

1 Inleiding

Voor de meeste vormen van energie waarvan de mens gebruik kan maken is of was het zonlicht de uiteindelijke bron. Het is dan ook niet verwonderlijk dat er in een tijd van stijgende energiebehoefte en energieprijzen een sterk toenemende belangstelling bestaat voor de manier waarop en de efficiëntie waarmee zonne-energie op aarde wordt omgezet en vastgelegd in andere energievormen. Speciaal die vormen die direct door de mens gebruikt kunnen worden. Hout en vele andere soorten biomassa vormen zo'n potentiële energiebron.

De vastlegging en omzetting van energie vindt in het natuurlijke ecosysteem plaats in de voedselketens, beginnend bij de groene plant en in zekere zin eindigend bij de mens of de (top)carnivoren. In de navolgende paragrafen worden de beginselen van energie-omzettingen in ecosystemen aangegeven. De nadruk ligt daarbij op een vergelijking van verschillende vegetatietypen en van systemen die wel of niet door de mens worden gedomineerd.

2 De energiestroom

De zon geeft energie af in de vorm van elektromagnetische straling. Een zeer kleine fractie hiervan, ongeveer 5×10^{-10} , bereikt de atmosfeer van de aarde. Van deze fractie wordt bijna een derde teruggekaatst in de ruimte en ongeveer 47 procent als warmte geabsorbeerd door de atmosfeer, het land en het water. Veel van de door land en water geabsorbeerde energie wordt echter weer uitgestraald in de atmosfeer (figuur 1). Verdamping en neerslag gebruiken 23 procent van de straling. De zeer kleine rest wordt gebruikt voor wind en waterbewegingen (stromingen). Tenslotte is slechts een heel klein gedeelte beschikbaar voor de processen die plaatsvinden in de ecosystemen.

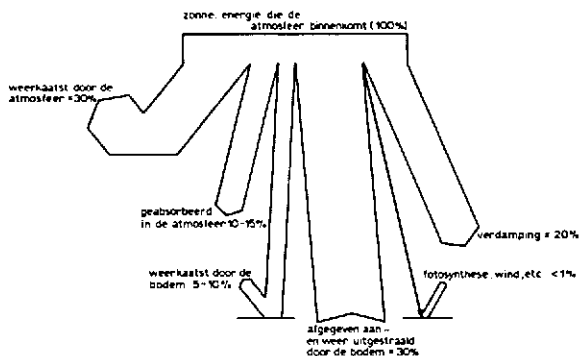
Ongeveer $15,3 \times 10^8$ cal/m²/jaar komt de atmosfeer binnen. Het deel daarvan dat per oppervlakte-eenheid en per tijdseenheid beschikbaar is voor fotosynthese is afhankelijk van de plaats op aarde. Dezelfde stralingsenergie is namelijk in grote mate bepalend voor de temperatuur en de waterhuishouding en beïnvloedt zo ook het groeiseizoen van de planten. In het tropisch re-

Summary

A brief introduction is presented on the energy flow, primary production and biomass accumulation in ecosystems, based on information from literature sources. First the energy flow in the natural ecosystems is outlined emphasizing the losses at the various levels (figs. 1 and 2a). This is followed by a comparison of biomass and productivity in the worlds major vegetation units and agricultural areas (table 1) with remarks on the limiting factors and the input of fossil energy in agricultural systems (fig. 2b). A comparison of energy conversion efficiencies in woodlands and agricultural crops (table 2) shows the relatively high values for the first. The possible causes are briefly discussed. Data from Van der Drift c.s. on energy conversion and fixation in an oak woodland in the Netherlands are summarized in fig. 3. Finally the calorific values of various plant materials are given (table 3).

genwoud is sprake van een steeds doorlopend groeiseizoen, bij de polen is dit kort maar intensief.

Stralingsenergie die een voorwerp treft kan drie wegen gaan. Hij kan weerkaatst worden (reflectie), opgenomen (absorptie) of doorgelaten (transmissie). De spectrale samenstelling van de weerkaatste straling in het zichtbare deel van het spectrum is bepalend voor de kleurwaarneming, die overigens afhankelijk is van



Figuur 1 Het lot van de door de aarde ontvangen zonne-energie (naar een figuur in Stout, 1979).



Struikvegetatie in een (half)woestijn. Weinig soorten, weinig individuen, lage biomassa en produktie. Veel biomassa ondergronds!

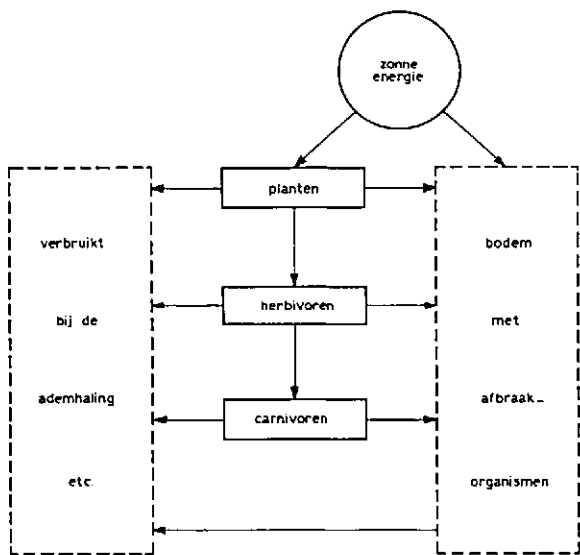
de receptoren van de waarnemer. Bij de groene plant hebben we te maken met alle drie de bovengenoemde wegen. De gereflecteerde en de doorgelaten fracties dragen niet bij aan de energiehuishouding van de organismen. Hiervoor is de geabsorbeerde energie bepalend.

In het proces van de fotosynthese worden met behulp van deze geabsorbeerde energie door de pigmenten – bijvoorbeeld chlorofyl – uit water en koolzuur koolhydraten opgebouwd die tezamen met de toegevoegde mineralen in het plantaardig weefsel kunnen worden vastgelegd. Voor deze omzettingen gebruikt de plant energie die via oxidatie van koolhydraten als warmte verloren gaat. Van de minder dan één procent binnenkomende energie die als primaire produktie wordt vastgelegd (bruto-primaire produktie) gaat voor eigen energiegebruik nogmaals 20 tot 50 procent verloren zodat slechts een zéér kleine fractie van de binnengekomen zonne-energie aan de volgende schakels in de (voedsel)keten ter beschikking staat. Het gevormde plantaardige weefsel (de netto-primaire produktie) kan gegeten worden door herbivoren (heterotrofe organismen) en deze op hun beurt weer door carnivoren. Ook deze organismen gebruiken hierbij energie die voor een deel als warmte verloren gaat. Globaal geldt dat slechts ongeveer tien procent van de energie uit een trofisch niveau wordt vastgelegd in het daaronderliggende. Een voedselketen bestaat over het algemeen dan ook uit niet meer dan vijf schakels.

Er is in een ecosysteem dus sprake van een energiestroom, waarbij de stralingsenergie afkomstig van de zon in het functioneren van het systeem via omzettingen in andere energievormen verdwijnt en/of wordt vastgelegd in stabiele vormen (waaronder de fossiele brandstoffen). Hierbij gelden de wetten van de thermodynamica. Energie kan worden omgezet van de ene

vorm in de andere maar wordt niet nieuw gevormd of vernietigd. Voor een gesloten systeem kan dit bijvoorbeeld betekenen dat de afname aan interne energie in het systeem gelijk is aan de arbeid verricht door het systeem plus de warmte afgegeven door het systeem (Phillipson, 1966). Vertaald naar de groene plant betekent het dat de zonne-energie geassimileerd door de plant gelijk is aan de chemische energie vastgelegd in weefsels etc. plus de warmte-energie van de ademhaling. Voor de heterotrofe organismen – de dieren – betekent het dat de opgenomen chemische energie in de vorm van voedsel gelijk is aan de chemische energie vastgelegd in de gevormde weefsels (inclusief de energie voor de produktie van nakomelingen) plus de chemische energie uitgescheiden met de faeces etc. plus de warmte-energie van de ademhaling. Bij herbivoren kan daarbij tot 90 procent van de totale hoeveelheid opgenomen voedsel weer als faeces worden uitgescheiden en dus slechts 10 procent vastgelegd. Voor carnivoren liggen de vastgelegde hoeveelheden veel hoger, in de grootte-orde van 30 tot 50 procent, met uitschieters tot 75 procent. Het deel van het voedsel dat door dieren wordt gebruikt voor onderhoud varieert sterk. In het algemeen kan gezegd worden dat naarmate de lichaamsbouw ingewikkelder is er meer nodig is om het complexe systeem van het organisme in goede conditie te houden. Voor volwassen mensen, die geen zware lichamelijke arbeid verrichten, is dit vrijwel 100 procent, voor een groeiend kuiken 30, voor een groeiend varken of kalf 40 en voor een legkip 50 procent (Van Es, 1975). Uiteindelijk geldt dat de zonne-energie die het systeem binnenkomt gelijk is aan de warmte-energie die – afgezien van de (tijdelijk) in stabiele vorm vastgelegde energie – het systeem verlaat. Figuur 2a geeft een en ander schematisch weer.

Behalve in de vorm van voedsel kan de in het plant-



Figuur 2a Vereenvoudigd schema van de energiestroom in een niet (dominant) door de mens beïnvloed ecosysteem.

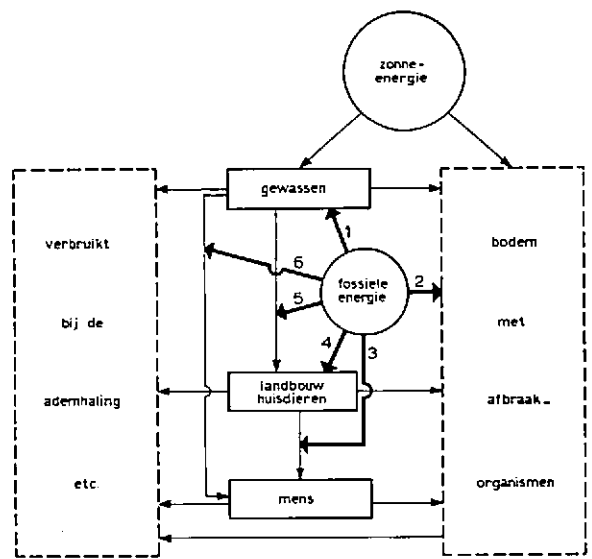
aardige of dierlijke (dode) weefsel vastgelegde energie ook door de mens geoogst worden om (warmte-) energie te leveren door verbranding.

Naast fossiele brandstoffen zoals bruinkool, steenkool en aardolie wordt daarbij steeds meer aandacht geschonken aan recent gevormde koolstof als plantaardige energiebron. Het gebruik van hout voor warmte-energieproductie staat hierbij voorop, maar daarnaast kan ook gedacht worden aan het produceren van vloeibare of gasvormige energiebronnen uit biomassa. De oogstbaarheid, mogelijkheden voor transport en de import van (fossiele) energie die hiervoor en voor het productieproces nodig zijn vormen belangrijke factoren voor de berekening van de uiteindelijke efficiëntie. Zo gebruiken wij in de ecosystemen van de moderne landbouwproductie op allerlei niveaus grote hoeveelheden fossiele energie voor de handelingen en processen die uiteindelijk leiden tot een consumeerbaar product (figuur 2b).

3 Biomassa en primaire productie in verschillende ecosystemen

De laatste decennia wordt veel aandacht besteed aan vergelijkend onderzoek naar de (netto) primaire productie en de biomassa vastgelegd in verschillende ecosystemen. Vooral het IBP (International Biological Programme) heeft veel bijgedragen aan de stroom van informatie, zowel over meettechnieken als over resultaten, gepubliceerd in vergelijkbare eenheden.

Bij de productie in ecosystemen is over het algemeen niet de inkomende stralingsenergie beperkend,



- 1 Veredeling van gewassen, ziektebestrijding etc.
- 2 Bodembewerking, bemesting
- 3 Oogsten (slachten, melken, etc.) en conserveren.
- 4 Verzorging, huisvesting, etc.
- 5 Oogsten (maaien, etc.) en conserveren.
- 6 Oogsten (plukken, rooien, etc.) en conserveren.

Figuur 2b Vereenvoudigd schema van de energiestroom in een door de mens gedomineerd (landbouw) productie ecosysteem.

maar veeleer de beschikbaarheid van de onmisbare voedingselementen voor de organismen, van water en van de klimaatsfactoren die de omzettingssnelheden bepalen. De klimaatsfactoren worden op hun beurt echter wel weer grotendeels bepaald door de (verdeling van de inkomende) stralingsenergie op aarde. Bij een beschouwing over de energiestroom in ecosystemen en de omzettingprocessen daarbij dienen dan ook steeds het mineralenaanbod, water en temperatuur mede in aanmerking genomen te worden. Het is zinvol te bedenken dat een ecosysteem, behalve in termen van trofie-niveaus ook opgebouwd gedacht kan worden in termen van organisatieniveaus. Hierbij geldt dat op elk niveau het systeem zich in stand houdt en groeit, ook al gaat dat ten koste van de onderliggende samenstellende niveaus. Zo blijft de cel bestaan ondanks, of zelfs dankzij, het vervangen van chemische bestanddelen. Het organisme blijft bestaan of groeit zelfs ondanks het afsterven van afzonderlijke cellen. Populaties groeien uit over perioden die veel langer zijn dan de levensloop van de samenstellende organismen. Ecosystemen ontwikkelen zich ondanks het vervangen van bepaalde populaties. De omgevingsfactoren ter plaatse bepalen het voorkomen van plant- en diersoorten. Populaties kunnen tot ontwikkeling komen als de organismen in staat zijn tot overleving en repro-



Tropisch regenwoud in Maleisië. Het tegengestelde van woestijnvegetatie in termen van diversiteit, biomassa en produktie. Foto: J. van den Bos.

duktie. Uit deze populaties kan het ecosysteem zich ontwikkelen via terugkoppelingsmechanismen, totdat in een constant (zij het fluctuerend) pakket van omgevingsfactoren een evenwicht is bereikt tussen de biomassa en deze omgevingsfactoren. De beperkingen opgelegd aan het systeem door de omgevingsfactoren zullen minder zijn naar mate meer (klimaats)factoren sterker afwijken van een optimaal niveau. Daardoorheen speelt dan nog de beïnvloeding door verstoringen. Naarmate deze verstoringen heviger en frequenter zijn zal de biomassa ook afnemen.

Tegen deze achtergrond dienen de cijfers van tabel 1 gelezen te worden. De hoogste primaire produktie en de grootste hoeveelheden biomassa worden gevonden in het tropische regenwoud, de laagste in woestijngebieden en toendra's waar respectievelijk water (en nutriënten) en temperatuur beperkende factoren zijn. Worden deze weggenomen door irrigatie, bemesting etc. dan kunnen ook daar hoge waarden worden bereikt. Dit vergt echter een aanzienlijke (fossiele) energie-inbreng (fig. 2b). De lage waarden van de toendra

zijn vooral te wijten aan het beperkte aantal groeidagen per jaar. De invloed van lengte van het groeiseizoen (eenjarige tegenover meerjarige gewassen!) speelt ook een belangrijke rol bij de produktie die met landbouwgewassen gehaald kan worden (tabel 2). Voor tarwe geldt een groeiseizoen van ongeveer 150 dagen terwijl suikerriet het gehele jaar door kan groeien.

4 Bossen

Bossen slaan als energieproducenten een goed figuur in vergelijking tot andere vegetatietypen, zelfs landbouwgewassen. De netto-primaire produkties gegeven in de laatste kolom van tabel 1 liggen hoger dan de waarden voor de landbouwgewassen (met uitzondering voor de intensieve suikerrietcultuur).

Eerder werd reeds aangegeven dat de snelheid waarmee organisch materiaal door fotosynthese wordt vastgelegd afhankelijk is van een groot aantal factoren. Bomen, de samenstellende organismen van het vegetatietype bos, hebben een aantal eigenschappen die hen in staat stellen een hoog niveau van energievastlegging te bereiken. Als houtige planten kunnen ze uitgroeien tot enorme afmetingen waardoor in een bos een grote hoeveelheid fotosynthetisch actief weefsel kan worden opgebouwd. Bomen kunnen daarmee grote hoeveelheden koolzuur opnemen en een zeer groot deel van het invallende licht benutten. Het oppervlak van de boomkronen is een soort heuvelslandschap dat maakt dat het kroonoppervlak dat de directe instraling – waarvan de invalshoek in de loop van de dag en in het seizoen wisselt – kan opvangen veel groter is dan hetgeen opgevangen zou kunnen worden op een plat oppervlak. Bij lagere lichtintensiteiten neemt de efficiëntie van het gebruik toe. Veel bladoppervlak zit juist in deze iets lagere intensiteiten. Er is zelfs gesuggereerd dat de wisselende lichtinval op het bladoppervlak door bewegingen van het blad, de efficiëntie van de energiefixatie zou verhogen. De hoge produktieniveaus zijn alleen mogelijk als een voldoende toevoer van voedingsstoffen en water is gegarandeerd.

Het zeer grote bodemvolume dat door het wortelstelsel van bomen kan worden benut vormt hiervoor een belangrijke bijdrage. Ovington & Heitkamp (1960) vonden een in termen van energievastlegging hogere efficiëntie voor naaldhout dan voor loofhout in hun experimenten. Als mogelijke oorzaken geven zij dat naaldhout het gehele jaar door fotosynthetisch actief kan zijn, terwijl voor het bladverliezende loofhout voor een deel van het jaar de fotosynthese – alleen nog via chlorofyl in de takken – op een zeer laag pitje staat. Naaldhout zou verder eerder een gesloten kronendek vormen en de konische vorm van de kronen geeft een grotere "canopy roughness". De donkerder kleur van

Tabel 1 Biomassa en netto-primaire produktie voor de grote vegetatie-eenheden op aarde en voor landbouwgewassen. Gecompileerd uit een aantal bronnen, zie o.a. Rodin & Basilevich (1968) en Jones (1979).

vegetatie-aanduiding	biomassa (ton. ha ⁻¹)	netto-primaire produktie (g. m ⁻² .jaar ⁻¹)	
	spreiding	spreiding	gemiddelde
tropisch regenwoud	450-800	1000-5000	2000
savanna	2-150	200-2000	700
half woestijn vegetaties	1-40	10-250	70
mediterrane vegetaties	170-350	250-1500	1800
loofbossen in gematigde zone	100-500	400-2500	1500
boreale naaldhoutbossen	100-350	200-2000	600
toendra	5-30	5-400	150
landbouwgewassen	5-120	100-4000	650

Tabel 2 Netto-primaire produktie van enkele geselecteerde landbouwgewassen. Naar Duckham & Masfield (1970).

gewas	netto primaire produktie (g. m ⁻²)	
	per jaar	per dag groeiseizoen
tarwe wereldgemiddelde	344	2.3
intensief (Nederland)	1250	8.3
rijst wereldgemiddelde	497	2.7
intensief (Italië & Japan)	1440	8.0
suikerbiet wereldgemiddelde	765	4.3
intensief (Nederland)	1470	8.2
suikerriet wereldgemiddelde	1725	4.7
intensief (Hawai)	6700	18.4

naaldhout geeft minder lichtreflectie terwijl ook het bladvolume per landoppervlakte-eenheid groter is.

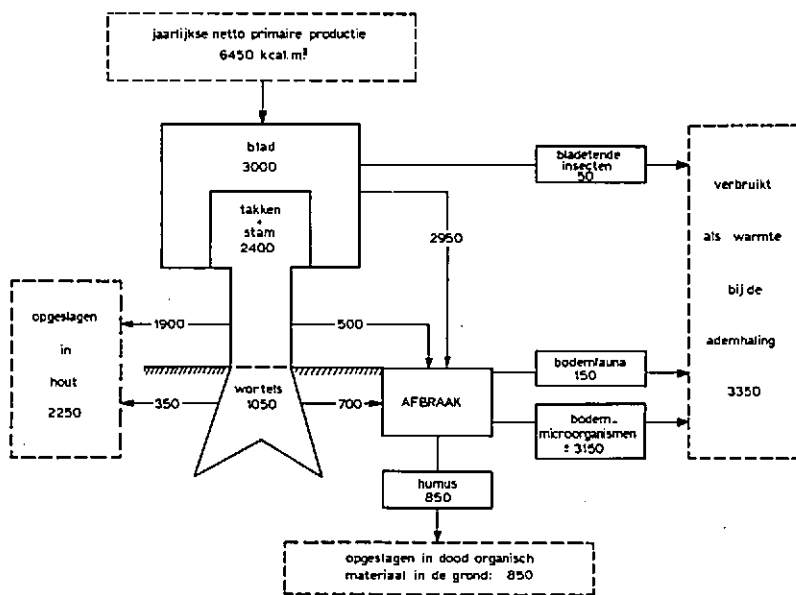
Voor *Picea omorika* vonden de auteurs een jaarlijkse energievastlegging in de bovengrondse delen van ongeveer 2,7 procent van de binnenkomende stralingsenergie. Met de wortels erbij zou dat ongeveer 3,5 procent worden. Ze gingen hierbij uit van een netto hoeveelheid instraling van 270570 kcal/m²/jaar. Voor een opstand van ongeveer 20 jaar oud zou de efficiëntie veel hoger (tot zelfs het dubbele) kunnen zijn. Ter vergelijking kan vermeld worden dat bieten (*Beta vulgaris*) gedurende de meest produktieve twee en een halve maand groei een efficiëntie van de energievastlegging halen van 5 à 6 procent. Dit betekent dat de efficiëntie van de gemiddelde energieomzetting door bovengenoemde bomen bij een leeftijd van ongeveer 20 jaar over het gehele jaar in dezelfde orde van grootte ligt als die voor bieten in de meest produktieve periode.

De netto-primaire produktie en de biomassa van bossen vormen ongeveer 50, respectievelijk 90 procent van de totale hoeveelheden hiervan op aarde. In Nederland hebben Van der Drift c.s. in IBP-kader onderzoek gedaan naar de produktie en afbraak van organische stof in een 140-jarig wintereikenbos op het landgoed Meerdink bij Winterswijk (Van der Drift, 1974; 1975).

Van de beschikbare stralingsenergie bleek 2,2 procent bij de fotosynthese benut te worden. Figuur 3 geeft een overzicht van de energiestroom per jaar, zoals die kon worden afgeleid uit de gepubliceerde gegevens. Van de geassimileerde energie bleek ongeveer de helft te verdwijnen als warmte via de ademhaling van de kleine herbivoren en "afbraak"-organismen. Ongeveer een achtste verdween als dood organisch materiaal in de grond en de rest, ongeveer 35 procent tenslotte werd vastgelegd in de vorm van hout.

5 Calorische waarde van plantaardig materiaal

De "energie-inhoud", calorische waarde of verbrandingswarmte per gewichtseenheid van plantaardig materiaal is grotendeels bepaald door de chemische samenstelling. De calorische waarde neemt toe met het koolstofgehalte, terwijl een hoger vochtgehalte leidt tot een lagere calorische waarde. Voor een aantal plantaardige materialen zijn de calorische waarden samengevat in tabel 3. Hoewel de waarden op het eerste gezicht weinig uiteen lijken te lopen is toch het verschil tussen bijvoorbeeld zonnebloembladeren met 3,2 en hout van 5,0 kcal. per gram droge stof een verschil van 36 procent en bedraagt zelfs het verschil tussen kruidenvegetaties en hout nog 10 tot 20 procent. Ook deze



Figuur 3 Benadering van de energievastlegging en energiestroom in Kcal per vierkante meter per jaar voor een 140-jarig eikenbos (afgeleid uit gegevens in Van der Drift, 1975).

Tabel 3 Calorische waarden (kcal. per gram droge stof) voor een aantal plantaardige materialen. Naar verschillende auteurs, gecompileerd in Moss & Morgan (1981), Klass (1981) en Lieth (1968).

Houtachtige vegetaties:		
loofhoutsoorten	hout	4,8
	bast	4,7
	naalden	4,8
naaldhoutsoorten	hout	5,0
	bast	5,2
	naalden	5,1
struiken (N.-Amerika)		
Quercus ilex en Q. pubescens (Frankrijk, Spanje)		4,7-4,9
Populus plantage (Duitsland)		4,6
Pinus sylvestris (Engeland)		4,8
Kruidachtige vegetaties:		
Grassen (Japan)		4,0-4,3
Phleum pratense (Japan)		4,2
Gemengde kruidenvegetatie (N.-Amerika)		4,4
Mossen en lichenen (N.-Amerika)		4,1-4,2
Zonnebloem (Duitsland)	wortels	4,6
	stengels	4,0
	bladeren	3,4
	vruchten (zaden)	5,0
Mais (Duitsland)	wortels	3,2
	stengels	4,2
	bladeren	4,0
	vruchten (zaden)	4,3
Houtskool		7,1

waarden dienen in aanmerking te worden genomen bij berekeningen over energie, productie en biomassa in ecosystemen.

Geraadpleegde literatuur

Dobben, W. H. van & R. H. Lowe-McConneel. 1975. Unifying concepts in ecology. Report of the plenary sessions of the

First Int. Congress in Ecology, The Hague 1974. Junk, The Hague, Pudoc, Wageningen.

Drift, J. van der. 1974. Production and decomposition of organic matter in an oak woodland. In: Neth. Committee for the IBP Final Report 1966-1971. North Holl. Publ. Cy, Amsterdam. p. 26-32.

Drift, J. van der. 1975. Productie op het land. In: Productiviteit in biologische systemen. G. J. Vervelde (red.), Pudoc, Wageningen. p. 197-220.

- Duckham, A. N. & G. B. Masfield. 1970. Farming systems of the world. Chatto and Windus, London.
- Eckardt, F. E. ed. 1968. Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Proc. of the Copenhagen Symposium. Natural Resources Research series V. Unesco, Paris.
- Es, A. J. H. van, 1975. Heterotrofe produktie bij dieren. In: Produktiviteit in biologische systemen. G. J. Vervele (red.), Pudoc, Wageningen. p. 105-127.
- Jones, G. 1979. Vegetation productivity. Longman, London.
- Klass, D. L. (ed.) 1981. Biomass as a nonfossil fuel source. ACS Symposium Series 144. American Chemical Society, Washington D.C.
- Lieth, H. 1968. The measurement of calorific values of biological material and the determination of ecological efficiency. In: Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Proc. of the Copenhagen Symposium. Natural Resources Research series V. Unesco, Paris. p. 233-242.
- Moss, R. D. & W. B. Morgan. 1981. Fuelwood and rural energy production and supply in the the humid tropics. Publ. for the UN University by Tycooly, Dublin.
- Ovington, J. D. & D. Heikamp. 1960. The accumulation of energy in forest plantations in Britain. Journal of Ecology 48: 639-646.
- Phillipson, J. 1966. Ecological energetics. Studies in Biology no. 1. Arnold, London.
- Rodin, L. E. & N. I. Basilevich. 1968. World distribution of biomass. In: Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Proc. of the Copenhagen Symposium. Natural Resources Research series V. Unesco, Paris. p. 45-52.
- Stout, B. A. 1979. Energy for world agriculture. FAO Agriculture Series No. 7, FAO, Rome.
- Vervele, G. J. (red.) 1975. Produktiviteit in biologische systemen. Pudoc, Wageningen.