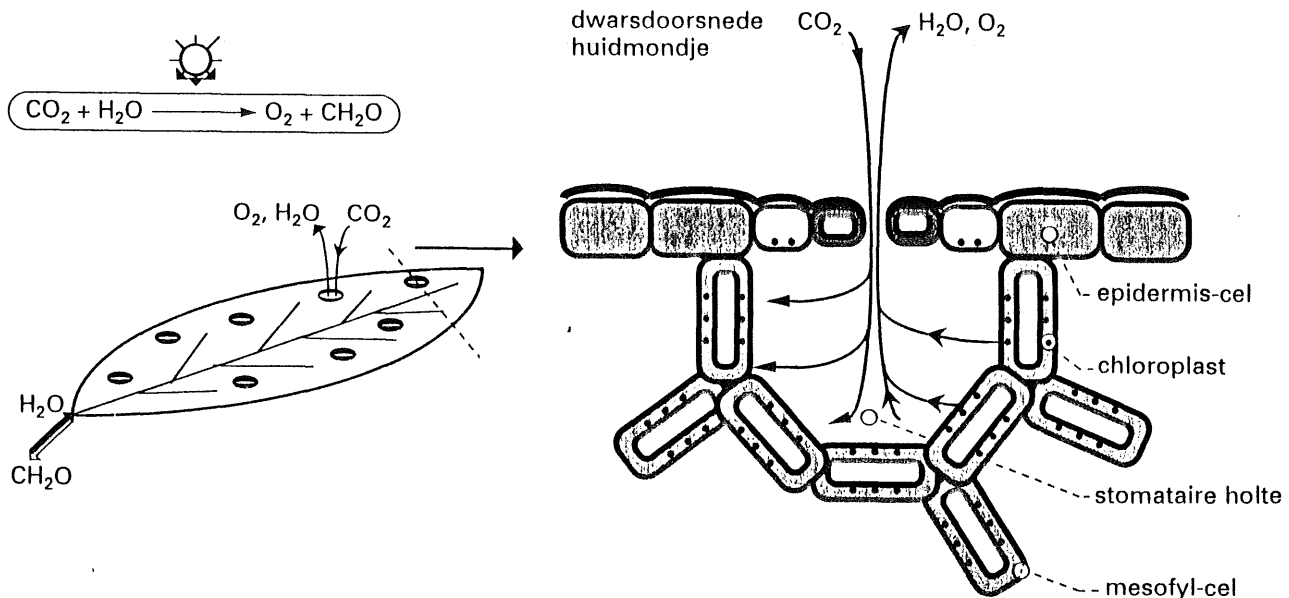
Voor de diffusie van  $CO_2$ -moleculen vanuit de buitenlucht naar de chloroplast en het daarop volgende proces van de biochemische vastlegging kunnen we schrijven (afb. 19-5)

$$\text{fotosynthesesnelheid} = \frac{[CO_2]_{\text{ext}} - [CO_2]_{\text{chl}}}{r'_b + r'_s + r'_m + r'_x} \quad (19-7)$$

Voor de diffusie van  $CO_2$  van de buitenlucht naar de substomataire holte kunnen we schrijven:

$$\text{fotosynthesesnelheid} = \frac{[CO_2]_{\text{ext}} - [CO_2]_{\text{substom}}}{r'_b + r'_s} \quad (19-8)$$





Afbeelding 19-5

Gasuitwisseling van een blad met de omgeving door het huidmondje, als een serieschakeling van weerstanden. (Naar: Vakgroep TPE, 1992, *Principles of theoretical production ecology*; Collegedictaat Landbouwniversiteit Wageningen.)

In deze vergelijkingen is

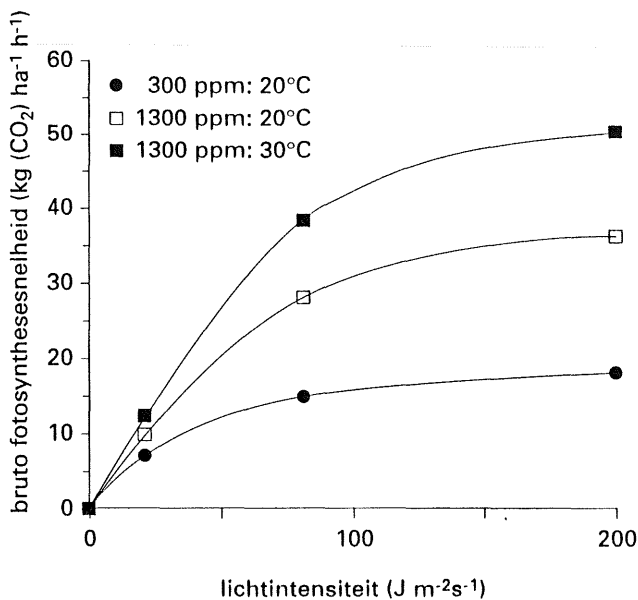
- $[CO_2]_{ext}$ : kooldioxide-concentratie in de omgevingslucht ( $g (CO_2) m^{-3}$ );
- $[CO_2]_{chl}$ : denkbeeldige kooldioxide-concentratie na vastlegging in de chloroplast. Deze wordt op theoretische gronden op nul gesteld ( $g (CO_2) m^{-3}$ );
- $[CO_2]_{substom}$ : kooldioxide-concentratie in de substomataire holte ( $g (CO_2) m^{-3}$ );
- $r'_b$ : grenslaagweerstand (Eng.: *boundary layer*) voor  $CO_2$ -diffusie ( $s m^{-1}$ );
- $r'_s$ : stomataire weerstand voor  $CO_2$ -diffusie ( $s m^{-1}$ );
- $r'_m$ : mesofylweerstand voor  $CO_2$ -diffusie ( $s m^{-1}$ );
- $r'_x$ : carboxylatieweerstand voor  $CO_2$ -diffusie ( $s m^{-1}$ ).

De grenslaagweerstand (orde van grootte  $15 s m^{-1}$ ) representeert de traagheid van diffusie in de stilstaande lucht dicht bij het blad. De stomataire weerstand is regelbaar al naar gelang de waterstatus van de plant en varieert van 160 tot  $30000 s m^{-1}$ . De mesofylweerstand representeert de traagheid van de transportprocessen naar de chloroplast en is net als de grenslaagweerstand meestal niet zo groot: 2 tot  $10 s m^{-1}$ . De carboxylatieweerstand ten slotte drukt de 'traagheid' uit waarmee  $CO_2$  wordt vastgelegd. Deze varieert aanzienlijk, van zo'n 100 tot  $1000 s m^{-1}$ , afhankelijk van de licht- en nutriëntenvoorziening en de gezondheidstoestand van de plant.

In het fotochemische proces wordt onder toevoer van lichtenergie water gesplitst in  $H^+$ -ionen en zuurstofmoleculen. Daarbij worden de energierijke verbindingen NADPH en ATP gevormd. De protonen

en energierijke verbindingen die zijn gevormd in de lichtreactie, worden benut voor de biochemische omzettingen van de zogenaamde donkerreactie, welke onafhankelijk is van de aanwezigheid van licht. Hierbij wordt  $CO_2$  gereduceerd tot  $CH_2O$ , onder vorming van een molecuul water en regeneratie van de energie-arme verbindingen  $NADP^+$  en ADP. Het netto resultaat van de licht- en donkerreactie tezamen is de vorming van een  $CH_2O$ -eenheid uit  $CO_2$  onder opname van een molecuul water en productie van een  $O_2$ -molecuul (zie 6-2-3).

Voor de vastlegging van een molecuul  $CO_2$  zijn acht fotonen in het zichtbare gebied nodig. De energetische efficiëntie van dit proces is ongeveer  $25 g (CO_2) MJ^{-1} (PAR)$  of, uitgedrukt in glucose,  $30/44 \times 25 = 17 g (glucose) MJ^{-1} (PAR)$ . De verbrandingswaarde van de gevormde  $CH_2O$ -eenheden (moleculgewicht 30) is ongeveer  $15,6 MJ kg^{-1} (glucose)$ , dus  $15,6 \times 30 \approx 470 MJ mol^{-1}$ . De maximaal haalbare energetische efficiëntie van de bruto fotosynthese, gegeven de reactievergelijkingen van de processen in de chloroplast, is ongeveer  $25 \times 30/44 \times 15,6/1000 = 0,27 J (chemische energie) J^{-1} (lichtenergie)$ . In planten en produktiesystemen wordt deze hoge efficiëntie bij lange na niet gehaald omdat niet alle geabsorbeerde licht ter beschikking komt van de lichtreactie en omdat de efficiëntie van de lichtbenutting alleen bij heel lage lichtniveaus in de buurt komt van het theoretische maximum. De momentane fotosynthese van bladeren in veldgewassen in Nederland heeft een lichtbenuttingsefficiëntie ( $\epsilon$ ) die ongeveer de helft bedraagt van het hiervoor berekende theoretische maximum, dus ongeveer  $12,5 g (CO_2) MJ^{-1} (PAR)$ .



Afbeelding 19-6  
Fotosynthese-lichtresponscurven van komkommerbladeren onder standaard-omstandigheden (20°C en 300 ppm CO<sub>2</sub>); bij verhoogd CO<sub>2</sub>-gehalte; en bij verhoogde temperatuur. (Naar: Gaastra, 1962, *Neth. J. Agric. Sci.* 10.)

### 19-3-1-3 Bladfotosynthese

De fotosynthesesnelheid per eenheid bladoppervlak raakt verzadigd bij toenemende lichtintensiteit. Dit komt doordat bij hoge lichtniveaus niet de lichtvoorziening, maar de diffusie van CO<sub>2</sub> de voornaamste beperkende factor voor de fotosynthesesnelheid is. Zo'n verzadigingsfunctie is te beschrijven met de vergelijking:

$$P_g = P_m (1 - e^{-E^{PAR}_{abs}/P_m}) \quad (19-9)$$

waar  $P_g$  de bruto fotosynthesesnelheid (Eng.: gross photosynthesis) is, en  $P_m$  de maximale fotosynthesesnelheid, zoals die gerealiseerd wordt bij verzadigende lighthoeveelheid.  $PAR_{abs}$  is de geabsorbeerde lichtintensiteit (J m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>).  $P_m$  bedraagt maximaal 50 kg (CO<sub>2</sub>) ha<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> voor C<sub>3</sub>-planten en 80 kg (CO<sub>2</sub>) ha<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> voor C<sub>4</sub>-planten. Deze getallen zijn indicatief voor planten onder goede groeiomstandigheden. In werkelijkheid zijn deze parameters sterk afhankelijk van de toestand en voorbehandeling van een blad: lichtniveau bij opgroei, CO<sub>2</sub>-, water- en nutriënten-voorziening, leeftijd en kortende factoren (afb. 19-6).

Het maximumniveau van de fotosynthese bij hoge lichtintensiteit is afhankelijk van het vermogen van de plant om CO<sub>2</sub> vast te leggen en naar de chloroplast te transporteren. Planten met het zogenaamde C<sub>4</sub>-mechanisme voor de vastlegging van CO<sub>2</sub> in de chloroplast zijn hierin efficiënter dan planten

met het C<sub>3</sub>-mechanisme. Planten met het C<sub>3</sub>-mechanisme leggen in de chloroplast CO<sub>2</sub> vast met het enzym *ribulose bifosfaat carboxylase*, kortweg RUBISCO. Dit enzym heeft niet alleen affiniteit voor CO<sub>2</sub>, maar ook, zij het in mindere mate, voor zuurstof, dat in de buitenlucht in ruim 500 maal zo hoge concentraties voorkomt als CO<sub>2</sub> (20% t.o.v. 0,035%). De vrijmaking van zuurstof van RUBISCO kost energie en vermindert de fotosynthese met ongeveer 35% ten opzichte van het niveau dat onder zuurstofloze omstandigheden gehaald wordt. Deze door licht aangedreven energie-vragende reactie wordt fotorespiratie genoemd. C<sub>4</sub>-planten hebben twee typen chloroplasten. In chloroplasten in het goed doorluchte mesofyl wordt CO<sub>2</sub> vastgelegd met behulp van het enzym fosfo-enol-pyruvaat carboxylase, kortweg PEP-carboxylase (Eng.: *phospho-enol-pyruvate carboxylase*), dat in tegenstelling tot RUBISCO geen affiniteit voor O<sub>2</sub> heeft. De gevormde C<sub>4</sub>-verbindingen worden getransporteerd naar zogenaamde bundelschede-chloroplasten, welke nauwelijks contact hebben met het netwerk van intercellulaire luchtwegen. Hier wordt CO<sub>2</sub> weer vrijgemaakt uit de getransporteerde C<sub>4</sub>-verbindingen en wordt het, net als bij C<sub>3</sub>-planten, vastgelegd met behulp van RUBISCO. Doordat in deze chloroplasten de verhouding [CO<sub>2</sub>]:[O<sub>2</sub>] veel gunstiger is dan bij C<sub>3</sub>-planten, vindt er veel minder fotorespiratie plaats. De hoge affiniteit van PEP-carboxylase voor CO<sub>2</sub> in vergelijking met RUBISCO, en de afwezigheid van fotorespiratie in C<sub>4</sub>-planten, resulteren in een kleinere carboxylatie-weerstand. Deze is in de orde van grootte van 100-200 s m<sup>-1</sup> voor C<sub>4</sub>-planten en 200-1000 s m<sup>-1</sup> voor C<sub>3</sub>-planten.

Tot de C<sub>3</sub>-planten behoren de meeste gewassen van de gematigde streken, zoals aardappel, suikerbiet, tarwe, gerst, rogge, koolzaad, veldbonen, en enkele gewassen van warmere gebieden zoals rijst en sojabonen. Het zwaartepunt van het verspreidingsgebied van C<sub>4</sub>-planten ligt in warmere streken. C<sub>4</sub>-planten zijn onder andere sorghum, maïs, millet en suikerriet. Door de hogere maximum fotosynthesesnelheid kunnen C<sub>4</sub>-gewassen een hogere groeisnelheid halen dan C<sub>3</sub>-gewassen. Hiervoor is wel een voldoende hoge temperatuur vereist, want PEP-carboxylase haalt pas bij temperaturen rond de 30°C de maximale activiteit, terwijl RUBISCO al vanaf 20°C volop actief is.

### 19-3-1-4 Lichtverdeling en fotosynthese in een gewas

De gewasfotosynthesesnelheid wordt berekend door optelling van de fotosynthesesnelheid in de individuele bladeren. Het dagtotaal van de fotosynthese wordt verkregen door integratie van de ge-

wasfotosynthesesnelheid over de dag. Aldus is de dagelijkse gewasfotosynthese te berekenen op basis van de binnenkomende lichthoeveelheid in de loop van de dag, de verdeling van het licht over de bladeren en de fotosynthese-lichtrespons van individuele bladeren.

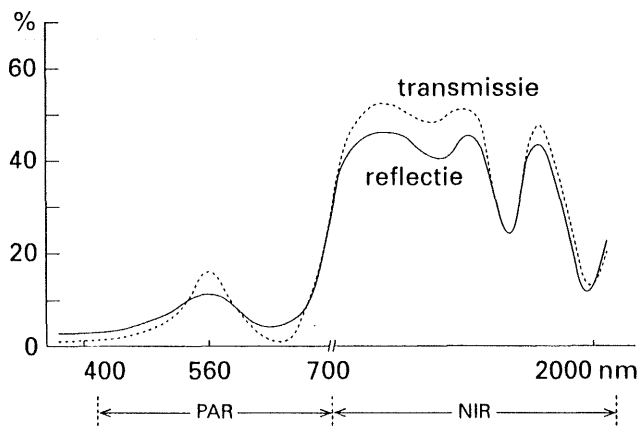
De verdeling van straling in een bladerdek hangt af van een aantal factoren:

- 1 de hoeveelheid directe en de hoeveelheid diffuse straling;
- 2 voor de directe straling: de stand van de zon;
- 3 voor beide componenten van de straling: de stand van de bladeren;
- 4 voor beide componenten van de straling: de mate van reflectie, absorptie en transmissie van straling door de bladeren (deze drie zijn samen 100%).

Ten aanzien van de stand van de zon en de bladeren zijn twee hoeken van belang: die met de bodem en die met het noorden. Deze laatste hoek wordt azimuth genoemd. Het azimuth neemt toe in de volgorde noord (0°) → oost (90°) → zuid (180°) → west (270°). De zonnestand ten opzichte van de bodem is veruit het meest van invloed, het azimuth is meestal van ondergeschikt belang. Afhankelijk van de optische eigenschappen van de bladeren en de geometrische eigenschappen van het bladerdek zijn er verschillende berekeningswijzen voor het profiel van straling in een gewas. Voor de theoretisch eenvoudige situatie van volledig absorberende, als het ware zwarte bladeren die horizontaal zijn georiënteerd en die in het horizontale vlak een random positie ten opzichte van elkaar innemen, wordt het profiel beschreven door een exponentiële functie van de bladoppervlakte-index, gerekend vanaf de bovenkant van het bladerdek:

$$\varphi_{\downarrow L} = \varphi_{\downarrow 0} e^{-L} \tag{19-10}$$

Hier is  $\varphi_{\downarrow L}$  de intensiteit van de straling op een punt in het gewas waarboven zich een bladoppervlakte-index  $L$  bevindt.  $L$  is de bladoppervlakte-index (Eng.: LAI: leaf area index), gerekend vanaf de bovenkant van het gewas en uitgedrukt in m<sup>2</sup> (blad) m<sup>-2</sup> (grond).  $\varphi_{\downarrow 0}$  is de binnenkomende straling en kan zowel de zichtbare straling (PAR) als de nabij-infrarode straling betreffen. De verdeling van de straling met de diepte is voor een horizontaal bladerdek onafhankelijk van de zonnestand. Voor de realistischer veronderstelling dat de frequentieverdeling van oriëntaties van bladeren gelijk is aan die van oppervlakte-elementen van een halve bol, een zogenaamde sferische bladhoekverdeling, is de verdeling wel afhankelijk van de zonnestand:



Afbeelding 19-7  
Geïdealiseerd reflectie- en transmissie-spectrum van een individueel blad. (Naar: Goudriaan en Van Laar, 1994, *Modelling potential crop growth processes*; Kluwer Academic Publishers.)

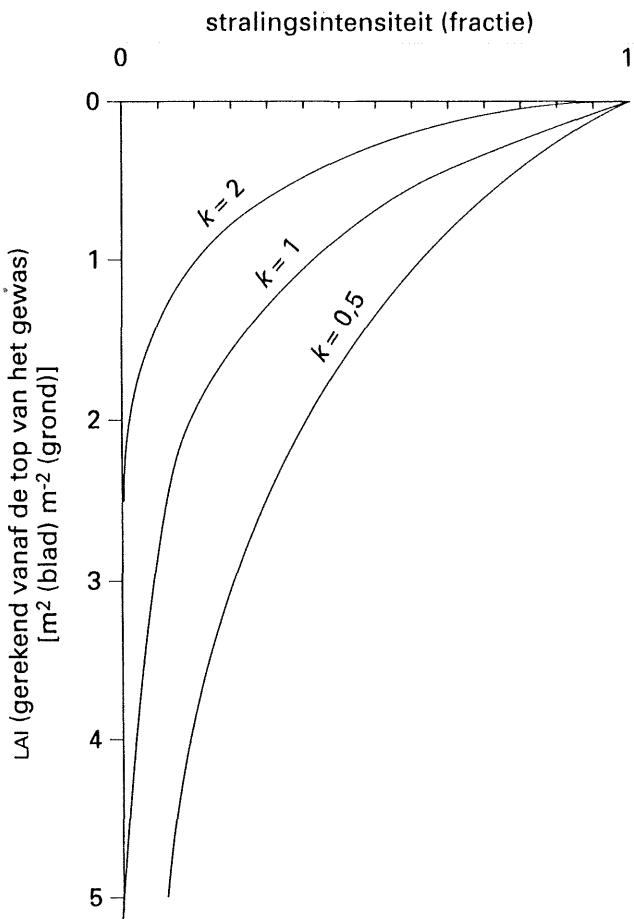
$$\varphi_{\downarrow L} = \varphi_{\downarrow 0} e^{-kL} \quad \text{waar } k = \frac{1}{2 \sin(\beta)} \tag{19-20}$$

Naarmate de zon hoger aan de hemel staat neemt de zogenaamde extinctie-coëfficiënt,  $k$ , af. De direct van de zon afkomstige straling dringt dan dus dieper door. Het profiel van de diffuse straling is de samenstelling van een reeks exponentiële profielen met verschillende  $k$ -waarden. In een gewas met een sferische bladhoekverdeling is dit profiel bij benadering exponentieel met een  $k$ -waarde van ongeveer 0,8. Als de absorptie van straling door het individuele blad onvolledig is en een fractie  $\alpha$  bedraagt, terwijl een fractie  $1-\alpha$  voor rekening komt van reflectie + transmissie, dan wordt de extinctie-coëfficiënt berekend volgens:

$$k = \frac{\sqrt{\alpha}}{2 \sin(\beta)} \tag{19-30}$$

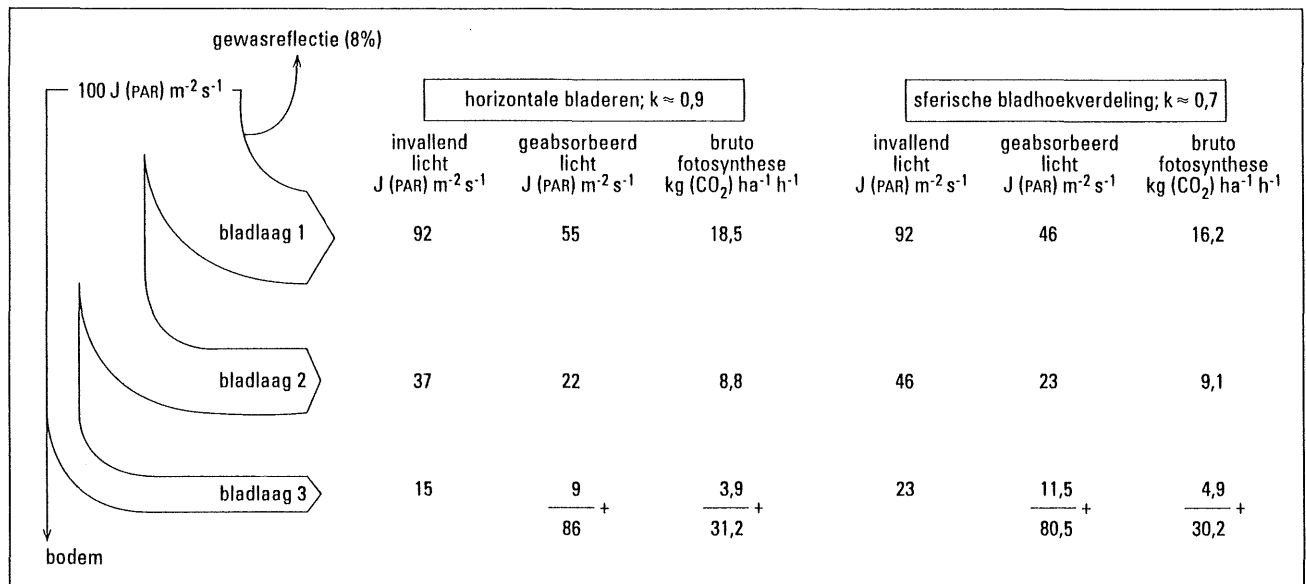
De optische eigenschappen van bladeren zijn ten aanzien van de verschillende componenten van de globale straling sterk verschillend. In het fotosynthetisch actieve deel van het spectrum is de absorptie 80 tot 90%, terwijl in het nabij-infrarode deel slechts 10 à 20% geabsorbeerd wordt (afb. 19-7). Consequentie hiervan is dat de infrarode straling in sterkere mate door een bladerdek gereflecteerd wordt dan PAR, dat deze infrarode straling anderzijds veel dieper in gewassen doordringt dan PAR en dat tevens een groter gedeelte door het bladerdek heen op de grond valt. Een aantal stralingsprofielen in gewassen is gegeven in afbeelding 19-8. Meer details worden gegeven door Goudriaan en Van Laar (1994).

In het dynamische simulatiemodel voor gewasgroei SUCROS wordt de momentane gewasfotosynthese berekend door op een aantal diepten in het ge-



Afbeelding 19-8

Exponentiële stralingsprofielen in een gewas voor extinctie-coëfficiënten ( $k$ ) van 2, 1 en 0,5. Deze curven zijn van toepassing voor de extinctie van direct invallend licht ( $\alpha = 0,85$ ) in een gewas met een sferische bladhoekverdeling bij zonshoeken ( $\beta$ ) van respectievelijk  $15^\circ$ ,  $31^\circ$  en  $75^\circ$ , gerekend vanaf de horizon. De curven zijn ook geldig voor de extinctie van nabij-infrarode straling ( $\alpha = 0,15$ ) bij zonshoogten van  $6^\circ$ ,  $12^\circ$  en  $25^\circ$ .



Afbeelding 19-9

Berekening van momentane gewasfotosynthesesnelheid voor een horizontale en voor een sferische bladhoekverdeling. Er wordt in beide gevallen uitgegaan van een binnenkomende lichtintensiteit van  $100 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (PAR), een gewasreflectie-coëfficiënt van 0,08 en  $k$ -waarden van respectievelijk 0,9 en 0,7. De bladoppervlakte-index is gesteld op 3 en de fotosyntheseparameters zijn  $\epsilon = 0,45 \text{ kg (CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1}) / (\text{J m}^{-2} \text{ s}^{-1})$  en  $P_m = 40 \text{ kg (CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ h}^{-1})$ . Bij deze aannamen en bij deze grove berekeningswijze is de gewasfotosynthese voor beide situaties nagenoeg hetzelfde. Zou de berekening bij de LAI van 5 zijn uitgevoerd, dan was de hoogste fotosynthese behaald bij de sferische bladhoekverdeling, omdat deze bij een LAI van 3 meer licht liet doorvallen. De sferische bladhoekverdeling zou ook meer dan de horizontale bladoriëntatie geprofitteerd hebben van hogere lichtintensiteiten dan de hier gekozen  $100 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Naar: Vakgroep TPE, 1992, *Principles of theoretical production ecology*; Collegedictaat Landbouwniversiteit Wageningen.)

was de totale lichtintensiteit (direct + diffuus + gereflecteerd) en de bijbehorende fotosynthesesnelheid te berekenen en deze snelheid te integreren over de bladoppervlakte-index (afb. 19-9). Deze berekening vindt plaats voor een aantal tijdstippen gedurende de dag en de dagelijkse fotosynthese wordt op haar beurt berekend door integratie van de gewasfotosynthesesnelheid over de dag.

#### 19-3-1-5 Onderhoudsademhaling

Planten verbruiken suikers om energie vrij te maken voor onderhoudsprocessen en syntheses. Hierbij wordt  $O_2$  opgenomen en  $CO_2$  geproduceerd. Aanvankelijk vindt er na het intreden van een donkerperiode zowel groei- als onderhoudsademhaling plaats. Als de in het licht geproduceerde fotosyntheseprodukten zijn verwerkt, blijft alleen nog onderhoudsrespiratie over. De energie die bij de onderhoudsrespiratie vrijkomt, is onder andere nodig voor het opnieuw synthetiseren van organische verbindingen die biochemische 'schade' hebben opgelopen. Dit is met name het geval bij als enzym functionerende eiwitten in de bladeren, welke een karakteristieke levensduur hebben in de orde grootte van tien dagen en een bijbehorende vervangingsbehoefte van omstreeks tien procent per dag. Verder is ook energie nodig voor het in stand houden van ionengradiënten in de plant. Zonder een permanente energietoevoer zouden deze gradiënten vervlakken en zou bijvoorbeeld osmotische wateropname niet mogelijk zijn. De onderhoudsademhaling hangt sterk van de temperatuur af. Bij tien graden temperatuursverhoging verdubbelt ze.

Onderhoudsprocessen blijken bij nadere beschouwing op een lager integratieniveau dus synthese- of transportprocessen te zijn; de integriteit van de plant wordt behouden doordat onder toevoer van energie een dynamisch evenwicht in stand wordt gehouden tussen afbraak en synthese en tussen aan- en afvoer. De factoren die de omvang van de onderhoudsademhaling bepalen, zijn niet nauwkeurig bekend. Als een ruwe schatting kan ervan uitgegaan worden dat de onderhoudsbehoefte van een plante-orgaan per eenheid biomassa te relateren is aan de chemische samenstelling en de metabolische activiteit van het orgaan. In gewasgroeimodellen worden voor bladeren, stengels, wortels en opslagorganen onderhoudscoëfficiënten gehanteerd van 30, 15, 15 en 10  $mg (CH_2O) g^{-1} (droge\ stof) d^{-1}$  bij  $20^\circ C$ . Over een heel groeiseizoen investeert een typisch Nederlands gewas ongeveer een derde deel van de bruto fotosynthese in onderhoudsademhaling.

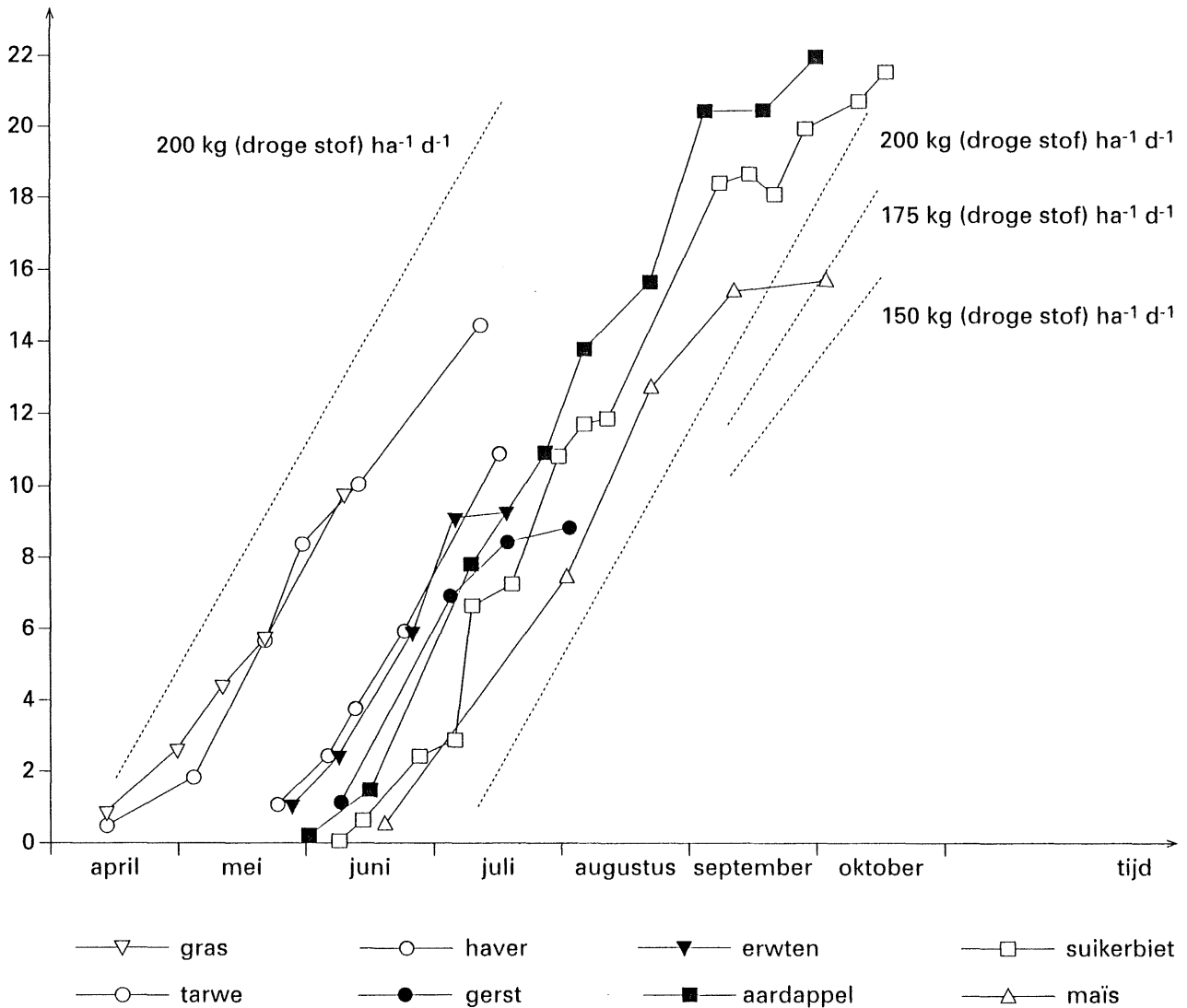
#### 19-3-1-6 Groei-ademhaling

De groei-ademhaling is evenredig met de toename

snelheid van biomassa en hangt af van de chemische samenstelling van het nieuwe weefsel. Op grond van de energetische kosten worden zes categorieën plantebouwstoffen onderscheiden: koolhydraten, eiwitten, vetten, organische zuren, lignine en mineralen. De totale produktiekosten van deze componenten zijn, op grond van analyse van de biochemische reactievergelijkingen en kosten van het transport, berekend op 1,3; 1,9; 3,1; 1,0; 2,2 en 0,1  $g (CH_2O) g^{-1}$  (droge biomassa). De aanmaak van één gram droge stof in bladeren, bestaande uit 52% koolhydraten, 25% eiwitten, 5% vetten, 5% organische zuren, 5% lignine en 8% 'as' (dat is wat overblijft bij verbranding: vooral oxyden van K, Ca en Mg), bedraagt volgens deze benaderingswijze  $0,52 \times 1,3 + 0,25 \times 1,9 + 0,05 \times 3,1 + 0,05 \times 1,0 + 0,05 \times 2,2 + 0,08 \times 0,1 = 1,47 g (CH_2O) g^{-1}$  (droge biomassa blad). De produktiekosten van pinda's met 27% eiwit en 39% vet zijn hoog, 2,5  $g (CH_2O) g^{-1}$  (droge biomassa pinda zaad), terwijl de produktiekosten van een gram droge stof van suikerbiet maar weinig meer dan 1  $g CH_2O$  bedragen.

#### 19-3-1-7 Netto-assimilatie en groeiverloop

Karakteristiek voor de beginfase van de gewasgroei is de positieve terugkoppeling tussen bladgroei en lichtonderschepping: naarmate de fotosynthese hoger is komen meer assimilaten beschikbaar voor de groei en wordt meer blad gevormd, zodat weer hogere gewasfotosynthese-snelheden worden gehaald. Door deze positieve terugkoppeling groeien gewassen aanvankelijk exponentieel. Als een gewas een bladoppervlakte-index heeft bereikt waarbij de lichtonderschepping nagenoeg volledig is, in de orde van grootte van 5, wordt de terugkoppeling doorbroken en stabiliseert de groeisnelheid zich. De exponentiële groeisnelheid in het begin is afhankelijk van de temperatuur omdat deze de mate van strekking van de nieuw gevormde bladeren bepaalt. Gedurende de lineaire groeifase is  $200 kg\ droge\ stof\ ha^{-1}\ d^{-1}$  een karakteristieke snelheid van de potentiële groei in onze streken (afb. 19-10). Deze snelheid is echter mede afhankelijk van licht, water en nutriëntenvoorziening en kan variëren van nagenoeg nihil (op zwaar bewolkte dagen) tot  $350 kg (droge\ stof) ha^{-1}\ d^{-1}$ . De lineaire groeifase duurt voort tot het gewas fysiologisch veroudert volgens een genetisch vastgelegd ontwikkelingsprogramma dat afhankelijk is van temperatuur en soms daglengte, bijvoorbeeld bij granen en aardappelen, of door het te laag worden van de temperatuur in het najaar, zoals het geval is bij suikerbieten. De geleidelijke overgang van exponentiële naar lineaire groei wordt mechanistisch en wiskundig elegant beschreven door de zogenaamde expo-lineaire vergelijking (Goudriaan en Van Laar, 1994).

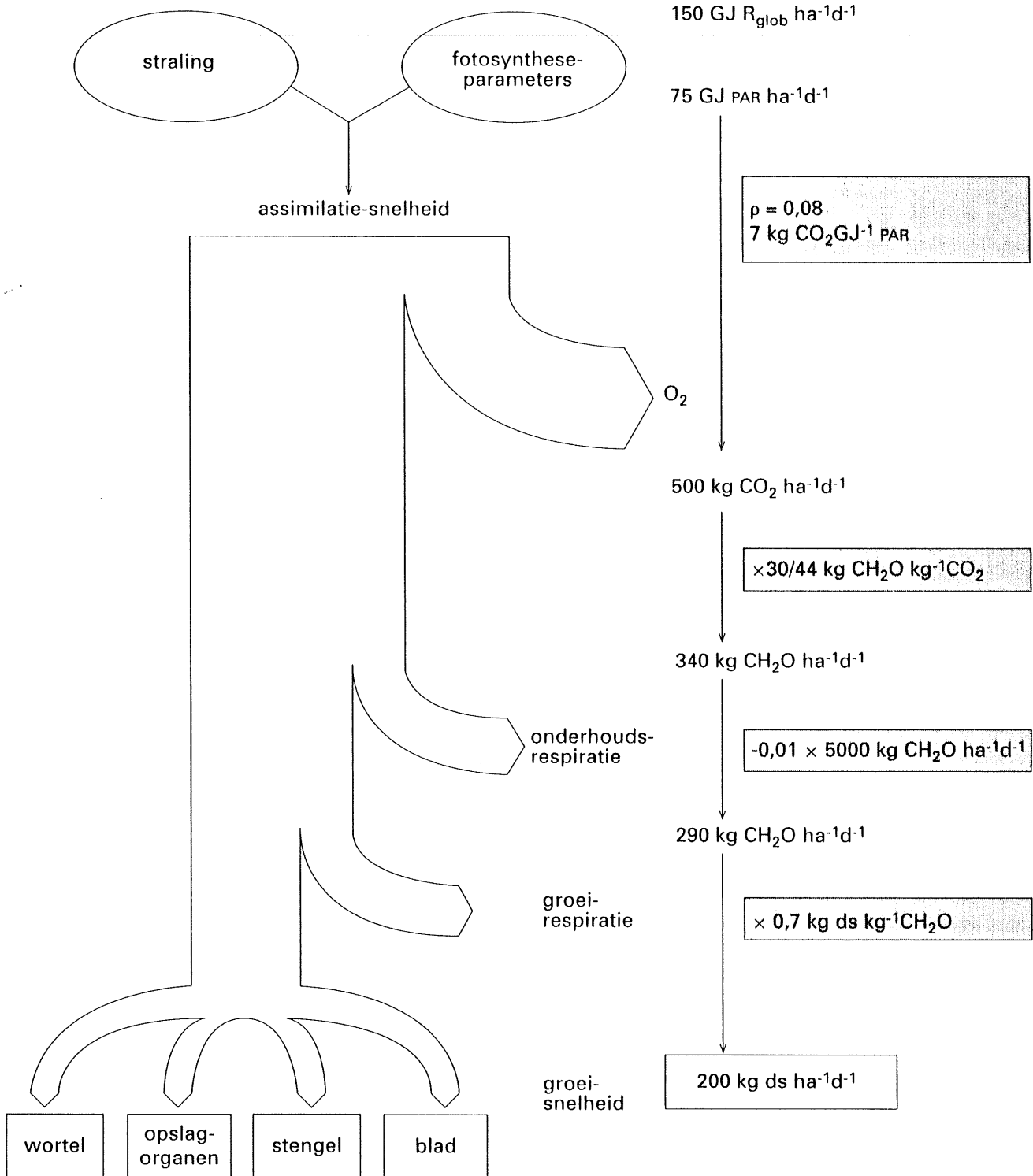
totaal droge stof (ton ha<sup>-1</sup>)

Afbeelding 19-10

Experimentele groeicurven van een aantal veldgewassen in Nederland. De vuistregel van een groeisnelheid van 200 kg (droge stof) ha<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> blijkt volgens deze gegevens behoorlijk robuust. (Naar: Sibma, 1968, *Neth. J. Agric. Sci.* 16.)

De constante groeisnelheid van 200 kg ha<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> kan worden verklaard vanuit de onderliggende processen van lichtverdeling, fotosynthese en respiratie. In afbeelding 19-11 wordt een voorbeeld-berekening van de assimilatenbalans van één dag gepresenteerd. Uitgegaan wordt van een dag in de eerste helft van het groeiseizoen wanneer de te onderhouden biomassa 5000 kg (droge stof) ha<sup>-1</sup> bedraagt. Er groeit een C<sub>3</sub>-gewas dat de grond volledig bedekt en CO<sub>2</sub> vastlegt met een efficiëntie op gewasniveau van 7 μg (CO<sub>2</sub>) J<sup>-1</sup> (PAR). De inkomende straling, welke in werkelijkheid van dag tot dag varieert, afhankelijk van de bewolking, wordt op 15 MJ m<sup>-2</sup> oftewel 150 GJ ha<sup>-1</sup> gesteld. Er is dus 75 GJ (PAR) ha<sup>-1</sup> beschikbaar. Hiervan wordt door het gewas een fractie  $\rho = 0,08$  gereflecteerd. Bij een lichtbenuttingsefficiëntie van het gewas van 7 kg (CO<sub>2</sub>) GJ<sup>-1</sup> (PAR) resulteert een bruto fotosynthese van on-

geveer 500 kg (CO<sub>2</sub>) ha<sup>-1</sup>. Omzetting naar CH<sub>2</sub>O volgens de verhouding van de molecuulgewichten van CO<sub>2</sub> en CH<sub>2</sub>O, 30/44, levert 340 kg CH<sub>2</sub>O ha<sup>-1</sup>. De onderhoudscoëfficiënt van 10 mg (CH<sub>2</sub>O) g<sup>-1</sup> (drooggewicht) d<sup>-1</sup> bij 14°C (de gemiddelde temperatuur in Nederland aan het begin van de maand juni) wordt berekend uit de coëfficiënt van 15 mg (CH<sub>2</sub>O) g<sup>-1</sup> (drooggewicht) d<sup>-1</sup> bij 20°C door toepassing van de temperatuurcorrectie. Er resteert 290 kg CH<sub>2</sub>O ha<sup>-1</sup>, welke wordt omgezet in droge stof met een conversiecoëfficiënt van 7 kg (droge stof) kg<sup>-1</sup> (CH<sub>2</sub>O). De resulterende groeisnelheid is 200 kg (droge stof) ha<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>. Afhankelijk van het ontwikkelingsstadium vindt de groei in verschillende plantorganen plaats. In het begin groeien vooral de wortels en bladeren, maar later neemt de groei van deze organen af ten gunste van de stengel en, in steeds sterkere mate, de opslagorganen.

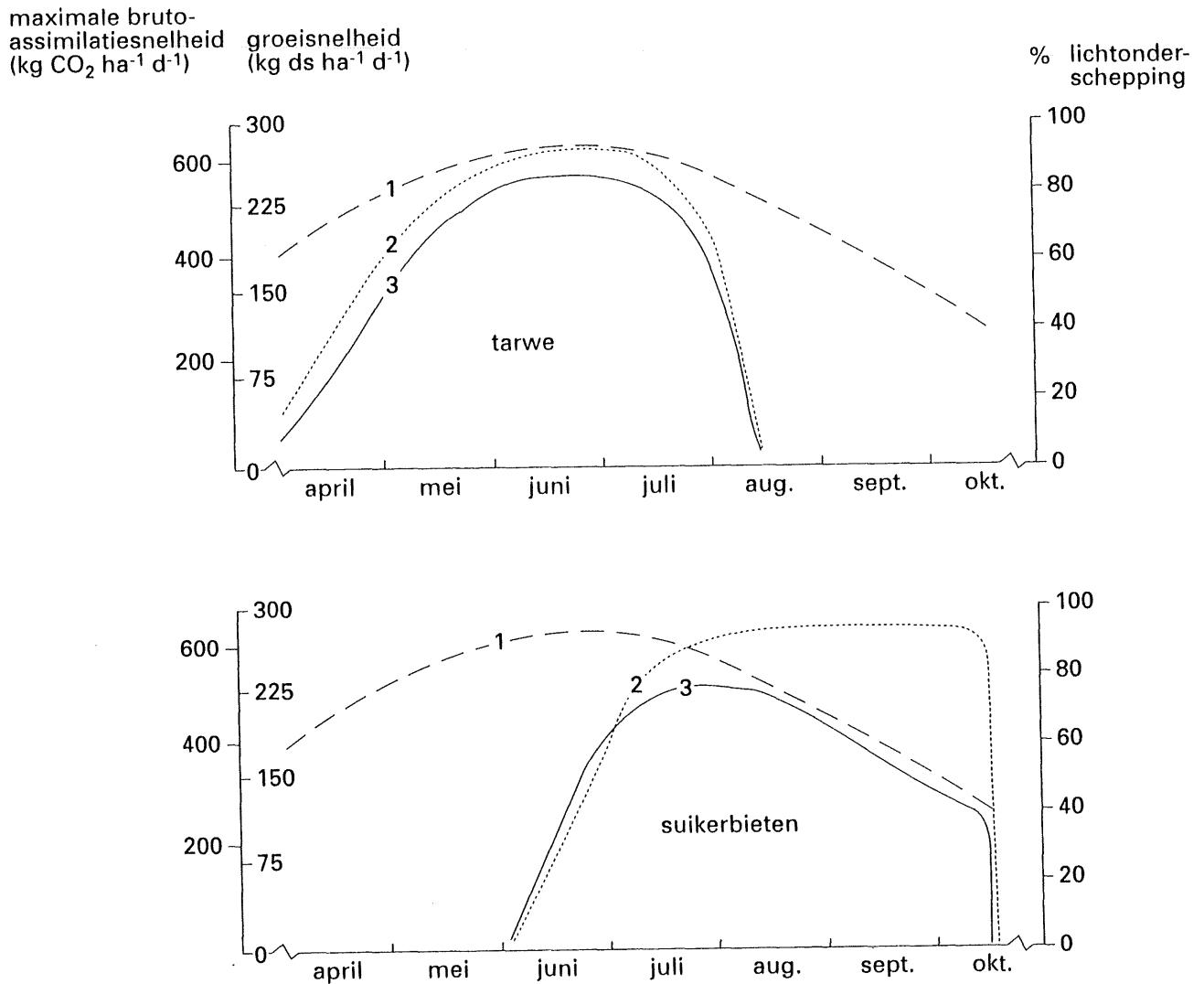


Afbeelding 19-11

Voorbeeld-berekening van de omzetting van onderschept licht in droge stof. (Naar: Vakgroep TPE, 1992, *Principles of theoretical production ecology*; Colledictaat Landbouwwuniversiteit Wageningen.)

Afhankelijk van de lichtonderschepping door het gewas wordt een groter of kleiner deel van de potentiële groeisnelheid gerealiseerd. Ook als de bodembedekking volledig is, is de potentiële groeisnelheid niet voor iedere tijd van het jaar hetzelfde (afb. 19-12). Deze hangt af van de dagelijkse lichthoeveelheid en de verdeling daarvan over de dag. Rond de langste dag wordt een piek bereikt. Vanuit

het oogpunt van maximale droge-stofproductie ruimt tarwe te vroeg het veld, terwijl suikerbieten nogal laat de exponentiële groeifase afsluiten en het licht volledig gaan onderscheppen. Onder Nederlandse omstandigheden worden met gras hoge producties gehaald omdat de periode van nagenoeg volledige bodembedekking erg lang is.



Afbeelding 19-12

Seizoensverloop van de bruto-assimilatie van een theoretisch gewas met 100% lichtonderschepping (1), de bodembedekking van tarwe en suikerbieten (2) en de netto-groeisnelheid van tarwe en suikerbieten (3). De groeisnelheid in kg (droge stof) ha<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> is berekend als bruto-assimilatie (kg (CO<sub>2</sub>) ha<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>) × 30/44 × 0,65. De factor 0,65 brengt 35% respiratiekosten in rekening. (Naar: Sibma, 1977, *Neth. J. Agric. Sci.* 25.)

### 19-3-2 GROEI-BEPERKENDE FACTOREN: WATER EN NUTRIËNTEN

Het grootste deel van de landbouwproductie op aarde vindt plaats onder beperkende omstandigheden ten aanzien van de beschikbaarheid van de hulpbronnen water, stikstof, fosfaat en andere nutriënten. Op de effecten van water en stikstof op de gewasgroei wordt hier ingegaan. Het voorbeeld stikstof illustreert principes die ook voor andere nutriënten gelden.

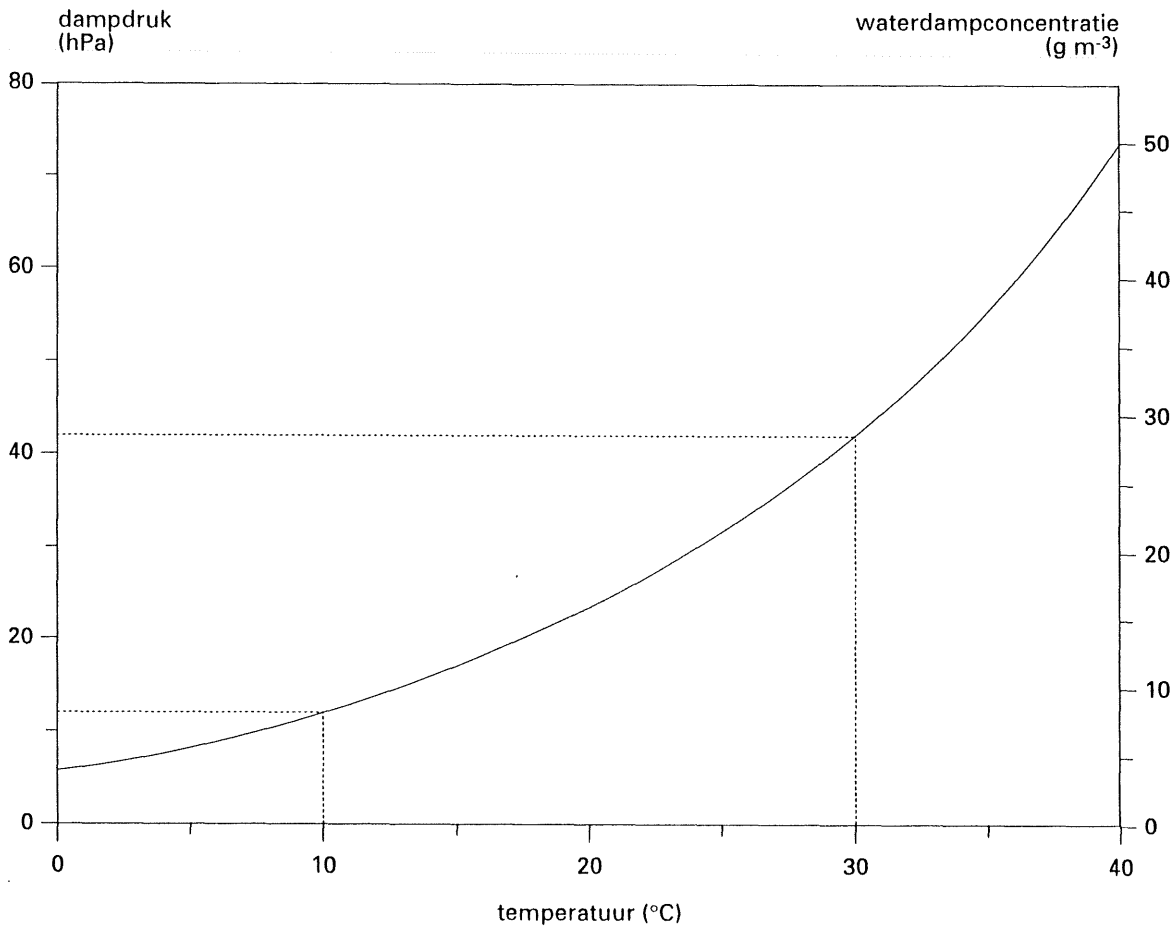
#### 19-3-2-1 Waterbehoefte, voorziening en gebruik

Verlies van water is de onvermijdelijke consequentie van de wijze waarop de plant CO<sub>2</sub> uit de lucht

haalt, namelijk door CO<sub>2</sub> te laten absorberen aan vochtige celwanden in het mesofyl van de bladeren. Voor ieder opgenomen CO<sub>2</sub>-molecuul ontsnappen in de orde van honderden H<sub>2</sub>O-moleculen. Waarom is te begrijpen aan de hand van het elektrische analoog voor de diffusie van gassen door de huidmondjes, zoals we voor CO<sub>2</sub> beschreven hebben. Ook voor waterdamp, H<sub>2</sub>O, kan de diffusie door de stomata, de transpiratiesnelheid, worden berekend als het quotiënt van een drijvende kracht en de som van in serie geschakelde weerstanden:

$$\text{transpiratiesnelheid} = \frac{[\text{H}_2\text{O}]_{\text{ext}} - [\text{H}_2\text{O}]_{\text{substom}}}{r_b + r_s}$$





Afbeelding 19-13

Verzadigde waterdampspanningscurve. (Naar: Vakgroep TPE, 1992, *Principles of theoretical production ecology*; Colledictaat Landbouwniversiteit Wageningen.)

In deze vergelijking is

$[H_2O]_{ext}$ : waterdampgehalte in de omgevingslucht ( $g H_2O m^{-3}$ );

$[H_2O]_{substom}$ : waterdampgehalte in de substomataire holte ( $g H_2O m^{-3}$ );

$r_b$ : grenslaagweerstand voor waterdampdiffusie ( $s m^{-1}$ );

$r_s$ : stomataire weerstand voor waterdampdiffusie ( $s m^{-1}$ ).

De grenslaagweerstand en stomataire weerstand zijn respectievelijk een factor 1,4 en 1,6 kleiner voor waterdampdiffusie dan voor  $CO_2$ -diffusie vanwege het verschil in molecuulgewicht van  $CO_2$ - en  $H_2O$ -moleculen. Het waterdampgehalte in de buitenlucht is variabel en gebonden aan een temperatuursafhankelijk maximum dat gegeven is door de zogenaamde verzadigde waterdampspanningscurve (afb. 19-13). De relatieve luchtvochtigheid is de verhouding tussen het werkelijke waterdampgehalte en het maximumgehalte. De lucht in de substomataire holte is verzadigd met waterdamp. Zulke vochtverzadigde lucht bestaat bij gangbare temperaturen voor de plantengroei tussen 10 en 30°C voor ruwweg 1 tot 4% uit waterdamp. Dit blijkt uit

afbeelding 19-13: een partiële waterdampdruk van 12 tot 43 hPa, betrokken op een totale luchtdruk van ongeveer 1000 hPa (= 1000 mbar), komt overeen met een molair aandeel van waterdamp in het mengsel van 12 tot 43 op de 1000, oftewel ruwweg 1 tot 4%. Op grond van deze gegevens is te begrijpen dat de transpiratie/assimilatie-verhouding van gewassen in de grootte van 100 g (water)  $g^{-1}$  ( $CO_2$ ) ligt. We moeten daarvoor de drijvende krachten en weerstanden voor de  $CO_2$ - en  $H_2O$ -diffusie met elkaar vergelijken. Bij een temperatuur van 20°C en een relatieve luchtvochtigheid van 50% is de interne waterdampconcentratie ongeveer 2% en de externe 1%. Het verschil, 1%, kan worden beschouwd als de drijvende kracht voor de verdamping, omdat dit volumepercentage evenredig is met de molaire concentratie. Voor de  $CO_2$ -diffusie is de drijvende kracht het verschil tussen een externe  $CO_2$ -concentratie in de orde grootte van 0,035% (=350 ppm) en een interne concentratie die ongeveer 70% of minder hiervan bedraagt: 0,025%. Deze drijvende kracht, 0,01%, is een factor 100 kleiner dan die voor de verdamping. Hier komt dan nog het verschil in diffusiesnelheid van een factor 1,6 boven-

op. We kunnen op grond van deze analyse verwachten dat voor de vastlegging van één mol  $\text{CO}_2$  (44 g) door middel van de bruto fotosynthese minimaal 160 mol water nodig zal zijn ( $160 \times 18 = 2880$  g), resulterend in een transpiratiecoëfficiënt van  $2880/44 = 65$  g ( $\text{H}_2\text{O}$ )  $\text{g}^{-1}$  ( $\text{CO}_2$ ). Dit is slechts een indicatief getal omdat in werkelijkheid er meer verdamping per eenheid van  $\text{CO}_2$ -vastlegging plaatsvindt naarmate de lucht droger is, terwijl ook het lichtniveau en de windsnelheid van grote invloed zijn. Een hoge windsnelheid maakt de lucht om de bladeren turbulent. Daardoor wordt de grenslaagweerstand kleiner en worden de  $\text{CO}_2$ - en  $\text{H}_2\text{O}$ -diffusie vergemakkelijkt. Het effect van verminderde grenslaagweerstand op de transpiratie is groter dan op de fotosynthese, omdat de grenslaagweerstand ten aanzien van de transpiratie een groter deel uitmaakt van de som van alle weerstanden. Anderzijds kan wind koelend werken op de bladeren en daarmee transpiratie verminderen. Bij toenemend stralingsniveau bereikt de fotosynthese een verzadigingsniveau, terwijl de transpiratie blijft stijgen met de energietoevoer. Daardoor neemt bij hoge lichtintensiteiten de verhouding tussen verdamping en fotosynthese toe. Het water wordt minder efficiënt benut.

De efficiëntie van watergebruik onder veldomstandigheden kan worden afgeleid uit een vergelijking van groeisnelheid en waterverlies. De potentiële gewastranspiratie, dat is het waterverlies onder omstandigheden waar de opname van water door de wortels optimaal is en waar de gewastranspiratie nagenoeg hetzelfde is als de verdamping vanaf een wateroppervlak, bedraagt ongeveer  $4 \text{ mm d}^{-1}$ . Deze hoeveelheid bedraagt in andere dimensies  $4 \text{ kg (water) m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  of  $40000 \text{ kg ha}^{-1} \text{ d}^{-1}$ . De transpiratiecoëfficiënt, dat is de verhouding tussen deze verdamping en een karakteristieke droge-stofproductie van  $200 \text{ kg ha}^{-1} \text{ d}^{-1}$ , komt daarmee op zo'n  $200 \text{ g (H}_2\text{O) g}^{-1}$  (droge stof).

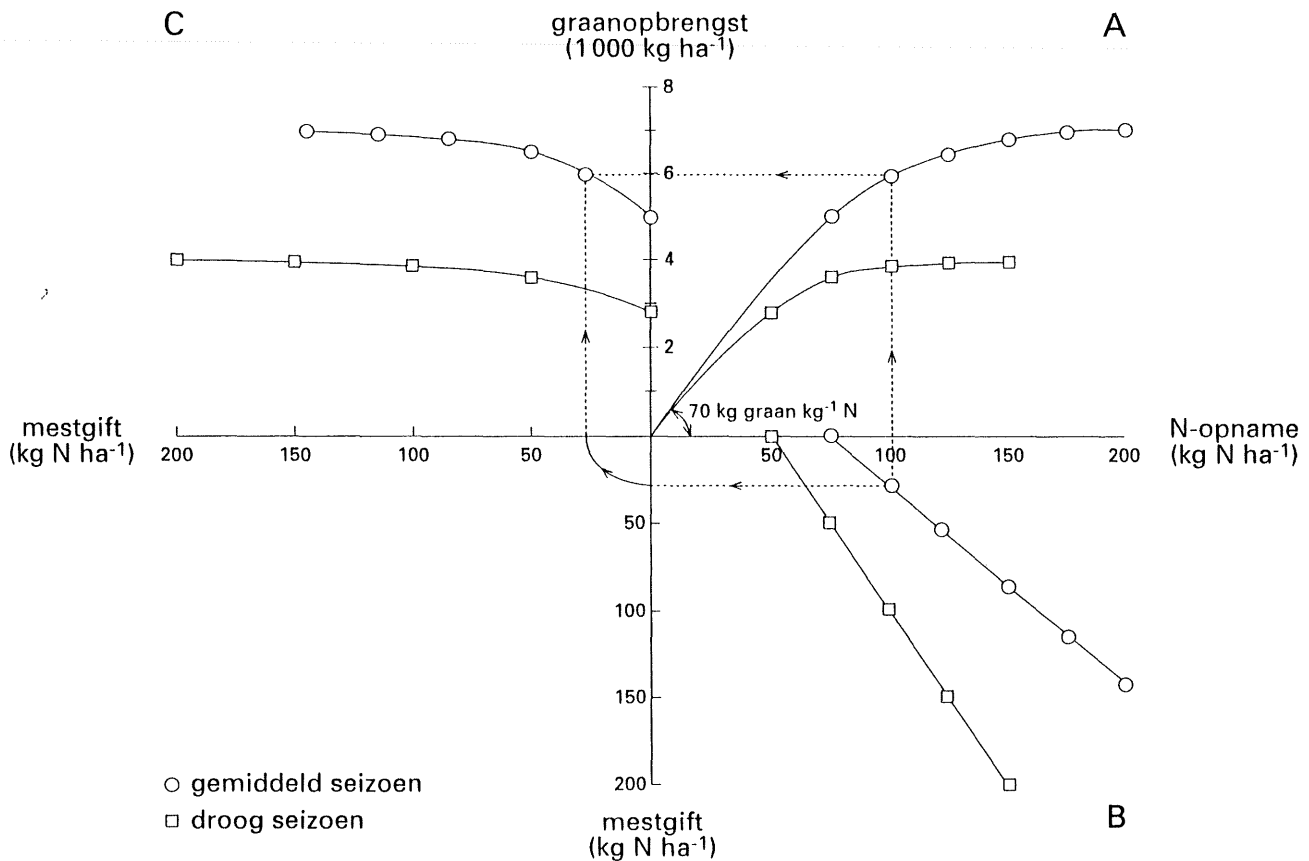
De watervoorziening van gewassen is sterk afhankelijk van het vochtbergende vermogen van de bodem en de bewortelingsdiepte. In Nederland is in de winter de hoeveelheid neerslag groter dan de verdampingsvraag, terwijl dit in de zomer andersom is. Op gronden die weinig neerslag uit de winter hebben geborgen wordt dientengevolge de groei duur bekort tot die periode waarin het gewas gemakkelijk het water uit het profiel kan opnemen teneinde aan de vraag te voldoen. Bij tekortschiende watervoorziening sluiten de huidmondjes en wordt de fotosynthese ongeveer evenredig met de verdamping verminderd.

### 19-3-2-2 Stikstofbehoefte, voorziening en gebruik

Het stikstof-atoom (N) is een essentieel onderdeel van aminozuren en eiwitten, en maakt er op gewichtsbasis een fractie  $1/6,25$  van uit. Eiwitten op hun beurt zijn onmisbaar voor de fotosynthese en andere vitale processen. Bladeren van  $\text{C}_3$ -planten bevatten bij goede stikstofvoorziening ongeveer 25% eiwit. Meer dan de helft hiervan is RUBISCO. Een goede N-voorziening is nodig om het potentiële produktieniveau te halen. Hoeveel precies kan worden bepaald in bemestingsexperimenten.

Een groot probleem bij het gebruik van experimenteel bepaalde nutriënten-responscurven is, dat bij herhaling van de proef op een andere plaats of in een ander jaar, zelden hetzelfde verband gevonden wordt. Om inzicht te krijgen in de achterliggende processen is het nuttig onderscheid te maken tussen de *opname* van nutriënten als functie van de *gift* en de *produktie* van biomassa als functie van de *opname*. Men kan deze componenten-analyse samenhangend en overzichtelijk presenteren in een figuur met drie kwadranten (afb. 19-14). Kwadrant A geeft de productie als functie van de opname terwijl kwadrant B de opname als functie van de gift geeft. Kwadrant C geeft de productie *direct* als functie van de gift, zonder tussenkomst van de opname.

De relatie tussen opbrengst en opname in kwadrant A gaat door de oorsprong; zonder opname is er geen opbrengst. Bij lage opnamen is er een lineair verband tussen productie en opname: iedere additionele eenheid opgenomen stikstof leidt tot eenzelfde opbrengstverhoging. De concentratie van stikstof in het weefsel blijft daarbij op een constante minimumwaarde. Bij verder toenemende opname gaat de productie naderen naar een maximumwaarde. De opbrengst is dan niet meer (uitsluitend) door stikstof gelimiteerd. Daarbij neemt het stikstofgehalte van de droge stof toe. De beginhelling van de curven in kwadrant A is een gewaseigenschap die bijna niet door de proefomstandigheden wordt beïnvloed. Voor granen bedraagt de helling  $70 \text{ kg (korrel drooggewicht) kg}^{-1}$  (N opgenomen), corresponderend met een eiwitgehalte in de korrels van  $6,25/70 \approx 9\%$ . Karakteristieke waarden voor de N-benuttingsefficiëntie van andere gewassen zijn  $100 \text{ kg (droge stof) kg}^{-1}$  (N-opgenomen) voor aardappelknollen en  $80 \text{ kg (droge stof) kg}^{-1}$  (N-opgenomen) voor suikerbieten. Wanneer de totale biomassaproduktie in beschouwing wordt genomen blijken voor verschillende gewassen waarvan relatief eiwitarme opslagorganen worden geoogst, zoals aardappels en suikerbieten, de stikstofbehoefte weinig te variëren:  $1 \text{ kg (N-opgenomen) per } 125 \text{ tot } 150 \text{ kg droge-stofproductie}$ . Voor eiwitrijke bladgewassen als gras en sla liggen de produkties in de orde groot-



Afbeelding 19-14

Driekwadrantenfiguur voor analyse van een stikstofbestedingsexperiment. (Naar: Vakgroep TPE, 1992, *Principles of theoretical production ecology*; Colledictaat Landbouwniversiteit Wageningen.)

te van 25 tot 50 kg droge stof per kg opgenomen N, corresponderend met eiwitgehalten van 12 tot 24% op drooggewichtsbasis.

Er is een rechtlijnig verband tussen N-gift en N-opname in kwadrant B van afb. 19-14. Dit is voor het merendeel van dergelijke proeven het geval. De lijnen worden beschreven met twee parameters, het intercept en de helling. Het intercept kwantificeert de N-opname uit andere bronnen dan bemesting. Hiervoor zijn de volgende processen verantwoordelijk:

- Mineralisatie, de vorming van anorganische stikstofverbindingen door microbiële afbraak van organische stof in de bodem;
- N<sub>2</sub>-fixatie door vrij levende of symbiotische bacteriën;
- Atmosferische depositie, momenteel in Nederland ongeveer 50 kg N ha<sup>-1</sup> jr<sup>-1</sup>, mede als gevolg van de NH<sub>3</sub>-luchtverontreiniging. Onder omstandigheden waarin die niet voorkomt, bedraagt de depositie ongeveer 15 kg N ha<sup>-1</sup> jr<sup>-1</sup>.

De helling, vaak aangeduid als uitbatingsfractie of 'recovery', duidt aan welke fractie van toegediende meststof in het oogstbaar produkt terecht komt. De recovery van gegeven stikstof varieert sterk en wordt beïnvloed door het tijdstip van toe-

diening, de chemische eigenschappen van de N-meststof (ammonium of nitraat) en de lokale omstandigheden zoals temperatuur, bodemeigenschappen en regenval. Onder slechte omstandigheden zijn recovery-waarden tussen 0,15 en 0,3 niet ongevoelbaar. Onder optimale omstandigheden worden waarden van 0,9 gehaald. Gebruikelijk in de Nederlandse akkerbouw is een waarde van 0,7. De fractie niet-uitgebate stikstof komt voor rekening van de volgende factoren:

- Vastlegging in niet geoogste biomassa zoals wortels en stengels. Deze fractie kan later weer gemineraliseerd worden;
- Immobilisatie, dat is vastlegging in bacteriële biomassa. Deze stikstof kan op kortere of langere termijn weer gemineraliseerd worden;
- Afspoeling met regen- of irrigatiewater en uitspoeling beneden de doorwortelde zone. Deze processen geven aanleiding tot vervuiling van oppervlakte- en grondwater;
- Denitrificatie. Bepaalde bacteriën zetten onder anaërobe condities nitraat om in de gassen N<sub>2</sub> of N<sub>2</sub>O;
- Vervluchtiging van ammoniak, NH<sub>3</sub>, uit ammonium meststoffen of dierlijke mest.

Een soortgelijke opsomming van verliesposten

kan worden gegeven voor andere plantevoedingsstoffen zoals fosfaat, kalium en de verschillende micro-elementen.

Fosfaat is onderdeel van een aantal essentiële verbindingen voor de plant, zoals ATP en NADPH. De behoefte aan fosfor is ongeveer een tiende deel van de beschikbare N-hoeveelheid. Voor fosfor zijn de benuttingsefficiënties ongeveer 1250 tot 1500 kg droge stof per kg opgenomen fosfor, het tienvoudige van de benuttingsefficiëntie voor stikstof. Een beschouwing over de andere plantevoedingsstoffen blijft hier achterwege. We volstaan hier met de constatering dat onder optimale groeiomstandigheden de verhouding van voedingselementen in planten binnen nauwe grenzen varieert en dat de bemesting hierop dient te worden afgestemd. Afhankelijk van de produktiesituatie moet een bepaald produktieniveau worden nagestreefd om optimale benuttingsefficiënties van de verschillende inputs te bereiken.

#### 19-3-3 GROEI-KORTENDE FACTOREN: ZIEKTEN, PLAGEN EN ONKRUIDEN

Ziekten, plagen, onkruiden, lucht-, water- en bodemverontreinigingen en extreme weerscondities zijn aan te merken als kortende factoren voor de gewasgroei. Met name ten aanzien van ziekten, plagen en onkruiden is er de laatste tijd een schat aan informatie verzameld over de wijze waarop opbrengstreductie tot stand komt door wisselwerkingen met de in de voorgaande paragrafen beschreven gewas-oecologische processen. Deze wisselwerkingen zullen hier gekenschetst worden.

##### 19-3-3-1 *Populatiodynamische aspecten*

De moeilijke voorspelbaarheid van de populatiodynamica van ziekten, plagen en onkruiden is in veel van de huidige managementsystemen de aanleiding om op 'zeker' te spelen door het uitvoeren van preventieve chemische bestrijdingen. Zulk ingrijpen is ongewenst omdat onnodig toxische stoffen in het milieu en het voedsel komen terwijl in veel gevallen het vermogen van produktiesystemen tot zelfregulering van ziekten en plagen door middel van natuurlijke antagonisten wordt onderdrukt of beperkt. Men kan daardoor gemakkelijk in een vicieuze cirkel van steeds grotere afhankelijkheid van chemische bestrijdingsmiddelen raken. Het is beter om periodiek bemonsteringen uit te voeren om de dichtheid van beschadigers vast te stellen en telkens af te wegen of, en zo ja, welke maatregelen nodig zijn ter voorkoming of beperking van schade. Inzicht in de dynamica van ziekten en plagen biedt de mogelijkheid om te voorspellen wat toekomstige

aantastingsniveaus zullen zijn. In deze modelvoorspellingen kan men de aanwezigheid en verwachte effecten van natuurlijke vijanden op de schadeverwekkers meenemen. Kennis van de interactie met het gewas is noodzakelijk om de verwachte schade te berekenen, want dit is de uiteindelijke toetssteen of een ingreep vanuit economisch oogpunt gewenst is. Bij de huidige stand van kennis van de dynamica van ziekten en plagen in interactie met de abiotische omgeving, waardplant en natuurlijke vijanden zijn deze voorspellingen omgeven door wijde onzekerheidsintervallen. Bovendien bemoeilijkt de wisselvalligheid van het weer in het Nederlandse zeeklimaat voorspellingen op lange termijn.

##### 19-3-3-2 *Mechanismen van interactie met de gewasgroei*

Inzicht in de mechanismen die ten grondslag liggen aan de opbrengstderving maakt het mogelijk voor verschillende condities ten aanzien van produktieniveau en het tijdstip en de mate van aantasting kwantitatieve schattingen te maken van de mate waarin schade wordt toegebracht. In het voorgaande is duidelijk geworden dat aan de groei van planten vier onderling sterk verweven basissystemen ten grondslag liggen:

- 1 koolstof- en energiehuishouding;
- 2 waterhuishouding;
- 3 nutriëntenhuishouding;
- 4 groei en morfogenese.

Factoren die de gewasgroei belemmeren, zoals ziekten, plagen en onkruiden, kunnen op elk van deze systemen aangrijpen. Vooral de effecten op de koolstof- en waterhuishouding zijn behoorlijk onderzocht. Naar de aard van de interactie met de gewasgroei kunnen we een 'typologie' van beschadigingsmechanismen opstellen:

1 *Competitie*. Onkruiden wedijveren met gewassen om licht, nutriënten en water. Inzicht in de mate van toegebrachte schade, afhankelijk van omstandigheden, kan worden verkregen door met behulp van een simulatiemodel de groei van gewas en onkruid onder invloed van de interactie na te bootsen.

2 *Vermindering van fotosynthese-snelheid*. Vele bladpathogenen en virussen verminderen het vermogen van de plant tot fotosynthese. Dit geldt ook voor de minutieuze zuigbeschadigingen die veroorzaakt worden door fytofage mijten. De mate van vermindering is voor sommige bladpathogenen, bijvoorbeeld *Septoria tritici* en *Rhynchosporium secalis* op granen, gelijk aan de fractie met lesies bedekt bladoppervlak. Voor vergelingsziekte in suikerbieten, een virusaandoening, is fractionele vermindering van gewasfotosynthese nagenoeg gelijk aan de fractie invallend licht die wordt onderschept door

vergeelde bladeren. Voor andere pathogenen, bijvoorbeeld meeldauw in granen, is het effect op de fotosynthese veel groter dan de fractie met lesies bedekt bladoppervlak. Wellicht zijn hier hormonale effecten op de huidmondjesregulatie in het geding. Daarvoor is een aanwijzing dat de lichtbenuttings-efficiëntie van de bladfotosynthese 1:1 proportioneel met de fractie bedekking is verminderd, terwijl voor de terugloop van de maximale fotosynthesesnelheid een verhouding 6:1 van toepassing is. De maximale fotosynthesesnelheid is immers, in tegenstelling tot de lichtbenuttingsefficiëntie bij lage lichtniveaus, sterk afhankelijk van de CO<sub>2</sub>-voorziening en daardoor van de huidmondjesopening.

3 *Effecten op de ademhaling.* Voor vele microscopische pathogenen, die zich vermenigvuldigen in de bladeren, is een verhoging van de ademhaling beschreven. Het is vaak niet duidelijk of deze verhoogde ademhaling te wijten is aan processen die te maken hebben met de vermeerdering en levensverrichtingen van het pathogeen of met de afweerreactie van de plant. Waarschijnlijk zijn beide processen van belang.

4 *Doding.* Sommige pathogenen doden de waardplant, bijvoorbeeld wortelschimmels gedurende de zaailingfase. Zulke ziekten kunnen een fors effect op de produktie hebben als het gewas niet in staat is de rijen te sluiten en met een verminderd plantaantal volledige lichtinterceptie te behalen. Doding kan ook in latere groeifasen optreden en noodzaakt dan tot herinplant. Diverse pathogenen van fruitbomen, zoals loodglansschimmel, citrus tristeza virus en een groot aantal bodemgebonden ziekten, geven aanleiding tot dit type schade.

5 *Doding van weefsel en onderschepping van licht.* De meeste bladpathogenen en sommige virussen veroorzaken zieke plekken, zogenaamde lokale lesies, op de aangetaste bladeren. Deze plekken sterven uiteindelijk af. Het effect gaat de afname van droge stof te boven omdat de dode plekken licht blijven onderscheppen en daardoor de levende weefsels competitie aandoen om licht.

6 *Consumptie.* Vele beschadigers eten planteorganen op, met name de bladeren. De mate van schade hangt af van mogelijkheden voor compensatie. Bij een hoge bladoppervlakte-index wordt de gewasfotosynthese nauwelijks verminderd en is bladvraat weinig schadelijk. Bladvraat in de exponentiële groeifase kan zeer schadelijk zijn, omdat de resulterende vermindering van de relatieve groeisnelheid leidt tot uitstel van het moment van volledige lichtinterceptie, zodat de potentiële groeisnelheid gedurende een kortere periode gerealiseerd wordt. Wegeten van opslagorganen is erg schadelijk als de plant geen alternatieven heeft voor de vorming van consumeerbaar produkt. De concurrentiepositie van

een plant, bijvoorbeeld ten opzichte van onkruiden, kan door bladvraat doorslaggevend verslechterd worden.

7 *Wegzuigen van assimilaten.* Bladluizen zuigen floëmsap en verminderen daarmee de beschikbare hoeveelheid assimilaten, terwijl ook de nutriëntenbalans verstoord kan worden door het wegzuigen van aminozuren. Gedurende de exponentiële groeifase kunnen zuigende insecten de gewassluiting aanmerkelijk vertragen en dientengevolge de opbrengst aanzienlijk korten. In de lineaire groeifase wordt de dagelijkse groeisnelheid verminderd. Dit is voor een belangrijk deel te wijten aan de suikeropname door de bladluizen. De schade door suikeropname met het floëmsap kan worden berekend met het koolstofbalansmodel door toevoeging van een extra drain op de assimilatenvoorraad. Omdat een groot deel van de opgenomen suikers vaak weer wordt uitgescheiden in de vorm van honingdauw, kan de suikerconsumptie de energiebehoefte van de bladluispopulatie ver overtreffen. Honingdauw kan huidmondjes afplakken, de fysiologische veroudering van bladeren bevorderen en de pathogeniteit van saprofytische of pathogene schimmels bevorderen. Al deze effecten van honingdauw resulteren in een verminderde fotosynthesesnelheid van de met honingdauw bevuilde bladeren.

8 *Belemmering van de wateropname.* Wortelpathogenen zoals *Verticillium dahliae* en ook nematoden kunnen de gewasgroei korten via vermindering van de hoeveelheid water die de plant beschikbaar heeft voor transpiratie. Gevolg is sluiting van huidmondjes en dientengevolge vermindering van de fotosynthese.

9 *Induceren van hormonale effecten op de huidmondjesregulatie.* Er zijn aanwijzingen dat cysteaaltjes het huidmondjesgedrag van aangetaste planten veranderen vóórdat het vermogen tot wateropname ten gevolge van wortelaantasting substantieel is verminderd. Stimulering van de afgifte van abcisinezuur door de wortels zou hiervoor een verklaring geven.

10 *Misvormingen.* Stekende, zuigende insecten veroorzaken dikwijls misvormingen. Soms spelen hierbij hormonaal werkende verbindingen in het speeksel een rol. Mycoplasma's veroorzaken weefselwoekeringen, zogenaamde 'heksenbezems'. Misvormde planteorganen kunnen een directe schadepost zijn als het de geoogste delen betreft, maar het kan ook indirect tot schade leiden als door bijvoorbeeld bladkrul de lichtinterceptie wordt vermindert.

Bovenstaande lijst is niet uitputtend. Het inzicht in de wijze waarop schade door ziekten en plagen tot stand komt is groeiende.

### 19-3-4 PLANTAARDIGE WERELDVOEDSELPRODUKTIE

In deze eeuw zijn structurele voedseltekorten mondiaal goeddeels geëlimineerd. De wereldvoedselproductie is ruim voldoende om alle monden te vullen. De lokaal soms grote tekorten of deficiënties zijn vooral te wijten aan oorlogen, ongelijke verdeling en natuurrampen. De produktiestijging in de wereld is voornamelijk het gevolg van de stijging van de produktiviteit per eenheid van oppervlakte. Bij de met moderne technische middelen haalbare produktieniveaus is het mogelijk een wereldbevolking te voeden die een veelvoud is van de huidige 5,4 miljard. Dit kan met een aantal ruwe berekeningen worden aangetoond.

De energie-behoefte van een mens ligt in de orde van grootte van 3,5 GJ per jaar. We kunnen ons afvragen welke oppervlakte aan landbouwgrond voldoende is om die energie te leveren. Dit blijkt in Nederland ongeveer 200 m<sup>2</sup> te zijn. Dit komt door het hoge produktieniveau. In ons land worden in de akkerbouw onder nagenoeg optimale omstandigheden drogestof-opbrengsten gehaald van ongeveer 10000 kg ha<sup>-1</sup> voor tarwe en 20000 kg voor aardappelen. Uitgaande van een verbrandingswaarde voor de mens van deze voedingsmiddelen van ongeveer 14 MJ kg<sup>-1</sup> (droge stof) is de voedingswaarde van deze opbrengsten ongeveer 200000 MJ per ha. Deling van deze hectare-opbrengst van 200 GJ door de energiebehoefte van 3,5 GJ per persoon toont aan, dat per ha meer dan 50 mensen gevoed kunnen worden. Deze moeten dan wel genoeg nemen met een veevoer-achtig plantaardig dieet. In tropische gebieden, waar gewassen het gehele jaar door kunnen groeien, kunnen per hectare per jaar produkties van 30000 kg voor mensen consumeerbare droge stof gehaald worden. Dit is het geval voor het C4-gewas suikerriet en het C3-gewas rijst. Dit vereist wel optimale groeiomstandigheden voor de gewassen. Met deze produktieniveaus kunnen per ha 100 mensen gevoed worden. Deze simpele rekensommen laten zien dat de huidige wereldbevolking van 5,4 miljard mensen gevoed kan worden met een landbouwareaal van  $5,4 \cdot 10^9 / 50 \approx 10^8$  ha. Dat is minder dan het huidige landbouwareaal van de Europese Gemeenschap, dat 127 miljoen ha bedraagt. De momenteel gevoelde schaarste van de ruimte op aarde heeft meer te maken met de wensen die er zijn ten aanzien van het voedselpakket en het gebruik van de ruimte en met de milieu-effecten van het menselijk handelen, dan met gegronde zorg over de wereldvoedselvoorziening. In feite is er technisch gesproken geen groot probleem. Wel wordt de wereldvoedselzekerheid in de waagschaal gesteld door grootschalige degradatie van landbouwgron-

den. In de wereld verdwijnen jaarlijks  $3 \cdot 10^6$  ha landbouwgrond als gevolg van uitputting en erosie. Het betreft hier voornamelijk landbouwkundig marginale gronden welke na korte tijd te zijn gebruikt en uitgeboerd, worden verlaten. Benutting van de technische potentiëlen op goede gronden, zodat marginale gronden voor niet-landbouwkundige doelen kunnen worden gebruikt, vergt evenwel duidelijke politieke keuzen. De problematiek van het maken van deze keuzen ten aanzien van landgebruik wordt behandeld in paragraaf 19-6.

### 19-4 Dierlijke produktie

Dierlijke produktie wordt ook vaak aangeduid met de term *secundaire produktie*, ter onderscheiding van de primaire produktie, waarmee de voortbrenging van droge stof door planten wordt bedoeld. Dierlijke produkten zijn onder andere vlees, melk, eieren en wol. Ook arbeid door last- en trekdieren is in sommige delen van de wereld een belangrijke component van dierlijke produktie. Dierlijke produktie is ook mogelijk op plaatsen die weinig geschikt zijn voor plantaardige produktie, bijvoorbeeld op steile hellingen. Op plaatsen waar de primaire produktie vergroot zou kunnen worden door verbetering van de waterhuishouding of de bodemvruchtbaarheid, kan het toch economischer zijn deze maatregelen achterwege te laten en de actuele plantaardige produktie te benutten als veevoeder, dat weliswaar van lage kwaliteit is, maar met geringe kosten verkregen kan worden. Zulke extensieve dierlijke produktie speelt in grote delen van de wereld een belangrijke rol in de voedselvoorziening. In het rijke westen voorziet de dierlijke produktie in de vraag naar een 'luke' voedselpakket met veel dierlijk vet en eiwit. Meer dan bij plantaardige produktie spelen bij het ontwikkelen van dierlijke produktiesystemen ethische overwegingen een rol. Hierop en op de vraag of een voedselpakket met veel dierlijke produkten gezond is, gaan we niet in. We concentreren ons op de produktietechnische aspecten en op de neveneffecten van dierlijke produktie voor het milieu.

#### 19-4-1 DIERLIJKE WERELDVOEDSELPRODUKTIE

De dierlijke produktie betreft een betrekkelijk gering aantal soorten. Tabel 19-1 geeft een samenvatting van de mondiale produktiecijfers, uitgesplitst naar diersoort en continent. Azië herbergt de grootste aantallen vee, en realiseert de hoogste produkties, maar heeft ook veruit het grootste inwonertal. Per inwoner worden in Europa en Noord-Amerika

de hoogste produkties gehaald. In 1986 droeg de zee- en zoetwatervisserij op natuurlijke bestanden voor 75 miljard kg bij aan de wereldvoedselvoorziening.

19-4-2 FACTOREN DIE DE DIERLIJKE PRODUKTIE BEPALEN

De dierlijke produktie wordt bepaald door soorteigenschappen ten aanzien van voedselopname, -vertering en -omzetting, door de hoeveelheid en kwaliteit van het gegeven voer en door de aard van het produktiesysteem ten aanzien van de voederproduktie en de populatiedynamica van de soort binnen dat produktiesysteem.

Diersoorten verschillen onderling aanzienlijk in eisen ten aanzien van het voedsel en de efficiëntie van de omzetting van voedsel in nuttige produkten. Voor visteelt ligt de efficiëntie van de omzetting van voedsel in versgewicht bij goede produktie-omstandigheden in de orde van grootte van 1,0 kg (verse biomassa) kg<sup>-1</sup> (verteerbare droge stof), terwijl voor pluimvee en varkens omzettingsefficiënties respectievelijk 0,5 en 0,3 karakteristiek zijn. Ten aanzien van voedselkwaliteit zijn hoogproductieve runderrassen als het Friese zwartbont-ras veel-eisender dan bijvoorbeeld geiten. Soorteigenschappen in de dierlijke produktie zijn vergelijkbaar met de produktie-definiërende factoren in de plantaardige produktie: ze geven de produktieplafonds aan die onder optimale omstandigheden gerealiseerd kunnen worden.

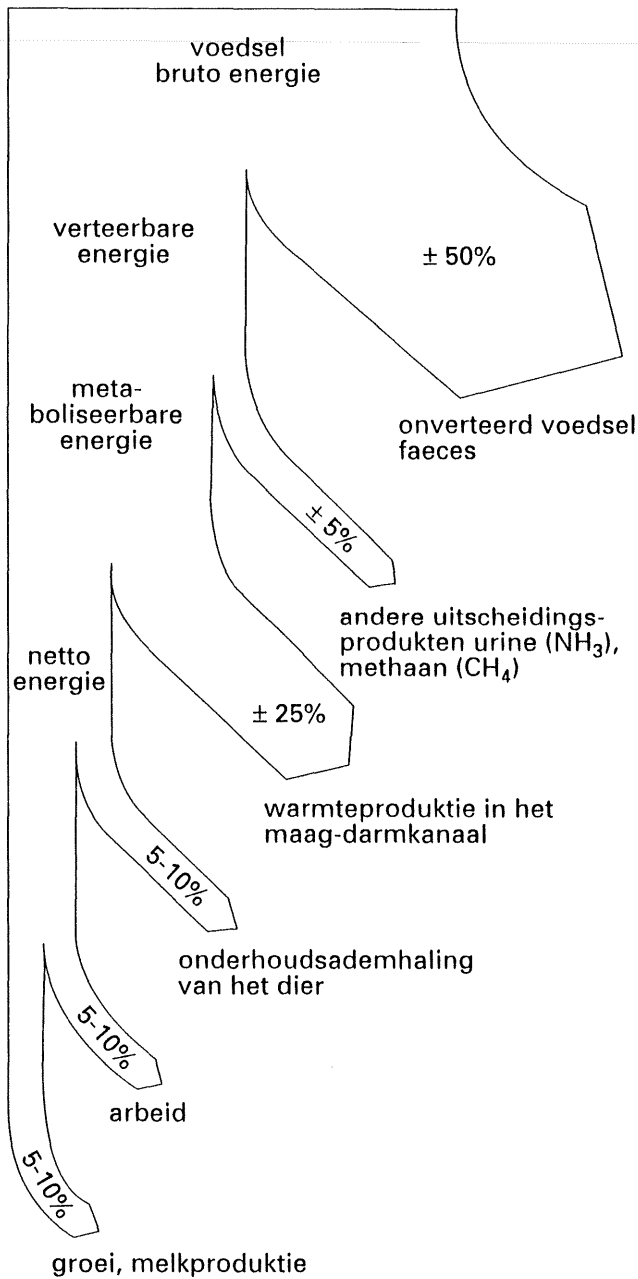
De hoeveelheid en de kwaliteit van het voer zijn de limiterende factoren. De hoeveelheid voer wordt gemeten in droge stof of energie, terwijl de kwaliteit vooral tot uiting komt in het eiwit- of N-gehalte en de verhouding tussen verteerbare en niet-verteerbare plantedelen. Het eiwitgehalte is daarbij ongeveer 6,25 maal het N-gehalte. Goede weiden worden gekenmerkt door een hoog eiwitgehalte en een goede verteerbaarheid van het voortgebrachte plantaardig materiaal. Produktieniveau en voedselconversie kunnen aanmerkelijk variëren met de technologie die wordt gebruikt en het plantenvoedingsniveau. Bij intensieve bedrijfssystemen, dat wil zeggen systemen die onder gebruikmaking van moderne technologie en hoge inputs een hoge produktie realiseren, is de efficiëntie van alle produktiefactoren doorgaans het hoogst en zijn de neven-effecten voor het milieu per eenheid produkt het geringst. Deze constatering laat onverlet dat zo'n intensieve veeteelt door de concentratie per eenheid areaal een concentratie van negatieve neveneffecten met zich meebrengt.

Populatiedynamische factoren zijn bij dierlijke produktie aanzienlijk belangrijker dan bij de plant-

Tabel 19-1  
Dierlijke produktie in de wereld in 1989 (terrestrisch) en 1986 (visteelt).

	Runderen (incl. bizon)		Schapen en geiten		Varkens		Pluimvee		Visteelt	
	Aantal (miljoen)	Vlees- produktie (miljard kg)	Aantal (miljoen)	Vlees- produktie (miljard kg)	Aantal (miljoen)	Melk- produktie (miljard kg)	Aantal (miljoen)	Vlees- produktie (miljard kg)	Aantal (miljoen)	Vlees- produktie (miljard kg)
Afrika	180	4	15	3,6	10	0	0,9	2	0,1	0,1
Australië	30	2	14	0	5	0	0,1	1	-	-
Azië	640	14	195	7,7	500	33	5,4	12	4,1	4,1
Europa	120	11	173	5,5	190	22	1,3	8	-	-
N-Amerika	160	14	86	0,3	90	9	2,0	12	1,1	1,1
Z-Amerika	260	7	30	0,2	60	2	0,9	4	0,2	0,2
Wereld	1390	52	513	17,3	850	66	10,6	39	5,5	5,5

Naar: Ivens e.a., 1992, *World food production Textbook 2: Biophysical factors in agricultural production*; Open Universiteit, Heerlen.



Afbeelding 19-15  
Energiebudget bij dierlijke productie.

aardige productie. Bij veel gewassen kan de vermeerdering van zaai- of pootgoed op een relatief klein areaal plaatsvinden. Bij dierlijke productiesystemen is de investering in de voortbrenging van nieuwe generaties groter. Bijvoorbeeld, in de melkveehouderij is op individu-niveau de energetische efficiëntie van de omzetting van voer in melk  $0,20 \text{ J (energie in melk) J}^{-1} \text{ (energie in voer)}$ . Wordt de voederopname die nodig is voor de opkweek van jonge koeien, die te zijner tijd de productie kunnen overnemen, in de efficiëntieberekening opgenomen, dan daalt de waarde tot  $0,14 \text{ J (energie in melk) J}^{-1} \text{ (energie in voer)}$ . Ten aanzien van de vleesproductie door runderen zijn de efficiëntiecijfers op individu- en populatie-niveau respectieve-

lijk  $0,06$  en  $0,03 \text{ J (energie in vlees) J}^{-1} \text{ (energie in voer)}$ . Dierlijke producties per ha hangen af van de veedichtheden. Deze dichtheden zijn wereldwijd in de orde van grootte van  $0,5$  rund of  $2,5$  geiten of schapen per ha.

#### 19-4-3 VOEDSEL, VERTERING EN PRODUKTIE-EFFICIËNTIE

Er zijn duidelijke parallellen tussen dierlijke en plantaardige productie. Bij beide zien we dat er een input-term is, namelijk fotosynthese bij planten en voeding bij dieren, een verliesterm, respiratie, en de vastlegging in nieuw levend weefsel, groei. We zullen deze parallellen wat verder uitwerken en ook ingaan op wezenlijke verschillen. Alle dieren hebben de basisingrediënten van het voedsel, water, eiwitten, energie en mineralen, nodig. Ongeveer 50% van de energie in het opgenomen voedsel blijkt door dieren verteerd te kunnen worden (afb. 19-15). De andere helft verlaat het spijsverteringskanaal als faeces. De fractie verteerbare droge stof is sterk afhankelijk van de samenstelling van het voedsel en de bouw van het spijsverteringskanaal. Runderen, schapen en geiten zijn herkauwers en hebben een groot gecompartmentaliseerd spijsverteringskanaal waarin het voedsel langdurig verblijft, zodat bacteriën de gelegenheid hebben om voor het dier onverteerbare polysacchariden, zoals cellulose, af te breken tot opneembare mono- en oligosacchariden. Mensen, varkens en paarden hebben een eenvoudiger spijsverteringskanaal en hebben beter verteerbaar voedsel nodig. Van de verteerbare energie (die dus niet als faeces het lichaam verlaat) gaat een klein gedeelte alsnog verloren als methaan in darmgassen of als ureum in urine. Van het restant, ongeveer 50% van de oorspronkelijke energie in het voedsel, gaat de helft verloren bij metabolische processen in de darm, onder andere door microbiële activiteit. De hierbij vrijkomende warmte draagt bij tot de instandhouding van de lichaamstemperatuur. Het resterende kwart van de opgenomen energie wordt in de bloedbaan opgenomen en wordt verdeeld over onderhoud, arbeid en groei of andere productieprocessen zoals lactatie (melkgift).

De energiebehoefte van het onderhoud is bij dieren grofweg evenredig met het gewicht tot de macht  $3/4$ , dat is minder dan recht evenredig. Dit lijkt in tegenspraak met de rechte relatie tussen orgaangewicht en onderhoudsrespiratie zoals voor gewassen werd beschreven, maar dat is het niet. Bij planten werd namelijk de onderhoudsbehoefte per orgaan berekend. Over het algemeen neemt in de loop van de groei het aandeel van de onderhoudsintensieve productie-organen zoals bladeren af ten gunste van opslagorganen, die goedkoop in onder-



houd zijn. Betrokken op de hele plant is dus ook bij planten het onderhoud minder dan recht evenredig met de biomassa. Het lichaamsgewicht tot de macht  $3/4$  wordt het metabolisch gewicht van een dier genoemd. De onderhoudsbehoefte van dieren bedraagt ongeveer  $0,63 \text{ MJ (netto energie) kg}^{-3/4}$  (metabolisch gewicht), wat ongeveer overeenkomt met  $36 \text{ g (verteerbare droge stof) kg}^{-3/4}$  (metabolisch gewicht).

De voor arbeid benodigde energie is afhankelijk van de activiteit van het organisme. Schapen en runderen verbruiken bijvoorbeeld  $2 \text{ à } 3 \text{ J kg}^{-1}$  (lichaamsgewicht)  $\text{m}^{-1}$  (afgelegde weg) op vlak terrein en ongeveer  $30 \text{ J kg}^{-1}$  (lichaamsgewicht)  $\text{m}^{-1}$  (stijging) bij klimmen in heuvelachtig terrein. De netto energie die na verdiscontering van onderhoud en arbeid nog over is, wordt benut voor groei en produktie. Voor toename van lichaamsgewicht is ongeveer  $15 \text{ MJ kg}^{-1}$  nodig, terwijl voor melkproduktie ongeveer  $5 \text{ MJ kg}^{-1}$  nodig is. Doordat de produktie gerealiseerd wordt met het verschil tussen de netto energie en de som van onderhoud en arbeid, neemt de energetische efficiëntie in termen van produktie per eenheid netto energie toe bij hogere voedselopnamen. In de Nederlandse melkveehouderij wordt dit principe in de praktijk gebracht door ernaar te streven het melkquotum, de per bedrijf maximaal toegestane produktie, te bereiken met zo min mogelijk koeien.

Naast de energie-inhoud en verteerbaarheid van het voer is het eiwitgehalte van het voedsel van belang. Voor onderhoud hebben herkauwers ongeveer  $0,5 \text{ g (N) kg}^{-3/4}$  (metabolisch gewicht)  $\text{d}^{-1}$  nodig. Vergelijking met de energiebehoefte van onderhoudsprocessen toont aan dat bij een N-gehalte  $0,5/36 \approx 1,4\%$  van de verteerbare droge stof het voedsel precies in de energie- en eiwitbehoefte van het dier voorziet. Bij afwijking van deze verhouding wordt ofwel de energie ofwel het eiwit in het voedsel niet optimaal benut. Voor lacterende runderen is een verhouding van  $2,4\%$  optimaal. In de veevoeding wordt veel aandacht besteed aan het mengen van voedselcomponenten om een samenstelling te bewerkstelligen die tegen zo gering mogelijke kosten aan de vraag van het vee voldoet. Naast criteria wat betreft energie-inhoud, verteerbaarheid en eiwitgehalte, dient het voedsel nog aan een palet van eisen te voldoen wat betreft de hoeveelheid mineralen, vitaminen en, niet in het minst, de hoeveelheid water.

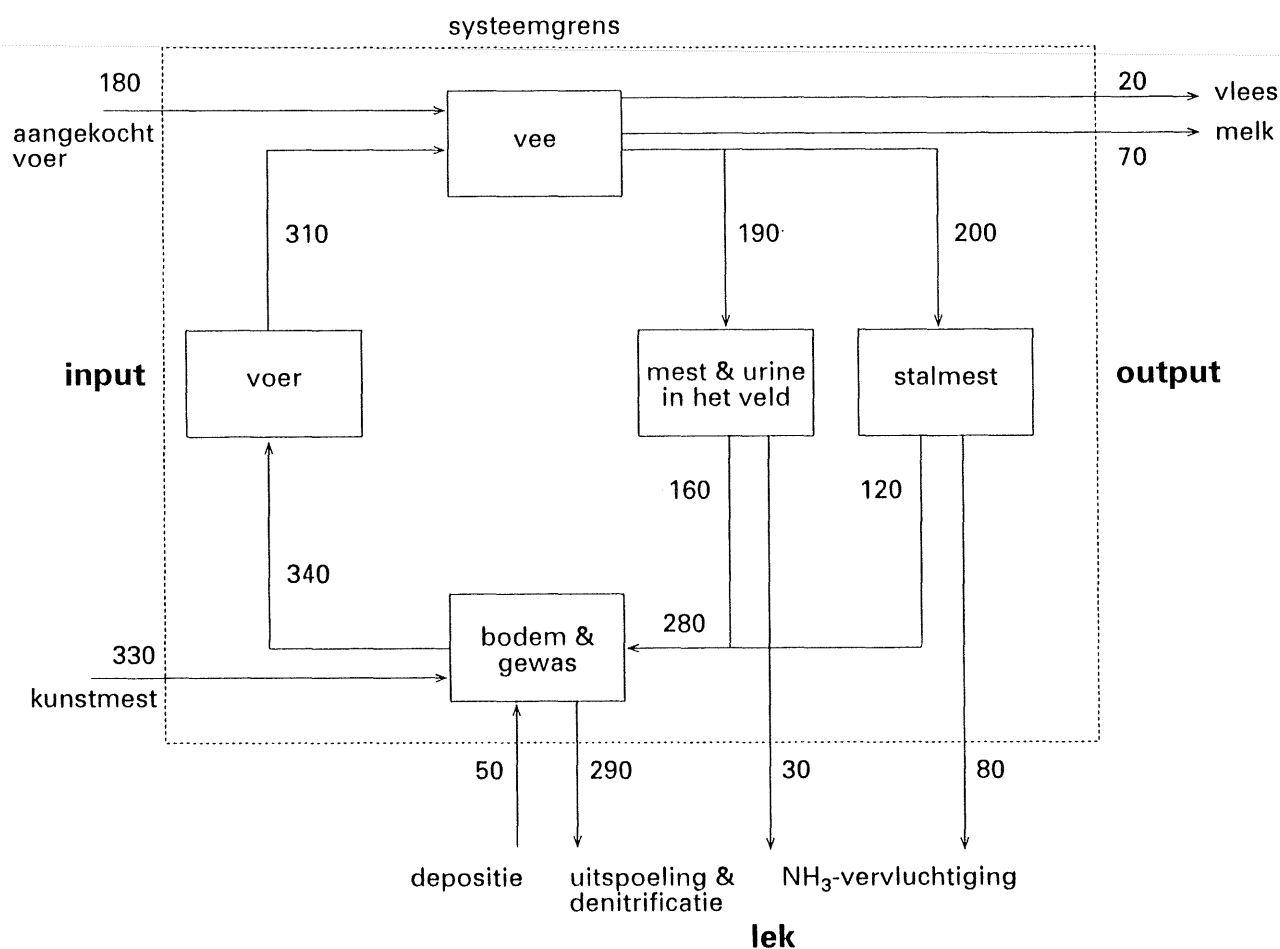
### 19-5 Nutriënten-kringlopen

Een zeer belangrijk aspect van landbouwproduktie-systemen is de kringloop van nutriënten, of juist het

ontbreken van zo'n kringloop. Een voorbeeld van het laatste is de Nederlandse varkenshouderij met behulp van in het buitenland geteeld voer, bijvoorbeeld Thaise cassave. Daardoor vindt er een belangrijke export van nutriënten plaats uit het land van voederproduktie terwijl in ons eigen land ophoping van nutriënten plaatsvindt. Op beide plaatsen leidt dit tot problemen en op de lange duur is een dergelijk produktiesysteem niet houdbaar. De enige manier om ervoor te zorgen dat er lokaal geen uitputting of accumulatie van nutriënten plaatsvindt, is ervoor te zorgen dat kringlopen zoveel mogelijk gesloten worden. Om milieuschade door landbouw te minimaliseren dienen lekstromen van nutriënten naar de niet-landbouwkundige omgeving zo gering mogelijk zijn. Zulke lekstromen geven aanleiding tot eutrofiëring van het oppervlaktewater, met algenbloei en verstikking als gevolg, vervuiling van grondwater en verandering van concurrentieverhoudingen tussen planten in natuurlijke vegetaties, waardoor bijzondere soorten kunnen verdwijnen. Lekstromen vinden vooral plaats in de vorm van uitspoeling en vervluchtiging.

Inzicht in nutriëntenbalansen kan worden verkregen door tabellen op te stellen van de aan- en afvoer van bepaalde nutriënten in een systeem. Het systeem zelf kan hierbij als een 'zwarte doos' worden beschouwd. Naast het verzamelen van informatie over aan- en afvoer van nutriënten is het ook nuttig de 'zwarte doos' te openen en schattingen te maken van de stromen binnen het systeem en van de hoeveelheden nutriënten die in de verschillende systeemcompartimenten liggen opgeslagen. De keuze van de systeemgrenzen is daarbij afhankelijk van de vraagstelling. Voor de hand liggende systeemkeuzen zijn het bedrijf, de bedrijfssector en de natie. Van de laatste twee worden voorbeelden gegeven.

Het idyllische beeld van grazende koeien in de groene Nederlandse weilanden vormt een contrast met de milieuvervuiling die deze vorm van landgebruik dikwijls tot gevolg heeft. Dit wordt duidelijk geïllustreerd door het nutriënten-stroomschema van afbeelding 19-16. Tegenover een aanvoer van stikstof ten bedrage van  $510 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jr}^{-1}$  in de vorm van kunstmest en veevoer, staat een afvoer in de vorm van vlees en melk van in totaal  $90 \text{ kg (N) ha}^{-1} \text{ jr}^{-1}$ . De vastlegging van aangevoerde stikstof in produkten gebeurt dus met een efficiëntie van minder dan  $20\%$ . De grootste verliezen vinden plaats in de bodem en zijn toe te schrijven aan uitspoeling van nitraat en in mindere mate denitrificatie van stikstof. Deze twee processen samen zijn verantwoordelijk voor verliezen ter grootte van ongeveer  $60\%$  van de jaarlijkse aanvoer. Een andere belangrijke verliespost is vervluchtiging van ammoniak uit mest, verantwoordelijk voor verliezen van ongeveer  $20\%$



Afbeelding 19-16

Stikstofstromen ( $\text{kg (N) ha}^{-1} \text{ jr}^{-1}$ ) in een gemiddeld melkveebedrijf op zandgrond in Nederland, 1983-1986. (Naar: Aarts e.a., 1992, *Neth. J. Agric. Sci.* 40.)

van de jaarlijkse N-input. Dit verspillende produktiesysteem is geëvolueerd sinds 1950 onder eenzijdige nastreving van produktie- en winstdoelstellingen. Tabel 19-2 laat zien dat sinds 1950 de produktie twee en een half maal zo groot is geworden, terwijl de stikstofbenutting daalde van 46 naar 16%.

De melkveehouderij is voor Nederland als geheel

Tabel 19-2

Stikstofaanvoer en -afvoer in de Nederlandse melkveehouderijsector sinds 1950.

Jaar	N-aanvoer met kunstmest ( $10^6 \text{ kg}$ )	N-aanvoer met veevoer ( $10^6 \text{ kg}$ )	Afvoer melk + vlees ( $10^6 \text{ kg}$ )	Afvoer/aanvoer (kg/kg)
1950	70	8	36	0,46
1960	138	25	45	0,28
1970	277	52	56	0,17
1980	356	117	77	0,16
1985	379	153	83	0,16

Uit: Ketelaars & Van de Ven, 1992. In: Van der Meer & Spiertz (red.), *Stikstofstromen in agro-ecosystemen*. Agrobiologische Thema's 6; CABO-DLO Wageningen.

de grootste bron van overtollig stikstof (tabel 19-3). Ten aanzien van fosfor is de varkenshouderij de grootste producent van overschotten. In de komende tijd zullen wegen moeten worden gezocht om deze overschotten terug te brengen en de nutriëntenstromen zoveel mogelijk te sluiten, zonder daarbij de economische en produktie-doeleinden uit het oog te verliezen. Hierbij zal het nodig zijn kennis voortkomend uit experimenteel en modelmatig onderzoek en praktijkervaring op gewas- en bedrijfsniveau te gebruiken in een benaderingswijze die in staat is winst-, produktie-, milieu- en natuurdoelstellingen tegen elkaar af te wegen.

Terwijl we in Nederland te maken hebben met nutriënten-overschotten, is in grote delen van Afrika het tegengestelde het geval (afb. 19-17). Door gebrek aan koopkracht vindt er onvoldoende bemesting met kunstmeststoffen plaats en worden de onttrekkingen van nutriënten door gewassen en de optredende verliezen door uitspoeling en erosie onvoldoende gecompenseerd. De bodemuitputting van de doorgaans toch al arme gronden die hiervan het gevolg is, leidt tot steeds lagere opbrengsten. De oplossing van dit probleem is eenvoudig het toedie-

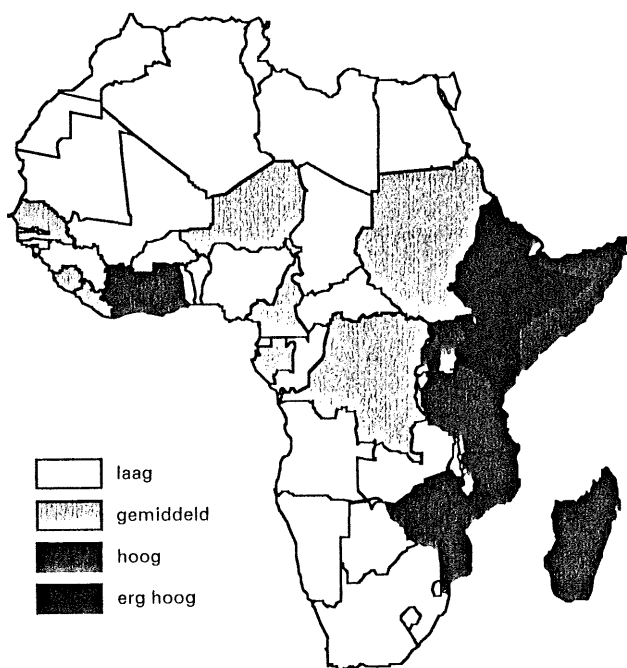
Tabel 19-3

Aanvoer en afvoer van stikstof en fosfor in enkele sectoren van de Nederlandse landbouw in 1985.

Sector	Oppervlakte (10 <sup>3</sup> ha)	Aantal dieren (10 <sup>6</sup> )	Aanvoer met kunstmest (10 <sup>6</sup> kg)		Aanvoer met veevoer (10 <sup>6</sup> kg)		Afvoer in produkten (10 <sup>6</sup> kg)		Overschot (10 <sup>6</sup> kg)	
			N	P	N	P	N	P	N	P
			runderen (vlees+melk)	1 160*	5,2	355	2,4	145	6,3	90
varkens	—	12	—	—	180	9,6	50	2,3	130	7,4
pluimvee	—	90	—	—	95	4,7	35	1,0	60	3,7
akkerbouw	730	—	105	3,9	—	—	80	3,2	25	0,7
tuinbouw	120	—	35	1,5	—	—	15	0,7	20	0,9
totaal	2 000	—	495	7,8	420	20,6	270	11,6	645	17,0

\*Het graslandareaal wordt aan de rundveehouderij toegerekend

Naar: Ivens e.a., 1992, *World food production Textbook 2: Biophysical factors in agricultural production*; CBS, 1993, *Statistisch jaarboek*; Voorburg/Heerlen.



Afbeelding 19-17

Berekende uitputtingssnelheden van de bodemvoorraden van de nutriënten stikstof, fosfor en kalium in Afrika ten zuiden van de Sahara. (Naar: Stoorvogel en Smaling, 1990, *Winand Staring Centrum, rapport 28.*)

nen van kunstmest. Het uitblijven hiervan is voor een belangrijk deel een sociaal-economische kwestie. De potentiële producties zijn doorgaans hoog.

Niet alleen ten aanzien van nutriënten is het denken in termen van kringlopen en budgetten verhelderend. Dit is ook zo ten aanzien van het beheer van het bodemwater. Om beter vat te krijgen op de problematiek van de verdroging in Nederland en de maatregelen die nodig zijn om deze te beperken met minimale averechtse consequenties voor de land-

bouwproductie, is het nodig om behoeften, en stromen nauwkeuriger in kaart te brengen. Op mondiaal niveau is er momenteel veel aandacht voor de kringloop van koolstof in de biosfeer, de bodem, de lucht en de oceanen, in verband met de verhoging van het atmosferische CO<sub>2</sub>-gehalte en de gevolgen hiervan voor het klimaat.

### 19-6 Verkennen van opties voor landgebruik

In de voorgaande paragraaf bleek dat de Nederlandse landbouw, en met name de veehouderijsector, hoogproductief is dankzij een teeltsysteem dat gepaard gaat met een grote netto-import en accumulatie van nutriënten en aanzienlijke verliezen van nutriënten naar de omgeving. Het terugdringen van deze overschotten en verliezen, bijvoorbeeld door verlaging van de inputs, zal naar alle waarschijnlijkheid gepaard gaan met opbrengstdalingen en de sociaal-economische consequenties daarvan. De vraag is hoever men moet gaan met deze terugdringing. Tegenover milieukundige voordelen van aangepaste productiesystemen kunnen nadelen staan ten aanzien van productie-, winst- en concurrentiedoelinden. Is het bijvoorbeeld gewenst dat de gehele landbouwsector overschakelt op een vorm van landbouw die externe inputs terugbrengt tot extreme minima, zoals gebeurt in de als 'oecologisch' gekenschetste landbouw? Wordt er dan voldoende voedsel geproduceerd? Is er op wereldschaal voldoende kwalitatief goede grond om bij de lagere opbrengsten per ha van de oecologische landbouw in de voedselbehoefte te voorzien? Zijn de risico's van misoogsten door ziekten en plagen acceptabel?

In feite is er bij planning van toekomstige ont-

Tabel 19-4

Kenmerken van de gewassen aardappelen, suikerbieten en wintertarwe met betrekking tot arbeid, saldo en teeltfrequentie.

		Activiteiten (geteeld gewas)		
		Aardappelen	Suikerbieten	Wintertarwe
benodigde arbeid (u ha <sup>-1</sup> )	(input)	30	25	10
saldo (fl. ha <sup>-1</sup> )	(output)	9 000	6 000	3 000
max. frequentie (jr jr <sup>-1</sup> )	(voorwaarde)	1 : 3	1 : 4	1 : 2

wikkelingen in landbouwproductie-systemen en landgebruik sprake van een optimalisatieprobleem met meerdere doelstellingen. Uit de operationele analyse, een specialisatie binnen de toegepaste wiskunde, zijn technieken beschikbaar om zulke problemen op te lossen. We gaan in deze paragraaf allereerst in op principes van optimalisatie bij één doelstelling. Vervolgens breiden we de analyse uit tot optimalisatie bij meerdere doelstellingen en illustreren de benaderingswijze voor het ontwerpen van melkveehouderij-systemen. Ten slotte worden resultaten van de toepassing van deze benaderingswijze op de analyse van landgebruik in de Europese Gemeenschap gepresenteerd.

#### 19-6-1 ENKELVOUDIGE DOELPROGRAMMERING

Het standaard voorbeeld van enkelvoudige doelprogrammering, of lineaire programmering zoals deze techniek meestal wordt genoemd, heeft betrekking op landgebruik. Een akkerbouwer moet beslissen welke gewassen hij jaarlijks op zijn bedrijf van 60 ha gaat verbouwen. Hij heeft de keuze tussen aardappelen, suikerbieten en tarwe. Doel is de winst te maximaliseren. Beperkingen zijn de hoeveelheid grond die hij ter beschikking heeft, maximale teeltfrequenties van de betreffende gewassen vanwege het optreden van bodemgebonden ziekten, en de beschikbare arbeidstijd. Deze gegevens worden ondergebracht in een input/output-tabel (tabel 19-4). In zo'n tabel wordt voor iedere activiteit op een rijtje gezet wat de inputs van de activiteit zijn, wat de outputs zijn, en aan welke voorwaarden er voldaan moet worden.

We noemen de oppervlakten onder aardappelen, suikerbieten en wintertarwe respectievelijk  $oa$ ,  $os$  en  $ow$ . We kunnen nu het probleem wiskundig formuleren als:

maximaliseer  $9 oa + 6 os + 3 ow$  (totaal saldo in duizenden guldens, kfl) onder de voorwaarden:

1  $30 oa + 25 os + 10 ow \leq 1 600$  (er zijn maximaal 1 600 uren beschikbaar voor teelthandelingen);

2  $oa \leq 20$  (de maximale teeltfrequentie van aardappelen is 1:3);  
 3  $os \leq 15$  (de maximale teeltfrequentie van suikerbieten is 1:4);  
 4  $ow \leq 30$  (de maximale teeltfrequentie van wintertarwe is 1:2).

Kenmerkend voor de bovenstaande wiskundige formulering is dat er alleen lineaire functies van de variabelen  $oa$ ,  $os$  en  $ow$  in voorkomen. Het is daarom een zogenaamd *lineair programmeringsprobleem*, dat met standaardmethoden kan worden opgelost. Voor dit eenvoudige voorbeeld kan dat zelfs grafisch. Daartoe moeten we het aantal variabelen terugbrengen van drie naar twee. Dit kan door te veronderstellen dat alle 60 ha worden bebouwd, zodat de oppervlakte onder granen gelijk is aan  $60 - (oa + os)$ .

Maximaliseer  $9 oa + 6 os + 3 (60 - (oa + os)) = 180 + 6 oa + 3 os$

onder de voorwaarden:

1  $30 oa + 25 os + 10 (60 - (oa + os)) =$

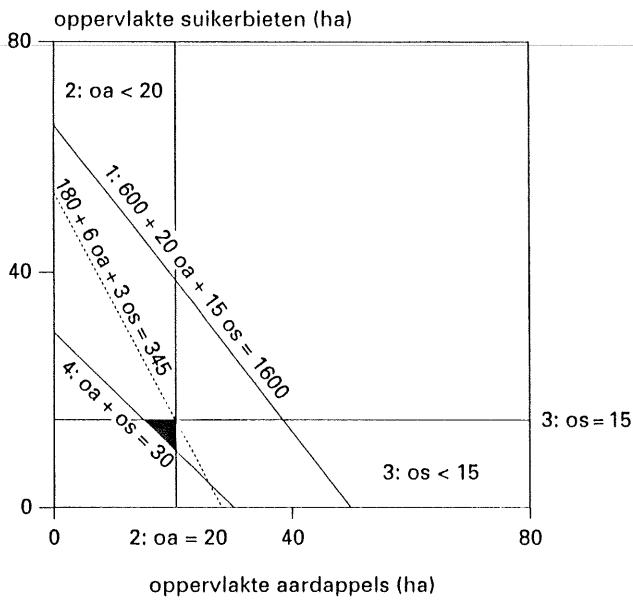
$600 + 20 oa + 15 os \leq 1600;$

2  $oa \leq 20;$

3  $os \leq 15;$

4  $60 - (oa + os) \leq 30 \Leftrightarrow oa + os \geq 30.$

De grafische oplossing van dit probleem is weergegeven in afbeelding 19-18. Hier zijn de voorwaarden 1 tot en met 4 weergegeven door doorgetrokken rechte lijnen. Het blijkt dat de speelruimte voor het landgebruik in dit voorbeeld maar heel klein is. Het areaal aardappels dient tussen 15 en 20 ha groot te zijn en van suikerbieten tussen 10 en de 15 ha, terwijl de som van de twee arealen tussen de 30 en 35 ha moet liggen. In andere gevallen wordt voor één van de drie gewassen de maximale teeltfrequentie overschreden. Oplossingen die aan alle voorwaarden voldoen, bevinden zich in het kleine zwarte driehoekje in de afbeelding. De grootste bedrijfs-winst wordt gehaald als de arealen onder aardappels en bieten zo groot mogelijk worden gekozen. Dit is het geval in de rechter bovenhoek van de driehoek, die een bedrijf representeert met 20 ha aardappelen,



Afbeelding 19-18  
 Grafische voorstelling van een lineair programmeringsprobleem in het landgebruik. Getrokken lijnen geven beperkingen aan ten aanzien van de oppervlakte betoeld met aardappels (oa) en suikerbieten (os). De gestippelde lijn geeft een bedrijfsopbrengst van 345 kfl aan.

15 ha suikerbieten en 25 ha wintertarwe. Aan de restrictie ten aanzien van beschikbare uren is in dit voorbeeld gemakkelijk voldaan. De boer houdt tijd over. Het maximale bedrijfssaldo is 345 kfl. Het inkomen van de boer is veel kleiner, want hij moet hier nog z'n vaste kosten van aftrekken. De onderbroken lijn die door het optimale punt gaat, wordt de iso-opbrengstlijn genoemd omdat hij bedrijfsindelingen met elkaar verbindt die dezelfde financiële opbrengst opleveren, nu even afgezien van mogelijke restricties. De optimalisatie komt erop neer die punten te lokaliseren in de toegelaten ruimte, waar de bijbehorende iso-opbrengstlijnen evenwijdig lopen, komt het er in dit geval op aan een iso-opbrengstlijn te vinden die de driehoek van toelaatbare punten zo ver mogelijk van de oorsprong doorsnijdt.

Dit voorbeeld is natuurlijk sterk vereenvoudigd. Als er meer dan twee variabelen in de optimalisatie zijn betrokken is het niet mogelijk langs grafische weg een oplossing te vinden. Dan moeten er wiskundige algoritmen worden gebruikt. Het principe blijft echter hetzelfde als in het voorbeeld.

19-6-2 MEERVOUDIGE DOELPROGRAMMERING

Landinrichtingsproblemen kenmerken zich door meerdere doelstellingen welke vaak deels conflicterend zijn. Zo zijn in de melkveehouderij de doel-

stellingen van maximale productie en winst strijdig met milieudoelstellingen ten aanzien van nitraatuitspoeling en ammoniakvervluchtiging. Optimalisatie van de wijze van landgebruik ten aanzien van verschillende doelen levert daarom verschillende resultaten op. Productie bij hoge inputniveaus levert producten voor een redelijke consumentenprijs en een behoorlijk arbeidsinkomen voor de boer, maar leidt tot hoge emissies van nutriënten per ha en een overschot op de nutriëntenbalans. Dat wil zeggen dat er meer nutriënten via meststoffen, voer en depositie binnenkomen in het bedrijf dan er via de producten weer uitgaan. Een extensieve bedrijfsvoering met lage inputs en lage veebezetting per ha en zelfvoorziening wat betreft voederproductie zou emissies van nutriënten naar de omgeving minimaliseren en de nutriënten-kringloop grotendeels sluiten, maar gaat gepaard met aanzienlijk lagere producties en bijbehorende hogere consumentenprijzen. Verder kan de werkloosheid toenemen omdat de markt voor input-leverende sectoren zal krimpen. Tegenover de milieukundige voordelen staan dus sociaal-economische nadelen. Zonder een nadere analyse is het echter niet duidelijk in hoeverre de diverse doelstellingen met elkaar verenigbaar zijn en waar het beste compromis tussen doelstellingen ligt. Meervoudige doelprogrammering kan helpen de tegenstellingen helder in beeld te krijgen en de 'uitruilwaarde' van doelstellingen te bepalen. Met de uitruilwaarde van doelstelling A ten opzichte van doelstelling B wordt bedoeld hoeveel men op doelstelling A moet toelagen om meer van doelstelling B te realiseren. Voor het vaststellen van die uitruilwaarde is het nodig om de doelstellingen kwantitatief te formuleren. We zullen de techniek van meervoudige doelprogrammering illustreren met een bedrijfsysteemanalyse voor de melkveehouderij op zandgronden in Oost-Nederland (Van de Ven, 1992). Deze zandgronden worden gekenmerkt door een hoge uitspoeling van nitraat.

19-6-3 OPTIMALISATIE VAN PRODUKTIE- EN MILIEUDOELSTELLINGEN IN DE MELKVEEHOUDELIJ

De landgebruiksanalyse voor de melkveehouderij gaat na in hoeverre en op welke wijze op goed ontwaterde zandgronden vijf doelstellingen met elkaar kunnen worden verenigd:

- 1 minimalisatie van de uitspoeling van nitraat,  $NO_3$ ;
- 2 minimalisatie van de vervluchtiging van ammoniak,  $NH_3$ ;
- 3 minimalisatie van het mestoverschot;
- 4 minimalisatie van het stikstofoverschot;
- 5 maximalisatie van de melkproductie.

De waarden van de hierboven genoemde grootheden worden uitgedrukt per ha, en zijn van toepassing op regio-niveau. De milieudoelstellingen 1 en 2 spreken voor zich. Doelstelling 3 houdt in dat er naar gestreefd wordt zo veel mogelijk van de drijfmest (urine + faeces) die geproduceerd wordt gedurende de stalperiode, te benutten voor de nutriëntenvoorziening van het grasland of de voedergrassen. Dit resulteert in een minimaal overschot dat buiten het systeem (wellicht tegen betaling) afgezet moet worden. Doelstelling 4 beoogt het verschil tussen stikstof-inputs in de vorm van meststoffen, veevoerders en depositie en stikstof-outputs in de vorm van vlees en melk te minimaliseren. Twee componenten van het overschot, namelijk de uitspoeling van nitraat en de verfluchtiging van  $\text{NH}_3$  waren al in doelstelling 1 en 2 opgenomen. In doelstelling 4 spelen bovendien N-accumulatie in de bodem en N-verliezen door denitrificatie een rol. Denitrificatie leidt tot vorming en verfluchtiging van de gassen  $\text{N}_2$  en  $\text{N}_2\text{O}$  (lachgas). Lachgas in de atmosfeer onderschept van de aarde afkomstige langgolvlige straling en draagt daardoor bij aan het broeikas-effect. Doelstelling 5 vervangt een niet nader uitgewerkte doelstelling ten aanzien van maximaal bedrijfssaldo. Het hoogste bedrijfssaldo hoeft weliswaar niet bereikt te worden bij de maximale melkproductie per ha, maar het is zeker geassocieerd met de hoge efficiënties die juist bij hoge producties per ha bereikt kunnen worden.

De input-output tabel is vele malen groter en gecompliceerder dan in het geval van de akkerbouwer van paragraaf 19-6-1. Er zijn namelijk bijzonder veel denkbare landgebruiksactiviteiten. Zo zijn er voor deze analyse ruim driehonderd graslandgebruikssystemen gedurende het groeiseizoen gedefinieerd, vijfhonderd maïsteeltsystemen en vijfhonderd voederbietenteeltsystemen.

De graslandgebruikssystemen verschillen ten aanzien van:

- diertype: kalveren, pinken of melkkoeien;
- graslandgebruikswijze: voeding van gras of gras + maïs op stal, of één van twee typen beweiding;
- stikstof-bemesting: van 100 tot 450 kg (N)  $\text{ha}^{-1} \text{jr}^{-1}$  in trappen van 50 kg (N)  $\text{ha}^{-1} \text{jr}^{-1}$ ;
- mate van ruwvoervoorziening t.o.v. krachtvoer: 80, 90 of 100% gebruik van ruwvoer, betrokken op een maximum aandeel van ruwvoer in dieet;
- melkproductie per koe per jaar: 5000, 6500 of 8000 kg.

De teeltsystemen voor maïs en voederbieten verschillen ten aanzien van:

- totale droge-stofopbrengsten en N-gehalte;
- verhouding kunstmest/drijfmest: 0, 25, 50, 75, 100% drijfmest;

- aanwendingsmethode van drijfmest: injecteren, onderploegen of oppervlakkig uitrijden;
- al of niet toepassen van rijenbemesting (bemesting in de rij resulteert in een betere recovery);
- al of niet telen van een wintergewas (dit beperkt N-verliezen door uitspoeling);
- wijze van oogsten en voeren.

Bij de definiëring van deze 1300 systemen werd gebruik gemaakt van eenvoudige modellen van gewasgroei bij nutriëntenlimitering. 's Winters staan bij alle landgebruikssystemen de runderen op stal en is er een scala aan mogelijke veebezettingen en aan toegepaste voedermiddelen. Verder zijn er verschillende mogelijkheden met betrekking tot mestopvang en -opslag. Andere activiteiten zijn de in- en verkoop van voer, kunst- en drijfmest, dieren, vlees en melk. Al met al bevat de input-outputtabel ongeveer tweeduizend kolommen die de verschillende activiteiten en de relaties tussen deze activiteiten representeren.

De tabel beslaat verder ongeveer tweehonderd rijen. In de eerste vijf rijen staan de doelvariabelen:  $\text{NO}_3$ -uitspoeling,  $\text{NH}_3$ -verfluchtiging, mest- en stikstof-overschot en melkproductie. In de overige rijen worden noodzakelijke voorwaarden geformuleerd waaraan een werkbaar systeem moet voldoen. Zo moet er voldaan zijn aan de behoeften van het vee wat betreft de energie-inhoud, de verteerbaarheid, het eiwitgehalte en het volume van het voer.

De optimalisatie van het landgebruik naar de vijf doelstellingen verloopt nu in een aantal ronden. In de eerste ronde worden alle doelstellingen afzonderlijk maximaal nagestreefd. We verkrijgen zo extreme productie-systemen die één van de doelstellingen maximaal realiseren zonder rekening te houden met de andere doelstellingen. Deze productie-systemen en de bijbehorende waarden van de doelvariabelen geven de grenzen van het mogelijke aan.

In tabel 19-5 zijn de resultaten van zo'n eerste optimalisatieronde weergegeven. De waarde van de geoptimaliseerde doelvariabele is vet gedrukt. De grenzen van het haalbare zijn volgens deze tabel een minimale  $\text{NO}_3$ -uitspoeling van 14 kg (N)  $\text{ha}^{-1} \text{jr}^{-1}$ , een (te verwaarlozen) minimum van 0,05 kg (N)  $\text{ha}^{-1} \text{jr}^{-1}$  voor de  $\text{NH}_3$ -verfluchtiging, een minimaal drijfmestoverschot van 0, een minimaal stikstofoverschot van 45 kg (N)  $\text{ha}^{-1} \text{jr}^{-1}$ , en een maximale melkproductie van 28 200 kg  $\text{ha}^{-1} \text{jr}^{-1}$ . De optimalisatie voor maximale melkproductie resulteert in een landgebruik met 54% grasland, waarvan het merendeel wordt bemest met 200 kg (N)  $\text{ha}^{-1}$ . Verder worden bij deze optimalisatie op 34% van het areaal voederbieten verbouwd. Deze worden bemest met 250 kg (N)  $\text{ha}^{-1}$ . Van het totale areaal is 5% hooiland, waarvan het grootste deel 200 kg (N)  $\text{ha}^{-1}$  ontvangt. De optimalisatie voor minimale ni-

Tabel 19-5

Eerste ronde in een meervoudige doelloptimalisatie van een melkveehouderijprobleem.

Doelstelling	Waarde van de doelvariabelen				
	$NO_3$ -uitspoeling (kg (N) ha <sup>-1</sup> )	$NH_3$ -vervluchtiging (kg (N) ha <sup>-1</sup> )	drijfmest-overschot (kg (N) ha <sup>-1</sup> )	stikstof-overschot (kg (N) ha <sup>-1</sup> )	melk-productie (kg (N) ha <sup>-1</sup> )
1 $NO_3$	<b>14</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	145	145
2 $NH_3$	40	<b>0,05</b>	0,4	75	40
3 drijfmest	15	2	<b>0</b>	145	125
4 N-overschot	30	15	0	<b>45</b>	7 950
5 melk	90	80	380	580	<b>28 200</b>

Naar: Van de Ven, 1994, *Optimalisering van economische en milieukundige doelen in de melkveehouderij op zandgrond op regionaal niveau*; AB-DLO, Wageningen.

Tabel 19-6

Tweede ronde in een meervoudige doelloptimalisatie van een melkveehouderijprobleem.

Doelstelling	Waarde van de doelvariabelen				
	$NO_3$ -uitspoeling (kg (N) ha <sup>-1</sup> )	$NH_3$ -vervluchtiging (kg (N) ha <sup>-1</sup> )	drijfmest-overschot (kg (N) ha <sup>-1</sup> )	stikstof-overschot (kg (N) ha <sup>-1</sup> )	melk-productie (kg (N) ha <sup>-1</sup> )
1 $NO_3$	<b>14</b>	<b>1</b>	0	145	145
2 $NH_3$	40	<b>0,05</b>	0	75	40
4 N-overschot	30	15	0	<b>45</b>	7 950
5 melk	110	75	0	1 700	<b>23 100</b>

Naar: Van de Ven, 1994, *Optimalisering van economische en milieukundige doelen in de melkveehouderij op zandgrond op regionaal niveau*; AB-DLO, Wageningen.

traatuitspoeling resulteert in 73% grasland waarvan het grootste deel bemest wordt met 100 kg (N) ha<sup>-1</sup>, 15% hooiland bemest met 100 kg (N) ha<sup>-1</sup>, 2% kuilgras en 10% braak.

In de tweede optimalisatieronde wordt onderzocht wat er gebeurt met de doelvariabelen als het drijfmestoverschot op nul wordt gesteld. Bij de optimalisatie van elk van de vier overgebleven doelvariabelen nemen we als restrictie op dat het drijfmestoverschot nul moet zijn. Deze 0 is in tabel 19-6 cursief aangegeven.

De optimalisatie voor drijfmest is in deze tabel achterwege gelaten, omdat het drijfmestoverschot nu als een restrictie, namelijk 0, in de analyse is opgenomen. Het blijkt dat onder deze voorwaarde de uitkomsten van de minimalisaties voor N-emissies en de N-balans niet (of nauwelijks) veranderen, terwijl de maximaal haalbare melkproductie vrij fors terugloopt. Daarbij neemt het stikstofoverschot bij maximale melkproductie een zeer grote waarde aan. Er is nu een bedrijfssysteem geselecteerd dat zeer verspillend is ten aanzien van inputs.

In de derde ronde wordt verkend hoe gering de emissies kunnen worden gemaakt als we een ondergrens van 15000 kg voor de jaarlijkse melkproductie per ha stellen, terwijl er nog steeds geen mestoverschot mag ontstaan. De cursivering van het getal 15000 in de optimalisaties in tabel 19-7 geeft aan dat de restrictie ten aanzien van melkproductie ook werkelijk beperkend is voor de realisatie van de doelvariabele. Dat wil zeggen dat bij versoepeling van de restrictie de doelvariabele in grotere mate gerealiseerd zou worden. Als een restrictie-variabele niet beperkend is, wordt de geoptimaliseerde waarde in normaal lettertype genoteerd.

De uitkomsten zijn nu veel acceptabeler ten aanzien van de milieudoelstellingen. Een melkproductie van 15000 kg ha<sup>-1</sup> is echter aan de lage kant. In volgende optimalisatieronden (die we hier wegens ruimte niet presenteren) worden de drie nog niet als restrictie opgevoerde variabelen,  $NO_3$ -uitspoeling,  $NH_3$ -vervluchtiging en stikstof-overschot als restrictie gehanteerd om de ruimte voor keuzen verder te verkennen.

Uiteindelijk wordt in de laatste optimalisatieronde

Tabel 19-7

Derde ronde in een meervoudige doelloptimalisatie van een melkveehouderijprobleem.

Doelstelling	Waarde van de doelvariabelen				
	$NO_3$ - uitspoeling (kg (N) ha <sup>-1</sup> )	$NH_3$ - vervluchtiging (kg (N) ha <sup>-1</sup> )	drijfmest- overschot (kg (N) ha <sup>-1</sup> )	stikstof- overschot (kg (N) ha <sup>-1</sup> )	melk- productie (kg (N) ha <sup>-1</sup> )
1 $NO_3$	<b>14</b>	58	0	98	15 000
2 $NH_3$	61	<b>19</b>	0	82	15 000
4 N-overschot	24	25	0	<b>48</b>	15 000

Naar: Van de Ven, 1994, *Optimalisering van economische en milieukundige doelen in de melkveehouderij op zandgrond op regionaal niveau*; AB-DLO, Wageningen.

Tabel 19-8

Eindronde in een meervoudige doelloptimalisatie van een melkveehouderijprobleem.

Doelstelling	Waarde van de doelvariabelen				
	$NO_3$ - uitspoeling (kg (N) ha <sup>-1</sup> )	$NH_3$ - vervluchtiging (kg (N) ha <sup>-1</sup> )	drijfmest- overschot (kg (N) ha <sup>-1</sup> )	stikstof- overschot (kg (N) ha <sup>-1</sup> )	melk- productie (kg (N) ha <sup>-1</sup> )
1 $NO_3$	<b>16</b>	40	0	70	15 000
2 $NH_3$	34	<b>21</b>	0	70	15 000
5 melk	23	31	0	70	<b>17 700</b>

Naar: Van de Ven, 1994, *Optimalisering van economische en milieukundige doelen in de melkveehouderij op zandgrond op regionaal niveau*; AB-DLO, Wageningen.

de bepaald hoever nitraat-uitspoeling en ammoniak-vervluchtiging kunnen worden teruggedrongen onder het stellen van restricties ten aanzien van stikstofoverschot (70 kg (N) ha<sup>-1</sup>), mestoverschot (0 kg (N) ha<sup>-1</sup>) en melkproductie (15 000 kg ha<sup>-1</sup>). Tevens wordt berekend hoe hoog de melkproductie maximaal kan zijn als we bovengrenzen stellen aan uitspoeling (34 kg (N) ha<sup>-1</sup>), mestoverschot en stikstofoverschot (tabel 19-8).

De uitkomsten van de optimalisaties liggen nu dicht bij elkaar. Dit geeft aan dat we een situatie naderen waarin het verder realiseren van de ene doelstelling ten koste gaat van de realisatie van een andere doelstelling. Met meervoudige doelprogrammering kan kwantitatief worden aangegeven hoeveel op de ene doelstelling toegelegd moet worden om een andere doelstelling beter te realiseren. De uitruilwaarden van doelstellingen onderling worden zo expliciet en bediscussieerbaar gemaakt. Dergelijke uitkomsten zijn een krachtige ondersteuning voor menings- en besluitvorming omdat de consequenties van politieke en beleidsdoelen duidelijk zichtbaar worden. Afhankelijk van het relatieve belang dat men hecht aan de vijf doelstellingen zal men tot een andere uiteindelijke set van waarden voor de doelvariabelen en tot een ander landgebruik

komen. In het volgende voorbeeld wordt een meervoudige doelprogrammerings-analyse gepresenteerd die het schaalniveau van de landsgrenzen overstijgt.

#### 19-6-4 LANDGEBRUIK IN DE EUROPESE GEMEENSCHAP

De Wetenschappelijke Raad voor het Regeringsbeleid (WRR) voerde onlangs een landgebruik-analyse uit voor de Europese Gemeenschap (WRR, 1992). Enkele gegevens betreffende de EG zijn samengevat in tabel 19-9. Doelstelling van deze analyse was te verkennen wat de ruimte is voor beleid met betrekking tot de ontwikkeling van de *grondgebonden* landbouw in de Europese Gemeenschap gedurende de komende twintig tot vijftwintig jaar. Het gaat dus om de akkerbouw, bosbouw, fruitteelt en de veehouderij op graslanden. De tuinbouw en intensieve varkenshouderij alsmede de zeevisserij blijven buiten beschouwing. Er wordt verondersteld dat over zo'n twintig jaar in de praktijk dezelfde opbrengstniveaus kunnen worden gehaald als thans wordt gerealiseerd op proefboerderijen. Toekomstige ontwikkelingen ten aanzien van landbouwareaal, emissies van meststoffen en bestrijdingsmiddelen



Tabel 19-9  
Landgebruik in de Europese Gemeenschap (1987).

	Oppervlakte (10 <sup>6</sup> ha)	Landbouw- areaal (10 <sup>6</sup> ha)	Landbouwkundig gebruik (%)	Populatie (10 <sup>6</sup> )	Werkzaam in de landbouw (%)
Denemarken	4,3	2,8	65	5	6
Groot-Brittannië	25	18	75	57	2
Ierland	7	5,7	82	4	16
West-Duitsland	25	12,0	48	61	5
Nederland	3,5	2,0	58	15	5
België	3,1	1,4	46	10	3
Luxemburg	0,3	0,1	48	<1	4
Frankrijk	55	31	57	56	7
Italië	31	17	57	57	10
Griekenland	14	5,7	41	10	27
Spanje	52	27	52	39	14
Portugal	9,3	4,5	49	10	21
Totaal	229	129	56	324	8

naar de niet-landbouwkundige omgeving, werkgelegenheid en ruimte voor natuurontwikkeling worden niet uitsluitend bepaald door de technische ontwikkelingen, maar evenzeer door politieke keuzen. Rekening houdend met maatschappelijke stromingen van dit moment heeft de WRR vier beleidsvisies geoperationaliseerd:

- vrije markt en vrijhandel;
- regionale ontwikkeling;
- natuur en landschap;
- milieuhygiëne.

Elk van deze beleidsvisies wordt gekarakteriseerd door een set doelen en restricties. Het verschil tussen de beleidsvisies zit hem in het relatief belang van de doelstellingen en de aangebrachte restricties. In het eerste scenario wordt landbouw behandeld als een puur economische activiteit. De productie vindt dáár plaats waar dat technisch gesproken het beste en goedkoopste kan. Dit resulteert in lage consumentenprijzen, maar tevens in arbeidsuitstoot en een tendens tot relatief hoge emissies. Daarom worden bij dit scenario ondergrenzen aangehouden ten aanzien van werkgelegenheid in regio's waar vergeleken met de huidige toestand landbouwactiviteiten zouden verdwijnen, ten aanzien van de beschikbare ruimte voor natuur en ten aanzien van nutriënten- en bestrijdingsmiddelen-emissies. In het tweede scenario wordt gestreefd naar een zo groot mogelijke werkgelegenheid in de landbouw en een zo gelijkmatig mogelijke verdeling van de werkgelegenheid over regio's. Ook hier wordt een ondergrens aangehouden voor ruimte voor natuur en een bovengrens voor emissies. In het derde scenario is de doelstelling een oecologische infrastructuur op Europese schaal te creëren. Het vierde scenario minimaliseert emissies van nutriënten en bestrijdingsmiddelen. Hierbij kan naar emissie per eenheid

grondoppervlak of per eenheid produkt worden geminimaliseerd. Bij minimalisatie van de emissie per eenheid produkt komt men op een landbouwvorm met hogere inputs per ha uit dan bij minimalisatie per eenheid beteeld oppervlak; een minimale totale emissie gaat gepaard met lokale concentraties van emissies.

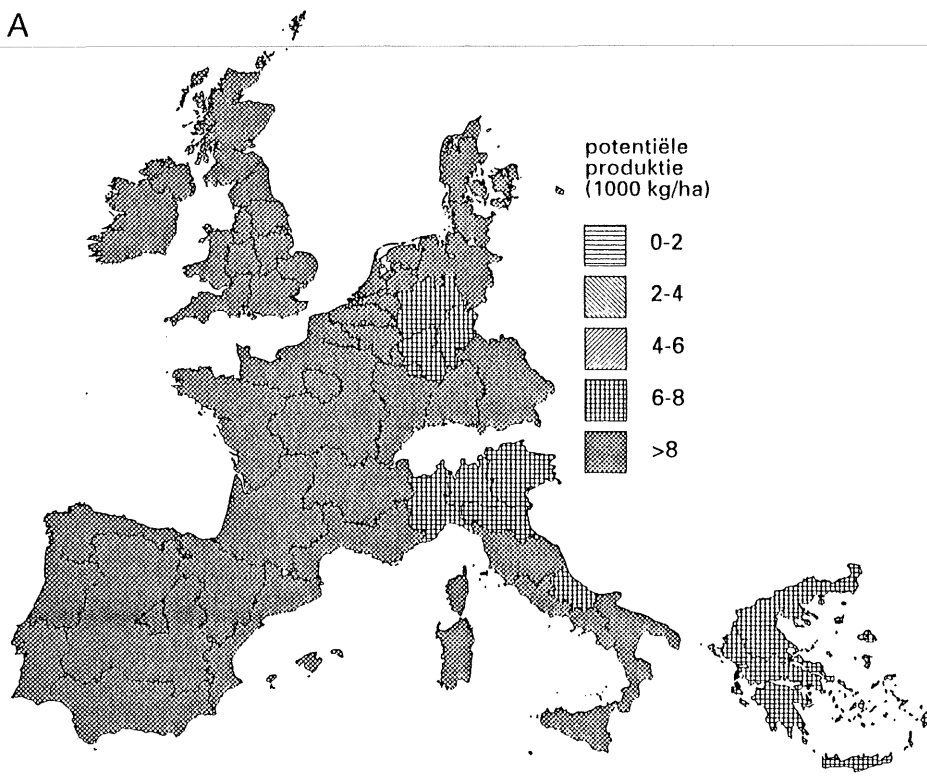
Ten behoeve van het project is een omvangrijke input-outputtabel gegenereerd. Het opstellen van deze tabel verliep in twee stappen. De eigenlijke optimalisatie zelf is de derde stap in het proces.

- Gewasniveau: kwalitatieve landevaluatie met een set van criteria en kwantitatieve landevaluatie met simulatiemodellen;
- Teeltsysteemniveau: opstellen van alternatieve rotaties op grond van expertise;
- Landgebruiksniveau: optimaliseren van landgebruik met meervoudige doelprogrammering.

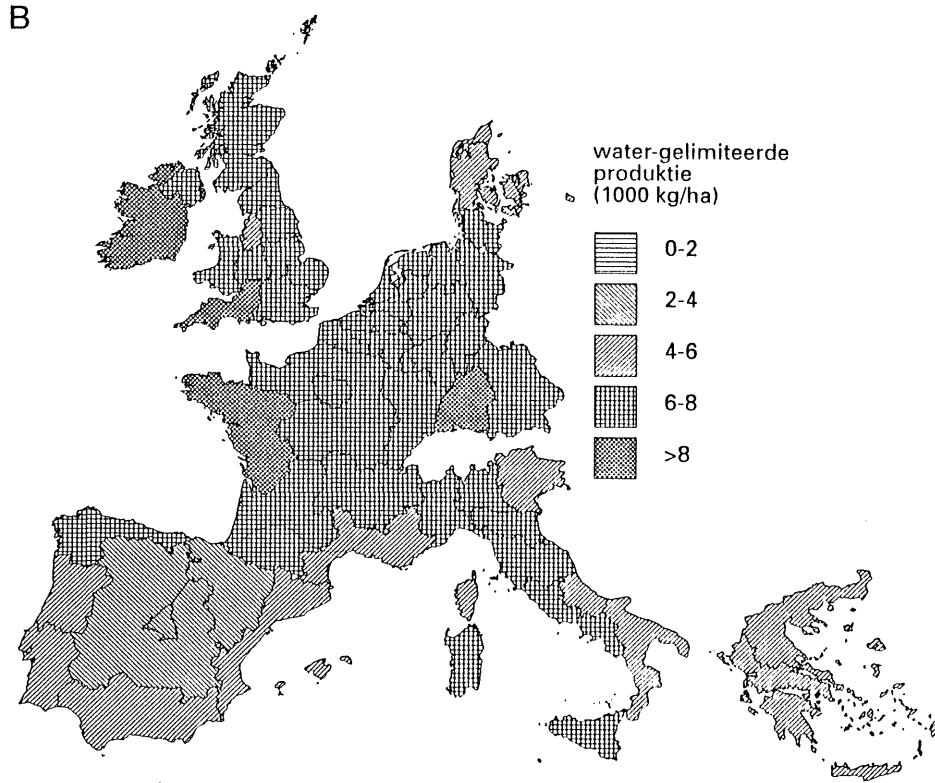
#### Gewasniveau

Om de produktiepotenties van de landelijke gebieden in de EG objectief in kaart te brengen werd de grond in de Europese Gemeenschap opgedeeld in 4200 landevaluatie-eenheden. Zo'n gebiedseenheid wordt gekarakteriseerd door homogeniteit wat betreft bodem en klimaat en valt in z'n geheel binnen één en dezelfde NUTS-I-regio. De EG is ten behoeve van de statistiek opgedeeld in 64 zogenaamde NUTS-I-regio's (Nomenclature des Unités Territoriales Statistiques). Voor elke landevaluatie-eenheid werd eerst vastgesteld of deze, gegeven helling en bodemeigenschappen zoals stenigheid en zoutgehalte, geschikt was voor de teelt van gras, granen en hakvruchten. (Hakvruchten zijn gewassen met ondergrondse opslagorganen, zoals aardappels en suikerbieten.) Gras stelt de minste eisen en hakvruchten de meeste. Voor elk van deze landevalu-

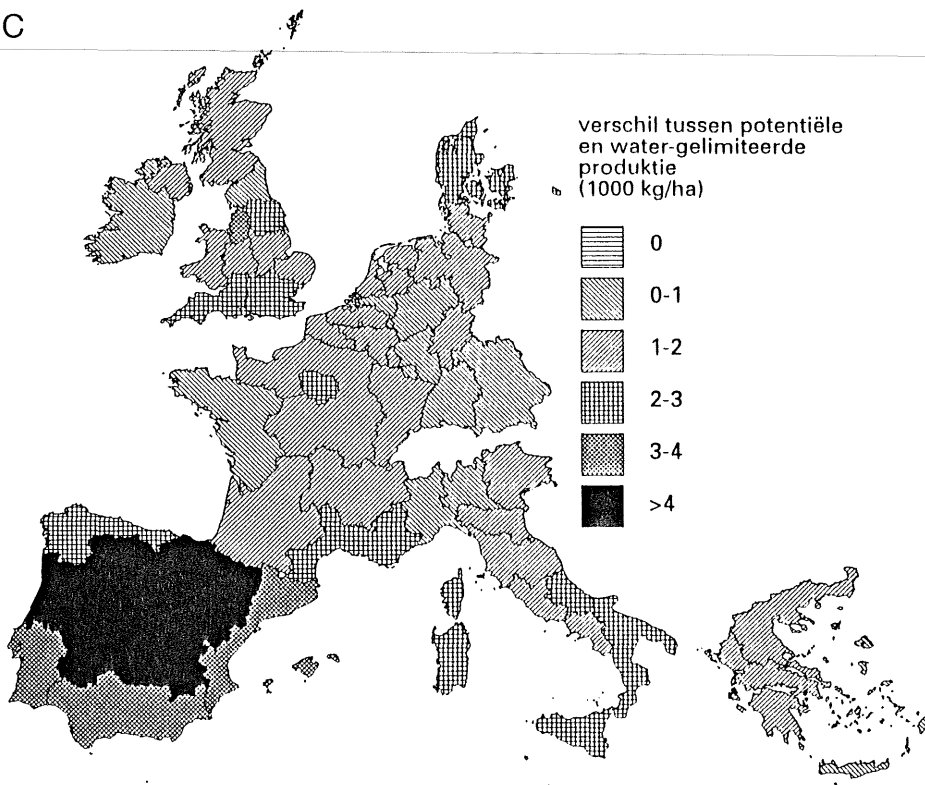
A



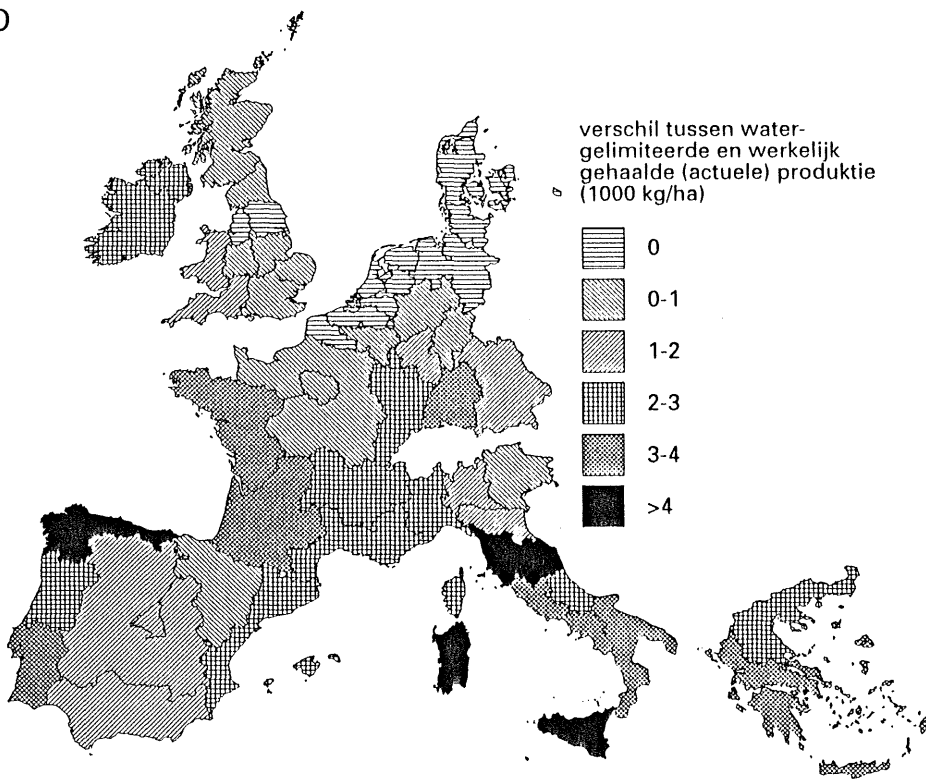
B



C



D



Afbeelding 19-19

Kwantitatieve land-evaluatie: gesimuleerde potentiële (A) en water-gelimiteerde (B) opbrengst van wintertarwe in de NUTS-1-regio's van de Europese Gemeenschap, zoals berekend in de WRR-studie *Grond voor keuzen*. Het verschil tussen potentiële en water-gelimiteerde productie (C) geeft aan hoeveel opbrengstverhoging bereikt kan worden door te irrigeren. Het verschil tussen de water-gelimiteerde en de actuele opbrengst (D) is een indicatie voor de opbrengstverbetering die gerealiseerd kan worden door de ontginningssituatie en de nutriëntenvoorziening te verbeteren, en de opbrengstkortende effecten van ziekten, plagen en onkruiden beter tegen te gaan. Actuele opbrengsten zijn van 1986. De simulaties werden gedaan op het niveau van de landevaluatie-eenheden en gemiddeld op NUTS-1-regioniveau. (Naar: Van Latesteijn, 1993. In: Penning de Vries, Teng & Metselaar (eds.), *Systems approaches for agricultural development*; Kluwer Academic Publishers.)

Tabel 19-10  
Mogelijke toekomstige samenstelling van het voedselpakket in de EG (kg per hoofd per jaar).

	Huidige voedingsgewoonten	Meer dierlijk voedsel
graan	108	87
suiker	32	43
aardappelen (& -produkten)	97	117
olie	17	16
fruit	62	80
vlees	82	104
eieren	13	23
verse melkprodukten	96	138
boter	5	7
kaas	14	20
melkpoeder	1,5	2

Naar: WRR, 1992, *Grond voor keuzen; vier perspectieven voor de landelijke gebieden in de Europese Gemeenschap*; Sdu Uitgeverij.

atie-eenheden werden de potentiële en de watergelimiteerde producties van een aantal sleutelgewassen berekend met behulp van simulatiemodellen (afb. 19-19).

#### Teeltsysteemniveau

Vervolgens werd opgeschaald naar het teeltsysteemniveau. De opbrengst van veel gewassen daalt namelijk als ze in hoge frequenties geteeld worden. Dit verergert opbrengstdervingen door bodempa-

thogenen. Zulke rotatie-effecten werden verdisconterd door de input en outputs en restricties van de afzonderlijke rotaties in de tabel op te nemen. De in- en outputs voor iedere rotatie werden opgenomen voor iedere NUTS-I-regio afzonderlijk. Verder werden op het teeltsysteemniveau zes productieriëntaties onderscheiden:

- 1 opbrengst-georiënteerde potentiële productie;
- 2 milieu-georiënteerde potentiële productie;
- 3 landgebruik-georiënteerde potentiële productie;
- 4 opbrengst-georiënteerde water-gelimiterde productie;
- 5 milieu-georiënteerde water-gelimiterde productie;
- 6 landgebruik-georiënteerde water-gelimiterde productie.

De opbrengst-georiënteerde productiesystemen werden zo gedefinieerd dat grond- en arbeidsproductiviteit werden gemaximaliseerd. Milieu-georiënteerde productiesystemen werden zo gedefinieerd dat – naar de huidige normen – de produktiewijze als emissie-arm zou worden gekenschetst. De landgebruik-oriëntatie definieert extensieve bedrijfssystemen met lage in- en outputs. De in- en outputs voor alle drie de landgebruik-vormen werden gedefinieerd voor situaties mét en zonder irrigatie. Voor elk van de landgebruik-vormen werden de nutriënten, inputs en emissies, het pesticidengebruik, en de benodigde arbeid gekwantificeerd. Verder zijn in de input-outputtabel systemen voor rundvee- en schapehouderij en de teelt van olijven, citrusvruchten en appels opgenomen.

Behalve de aanbodkant van de landbouwproductie is natuurlijk ook de vraagkant, namelijk de con-

Tabel 19-11

Huidig landgebruik en activiteiten in de Europese landbouw en de berekende optimale situatie over ongeveer 20 jaar bij vier beleidsdoelen en twee opties ten aanzien van het toekomstig voedselpakket.

	Beleidsdoel									
	Huidige situatie		Minimale kosten		Maximale werkgelegenheid		Ruimte voor natuur		Minimale emissies	
	0	+	0	+	0	+	0	+	0	+
<i>Voedselpakket<sup>1</sup></i>										
landbouwareaal (10 <sup>6</sup> ha)	127	42	62	77	92	26	31	61	80	
werkgelegenheid (10 <sup>5</sup> mensjr jr <sup>-1</sup> )	60	15	22	22	28	18	25	22	29	
stikstofgebruik (kg (N) ha <sup>-1</sup> jr <sup>-1</sup> )	87	60	61	43	50	81	78	35	37	
bestrijdingsmiddelengebruik (mg actieve stof m <sup>-2</sup> jr <sup>-1</sup> )	310	170	180	130	210	80	80	50	70	
kosten landbouwproductie (10 <sup>9</sup> ECU)		71	102	91	128	91	123	101	145	

<sup>1</sup> 0 = huidige voedselpakket; + = luxer voedselpakket (tabel 19-10)

Naar: WRR, 1992, *Grond voor keuzen; vier perspectieven voor de landelijke gebieden in de Europese Gemeenschap*; Sdu Uitgeverij.

sumptie, in de tabel opgenomen. Hierbij is uitgegaan van twee opties voor het toekomstig voedselpakket, namelijk gelijk aan het huidige of geëvolueerd in de richting van meer dierlijke produkten (tabel 19-10). Ten slotte gaat de analyse uit van twee opties met betrekking tot uitwisseling van landbouwprodukten met de rest van de wereld. In het vrijhandelsscenario vinden er netto-importen van een aantal landbouwprodukten plaats. In het autarkie (= zelfvoorziening)-scenario wordt de EG als een gesloten systeem beschouwd, beschermd door protectionistische maatregelen. Vrijhandel wordt waarschijnlijk geacht in de scenario's 1 en 3. In scenario's waarin de werkgelegenheid wordt beschermd, wordt uitgegaan van zelfvoorziening, evenals in scenario 4.

De globale resultaten van de studie zijn weergegeven in tabel 19-11. Het grondgebruik kan in het geval van optimaal grondgebruik dalen, van  $127 \cdot 10^6$  ha nu, tot hoogstens  $92 \cdot 10^6$  ha over een jaar of twintig. Het geringste optimale grondgebruik,  $26 \cdot 10^6$  ha, behoort bij het natuur-scenario, bij gelijkblijvend voedselpakket. Natuurlijk kan men het landbouwareaal op de huidige  $127 \cdot 10^6$  ha conserveren, doch dit is dan onder de hier bestudeerde beleidsdoelstellingen inefficiënt, ofwel door overproductie, ofwel door een inefficiënte produktiewijze. Ook de werkgelegenheid zal afnemen, een continuering van een trend die al sinds de middeleeuwen aan de gang is. Het nutriënten- en het stikstofgebruik per ha kunnen omlaag, evenals het totale stikstof- en bestrijdingsmiddelengebruik, dat immers het produkt is van enerzijds een lager gebruik per ha en anderzijds een geringer areaal.

Bovenstaande analyse is een verkenning van technische mogelijkheden voor de toekomst. Ten eerste blijkt dat in de hoogproductieve geïntegreerde landbouw, nutriënten- en pesticiden-emissies omlaag kunnen. Deze landbouw zal maximaal gebruik maken van oeco-technologische principes en biologische zelfhulp, zoals ziekte- en plaag-resistente rassen, hoge uitbating van voedingsstoffen, biologische bestrijding, goede vruchtrotaties, vanggewassen om nutriëntenemissies te beperken en gemengde bedrijven met nagenoeg gesloten nutriëntencycli. Daarbij kan op een klein areaal in de voedselbehoefte van de EG-bevolking worden voorzien. De beschikbaar komende grond kan aan de landbouw worden onttrokken en voor andere doeleinden bestemd, bijvoorbeeld natuurontwikkeling. Daarnaast kan op een groot areaal een zeer extensieve landbouw worden bedreven, die mede is gericht op natuur- en landschapswaarden en daarvoor ook beloond hoort te worden. Verder kunnen delen van het areaal worden benut voor specifieke landbouwsystemen die in de vraag van specifieke doel-

groepen voorzien, zoals thans de biologische landbouw. Dit alles is mogelijk dankzij de hoge produktiviteit op een relatief klein deel van het areaal.

### 19-7 Slotopmerkingen

De produktie-oecologie beoogt opties voor plant-aardige en dierlijke produktie-systemen te verkennen en mogelijkheden voor duurzaam landgebruik te ontwikkelen. Ze maakt daarbij gebruik van de kennis en het inzicht van de fysische, chemische en fysiologische processen in plant en dier. Deze kennis, doorgaans gekwantificeerd en geëxpliciteerd in modellen, wordt op de hogere integratieniveaus benut om groei en ontwikkeling onder verschillende omstandigheden te begrijpen en te benutten. De voorafgaande tekst illustreert hoe aan deze kwantitatieve modellen vorm wordt gegeven. De produktie-oecologie integreert empirie met inzichtverwerking en theorievorming. Zij legt daarmee een natuurwetenschappelijke grondslag onder de teeltwetenschappen. Door de geschetste benaderingswijze, die een kruising inhoudt van de natuurwetenschappen (fysica, chemie, fysiologie en wiskunde) met de ingenieurswetenschappen (agronomie, bodemkunde en plantenvoeding, gewasbescherming), is het mogelijk geworden op de schaalniveaus van bladfotosynthese tot voedselvoorziening op mondiaal niveau te werken en een wezenlijke bijdrage te leveren aan het duurzaam beheer van de biotische en abiotische leefomgeving.

### Literatuur

- Centraal Bureau voor de Statistiek, *Statistisch jaarboek*. Voorburg/Heerlen, 1993.
- Eurostat, *Landbouw statistisch jaarboek 1989*. Luxemburg: Eurostat, 1989.
- Goudriaan, J., Van Laar, H.H., *Modelling potential crop growth processes*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1994.
- Hendriks, Th.H.B., Beek, P. van, *Optimaliserings-technieken, principes en toepassingen*. Houten: Bohn Stafleu Van Loghum, 1991.
- Ivens, W.P.M.F. e.a., *World food production Textbook 2: Biophysical factors in agricultural production*. Heerlen: Open Universiteit, 1992.
- Loomis, R.S., Connor, D.J., *Crop ecology: productivity and management in agricultural systems*. Cambridge: Cambridge University Press, 1992.
- Vakgroep TPE (Theoretische produktie-ecologie; Lövenstein, H., Lantinga, E.A., Rabbinge, R., Keulen, H. van), *Principles of theoretical pro-*

*duction ecology*. Colledictaat, Wageningen: Landbouwniversiteit Wageningen, 1992.

Ven, G.W.J. van de, *Optimalisering van economische en milieukundige doelen in de melkveehouderij op zandgrond op regionaal niveau*. Wageningen: Instituut voor Agrobiologisch en Bodemvruchtbaarheidsonderzoek (AB-DLO), 1994.

Wetenschappelijke Raad voor het Regeringsbeleid, *Grond voor keuzen; vier perspectieven voor de landelijke gebieden in de Europese Gemeenschap*. Rapporten aan de regering 42. Den Haag: Sdu Uitgeverij, 1992.