

**MEDEDELINGEN VAN DE LANDBOUWHOGESCHOOL
WAGENINGEN • NEDERLAND • 64-16 (1964)**

**RENDEMENT VAN DE OMZETTING DER
LICHTENERGIE IN LABORATORIUMPROEVEN
EN BIJ DE GROEI VAN GEWASSEN**

(With a summary in English)

E. C. WASSINK

*Laboratorium voor Plantenphysiologisch Onderzoek,
Landbouwhogeschool, Wageningen, Nederland
Mededeling No. 233; 87e over Photosynthese*

(Ontvangen/Received 20-X-1964)

H. VEENMAN & ZONEN N.V. • WAGENINGEN • 1964

W711 697

INHOUD¹⁾

1. INLEIDING	1
2. QUANTENRENDEMENT	2
3. ENERGIEOMZETTINGEN	7
4. STOFPRODUCTIE EN FORMATIEVE EFFECTEN	15
5. MONDIAAL PHOTOSYNTHESENDEMENT	26
6. SAMENVATTING	28
7. SUMMARY	29
8. LITERATUUR	31

¹⁾ Het manuscript van dit artikel diende als grondslag voor een voordracht op een Photosynthesesymposium van de Kon. Nederl. Botanische Vereniging, gehouden in het Laboratorium voor Plantenfysiologisch Onderzoek van de Landbouwhogeschool te Wageningen, op 19 oktober 1963. De illustraties hebben als projecties bij de voordracht dienst gedaan. Bij het opgeven van literatuur is voorrang gegeven aan gemakkelijk toegankelijke publicaties en aan overzichtsartikelen met veel literatuuropgaven. De ter illustratie van het betoog aangehaalde voorbeelden zijn met enige voorkeur aan het onderzoek van het Laboratorium voor Plantenfysiologisch Onderzoek van de Landbouwhogeschool ontleend. Aldus kan het artikel tevens een indruk geven van vraagstelling en uitwerking in een deel van het werkprogram van genoemd laboratorium en als zodanig mede dienen als aanvulling op enige vroegere artikelen (lit. opgaven a), b), c), d), e) e.a.).

Publicatie lijkt gerechtvaardigd door de poging tot synthese van enige uiteenlopende typen van gegevens. De meeste figuren zijn zonder wijziging aan de vermelde bronnen ontleend. Fig. 20b en 23 werden uit tabellarische gegevens in de vermelde bronnen voor deze gelegenheid samengesteld.

1. INLEIDING

Nadat de betekenis van het licht voor de fotosynthese, in eerste instantie voor de zuurstofproductie, tegen het einde van de 18e eeuw door onderzoekingen van in 't bijzonder VAN BARNEVELD en INGENHOUSZ duidelijk was geworden (1), waarbij ook de differentiatie tussen licht en warmtewerking was gemaakt, sprak ROBERT MAYER in 1845 (2) voor het eerst duidelijk de stelling uit dat de vluchtige energie van het zonlicht op aarde door planten als chemische energie wordt gefixeerd en aldus bruikbaar wordt.

Het is de moeite waard het volgende uit de betreffende verhandeling van MAYER aan te halen.

‘... Die Natur hat sich die Aufgabe gestellt, das der Erde zuströmende Licht im Fluge zu haschen und die bewegligste aller Kräfte, in starre Form umgewandelt, aufzuspeichern. Zur Erreichung dieses Zweckes hat sie die Erdkruste mit Organismen überzogen, welche lebend das Sonnenlicht in sich aufnehmen und unter Verwendung dieser Kraft eine fortlaufende Summe chemischer Differenz erzeugen.

Die Organismen sind die Pflanzen. Die Pflanzenwelt bildet ein Reservoir, in welchem die flüchtigen Sonnenstrahlen fixiert und zur Nutzniessung geschickt niedergelegt werden; eine ökonomische Fürsorge, an welche die physische Existenz des Menschengeschlechtes unzertrennlich geknüpft ist und die bei der Anschauung einer reichen Vegetation in jedem Auge ein instinktartiges Wohlgefallen erregt.

Die reduzierenden Wirkungen, welche das Sonnenlicht auf anorganische und organische Substanzen ausübt, sind allenthalben bekannt. Die Reduktion erfolgt am stärksten im hellen Sonnenlichte, schwächer im Schatten, und fehlt ganz im dunkeln und beim Kerzenlichte; sie beruht nach dem Obigen auf der Umwandlung einer gegebenen Kraft in eine andere, auf der Umwandlung von mechanischem Effekt in chemische Differenz.

... Wir wissen, das die Materien, um welche die Pflanze zunimmt, und die, welche von der Pflanze ausgeschieden werden, in Summa den aufgenommenen Materien gleich sind. Der Baum, welcher viele tausend Pfunde wiegt, hat jeden Gran Materie von seiner Umgebung aufgenommen. Es findet in der Pflanze nur eine *Umwandlung*, nicht eine *Erzeugung* von Materie statt.

Dieser Satz bildet die verbindende Brücke zwischen Chemie und Pflanzenphysiologie; seine Wahrheit ist mehr *à priori* einleuchtend, als durch Versuche, welche überall kleine Einrede zulassen würden, in den einzelnen Fällen zu erweisen. Die gleichen Gründe wie dort bestimmen uns nun, anzunehmen, dass die Pflanzen auch eine *Kraft* nur zu verwandeln, nicht aber zu erschaffen vermögen.

Die Pflanzen nehmen eine Kraft, das Licht, auf, und bringen eine Kraft hervor: die chemische Differenz. Das Gesetz des logischen Grundes nötigt den Naturforscher, die Leistung mit dem Aufwande in Kausalzusammenhang zu bringen. Dieser Aufwand, oder die Lichtaufnahme, ist, wie wir seit SAUSSURE wissen, das notwendige Erfordernis zu einer Leistung, zur Reduktion...’ (2, p. 74-76).

MAYER brengt naar voren dat het hier om een reductie gaat welke in 't donker niet verloopt, en op ‘consumptie van zonlicht’ berust (l.c., p.77).

SACHS is wellicht de eerste geweest, die duidelijk uitsprak, dat de afscheiding van zuurstof het uitwendig waarneembare teken is, dat in de cellen brandbare stof wordt gevormd op kosten van koolzuur, water en andere hooggeoxydeerde verbindingen (cf. 3).

Reeds MAYER stelde de vraag of de omstandigheid dat licht in planten in chemische energie wordt omgezet, meebrengt dat planten minder door de zon worden verwarmd dan dode voorwerpen.

Quantitatief onderzoek naar de grootte van de energieomzetting geschiedde in hoofdzaak eerst in de 20e eeuw, afgezien van opbrengstbepalingen van gewassen, die reeds vroeger plaats vonden en o.m. reeds door LIEBIG (4) worden vermeld.

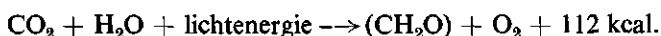
Uit de bekende onderzoeken over de energiebalans van bladen van BROWN en ESCOMBE (5) in de eerste jaren van de 20e eeuw kwam wel vast te staan dat het overgrote deel van de ingestraalde energie door de bladen voor de verdamping wordt gebruikt, een deel van de straling wordt doorgelaten of als thermale emissie weer aan de atmosfeer afgestaan; voor de fractie die voor verdamping wordt gebruikt geven BROWN en ESCOMBE bij volledige absorptie ca. 80%, voor de reëmissie ca. 20%, voor de koolzuurassimilatie slechts iets in de orde van 1%.

De vraag of dit het maximaal bereikbare rendement van de omzetting representeert moet stellig ontkennend worden beantwoord, daar hiernaar bij de proefcondities niet was gestreefd; ook ontbrak het nog aan inzicht in de factoren, die de hoogte van het photosyntheserendement bepalen. Een vruchtbaarder aanpak van het rendementsprobleem kon eerst beginnen nadat F. F. BLACKMAN en medewerkers (omstreeks dezelfde tijd) het principe van de limiterende factoren voor de koolzuurassimilatie hadden geformuleerd (6). Het was daardoor duidelijk, dat de vraag naar het maximaal bereikbare rendement van de lichtenergie slechts beantwoord kon worden in gevallen waarin de toevoer van lichtenergie als limiterende factor fungeert.

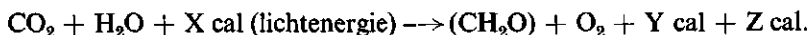
2. QUANTENRENDEMENT

Een eerste duidelijke beantwoording van bovenstaande vraag kwam in 1923 met het bekende onderzoek van O. WARBURG, die tevens als eerste stelde, dat in photochemische processen licht werkzaam is in de vorm van distincte energiequanta, die elk leiden tot een specifieke moleculaire omzetting (7).

Vooraf zij er aan herinnerd, dat het proces der photosynthese, waaronder de reductie van koolzuur met uiteindelijk aan water ontleende waterstof wordt verstaan, sterk endotherm is; de in de balansvergelijking voorkomende energie wordt geheel geleverd door het licht. In de eenvoudigste vorm (met koolhydraat als enig assimilatieproduct) vertoont de reactie een energiedeficit van 112 kcal per g mol CO_2 :



Daar niet a priori is aan te nemen dat het proces zonder verliezen verloopt, verdient het aanbeveling een meer algemene formulering te geven:



Hierin is X: lichtenergie, Y: chemische energie, Z: warmte en andere verliezen (b.v. pigmentfluorescentie).

$$X = Y + Z$$

Y/X (cal/cal) is het energierendement van het proces; $X(h\nu)/\text{CO}_2$ (mol) of $X(h\nu)/\text{O}_2$ (mol) is het quantengetal nodig voor de reductie van 1 mol CO_2 , resp.

de ontwikkeling van 1 mol O_2 ; het omgekeerde hiervan is het z.g. quantenrendement.

WARBURG verrichtte zijn onderzoek met dichte suspensies van *Chlorella*, bij lage lichtintensiteit, zodanig dat zoveel mogelijk alle lichtenergie die op het assimilatievat viel, werd geabsorbeerd. De totale gemeten fotosynthese was relatief zo laag, dat de ademhaling van de cellen niet geheel werd gecompenseerd. WARBURG verkreeg, zoals bekend, zijn resultaat met behulp van de manometrische methode, waarbij hij zich van de z.g. 2-vaatjes techniek bediende. Hierbij worden zowel zuurstofproductie als koolzuurconsumptie afgeleid uit 2 gelijktijdig en gelijk belichte proefvaatjes, die alleen verschillen in de verhouding gasvolume/vloeistofvolume en daardoor in de z.g. vatconstante.

Uit dit onderzoek, waarbij de fotosynthese op de beschreven manier in blauw, groen, geel en rood licht werd gemeten, concludeerde WARBURG dat in blauw ca. 5, in de overige lichtsoorten ca. 4 lichtquanta nodig zijn voor de reductie van 1 mol CO_2 . Het iets hogere getal in blauw verklaarde hij doordat licht door carotenoiden geabsorbeerd, met geringer rendement in de fotosynthese zou worden verwerkt dan licht dat door chlorophyl wordt geabsorbeerd. Dit in aanmerking nemende, kan dus het rendement over het spectrum als constant en wel 4 quanta per molecuul CO_2 worden beschouwd.

WARBURG's onderzoek heeft lange tijd geïsoleerd gestaan en een min of meer magische invloed uitgeoefend, in 't bijzonder ook doordat, speciaal door KLUYVER en een deel van zijn school, aan het getal 4 een zeer principiële betekenis werd toegekend, n.l. uitdrukken dat 1 lichtquant in beginsel één reductietrap van het CO_2 zou bewerkstelligen, dus 1 waterstofatoom resp. electron zou overdragen. Waar CO_2 en het eindproduct CH_2O juist 4 reductie-trappen verschillen, scheen het getal 4 als theoretische limiet een plausible verklaring te vinden, terwijl de vondst van dit getal door WARBURG een uitdrukking van diens sublieme experimentele techniek scheen te zijn (8).

Opvolgende onderzoekers hadden veelal moeite het bewuste resultaat te benaderen, in 't bijzonder onder omstandigheden van positieve fotosynthese en in verdunde systemen, waarvoor echter uiteraard moeilijkheden en mogelijke gebreken van de techniek een afdoende verklaring leken te geven. Te meer waar enige onderzoekers steun gaven aan WARBURG's getal van 4 quanta, b.v. RIEKE en EICHHOFF (9) voor groene cellen en FRENCH en NAKAMURA voor purperbacteriën (10). Tegen het einde van de dertiger jaren begon echter steeds meer twijfel te rijzen aan de algemeengeldigheid van het quantengetal 4. In 't bijzonder DANIELS en medewerkers rapporteerden in onderzoek met verschillende methoden geen lagere quantengetallen dan 8-10, in proeven welke er op het eerste gezicht wellicht nog niet geheel overtuigend uitzagen (11).

Een nieuwe phase trad in 1939 in door het onderzoek van EMERSON en LEWIS (12). Strikt werkende volgens de methode van WARBURG en medewerkers konden zij zijn uitkomst reproduceren en vonden zelfs nog lagere quantengetallen in de buurt van 3. De verklaring bleek, dat de manometeruitslagen niet beantwoordden aan een gaswisseling behorende bij stationnaire fotosynthese. Door de korte waarnemingstijden (10 min) en de overige proefomstandigheden speel-

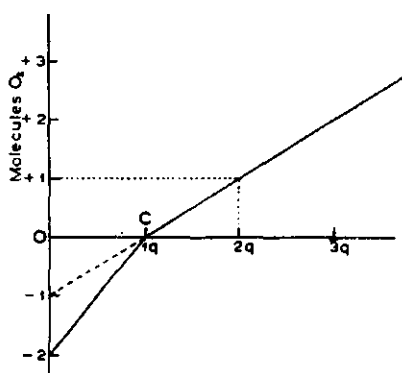


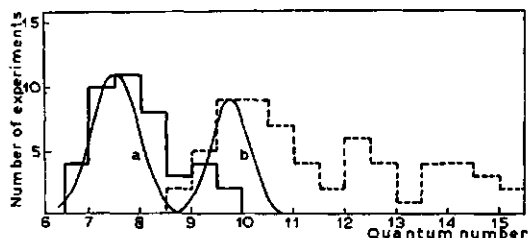
FIG. 1.
Lichtintensiteit-photosynthesekromme van een groene cel, volgens KOK (13) (lichtintensiteit in quanta; q is het aantal quanta per mol O_2).

de b.v. een 'CO₂-gush' aan het begin van de belichting een belangrijke rol.

EMERSON beschouwde dit waarschijnlijk terecht als een plausible verklaring voor WARBURG's cijfers en sprak verder de overtuiging uit dat het quantengetal voor positieve fotosynthese onder stationnaire belichtingscondities waarschijnlijk niet lager ligt dan 8 à 10.

KOK (13), in Nederland, onderzocht het quantenrendement in verdunde *Chlorella*-suspensies en schonk veel aandacht aan nauwkeurige bepaling van de lichtabsorptie met behulp van de bol van ULBRICHT. In zure en neutrale media vond hij een gemiddelde van de gunstigste waarden van ca. 7.5 quant per mol CO₂. In alkalische media lagen de gunstigste waarden bij hogere quantengetallen (ca. 9.75) zoals ook door EMERSON c.s. gevonden (Fig. 1). KOK vermeldt, dat de helling van de photosynthesekromme beneden het compensatiepunt belangrijk steiler is, waarbij het quantengetal tot ca. 3.75 kan dalen, dit zou samenhangen met een remming van de ademhaling door licht tot ca. 50% (Fig. 2). FRANCK heeft dit verschijnsel later geïnterpreteerd als duidende op herassimilatie van tussenproducten van de ademhaling in zwak licht, zodat hier wederom de normale fotosynthese-vergelijking niet zou gelden. De beide delen van de photosynthesekromme met verschillende helling (een tijdlang als 'KOK-effect' in de literatuur aangeduid) zouden een basis vormen om de resultaten van WARBURG (die overwegend beneden het compensatiepunt waren verkregen) en de waarden van latere onderzoekers met elkaar te verzoenen. In latere jaren is echter twijfel gerezen aan de algemeenheid van het 'KOK-effect' (cf. 14, p. 464). Opgemerkt moet worden, dat WARBURG zelf nooit een waarde beneden 8

FIG. 2.
Statistiek van gevonden quantengetallen bij *Chlorella*, in niet alkalische (getrokken lijn, a) en alkalische media (gebroken lijn, b), volgens KOK (13).



gevonden heeft in een carbonaat-bicarbonaatmedium; de lagere getallen werden steeds gevonden in zure media, met de 2-vaatjesmethode.

Kok verbindt aan zijn resultaten theoretische beschouwingen, uitgaande van een 6-quantentheorie waarbij 4 op de klassieke wijze CO_2 tragsgewijze zouden reduceren, en 2 aanleiding zouden geven tot de vorming van bij deze reductie noodzakelijke energierijke fosfaten.

Merkwaardigerwijze is de in wezen toch simpele vraag: hoeveel omzetting van het primaire substraat CO_2 voor een gegeven hoeveelheid licht maximaal wordt verkregen, zelfs voor in principe overzichtelijke systemen nog steeds niet volledig eenduidig beantwoord.

Hoewel enkele recente ontwikkelingen nog vermelding verdienen, kan toch gezegd worden, dat deze nog geen definitieve oplossing hebben gebracht. Verschillende redenen zijn hiervoor mede verantwoordelijk naast de aan het experiment inherente moeilijkheden, waarbij de meting van de hoeveelheid geabsorbeerd licht en de vaststelling van de essentiële elementen van de chemische balans-vergelijking in 't bijzonder zijn te noemen.

Ten aanzien van dit laatste kan worden gezegd, dat de waarneming dat $\text{CO}_2/\text{O}_2 = 1.00^1$ over een voldoende tijd, essentieel is voor het vertrouwen dat de algemene fotosynthesevergelijking kan worden aangenomen als geldig voor het betreffende experiment. Indien de kans bestaat dat deze vergelijking onder de proefcondities niet volledig geldt, is de O_2 -afscheiding als meer karakteristiek voor het energierendement te beschouwen dan de CO_2 -opname, aangezien essentieel de energie van het licht voor een reducerende werking wordt gebruikt.

Een andere principiële moeilijkheid is, dat ongunstige proefcondities of toestand van het plantenmateriaal onveranderlijk tot te hoge quantengetallen aanleiding geven. Daardoor hebben alleen de laagst gevonden waarden eventueel theoretische betekenis. Men hoort de opvatting verdedigen dat betere of slechtere conditie van de cellen weinig invloed kunnen hebben, daar de metingen onder lichtbeperking worden verricht. Ongunstige omstandigheden zullen echter lichtverzadiging in een aantal cellen naar (eventueel belangrijk) lagere lichtintensiteiten verschuiven, zodat aan de voorwaarde van lichtbeperking niet volledig meer wordt voldaan met als gevolg 'verspilling' van lichtenergie en verhoging van het gevonden quantengetal (cf. 14, pp. 460-463).

Hierbij sluit een andere opmerking aan, n.l. dat het bepaalde quantengetal een statistisch gemiddelde vertegenwoordigt, b.v. uit de diverse cellen in een suspensie van algen of in een blad. In het bijzonder in een suspensie van eencelligen zal men een statistische variatie aantreffen. Wordt dus voor een suspensie een quantengetal van b.v. 8 gevonden, dan zullen in deze suspensie zeker een aantal cellen moeten worden gevonden met een lager, onbekend quantengetal, b.v. 6, of misschien zelfs 4. Stelt men de vraag naar de principieel mogelijke hoogste opbrengst, dan zal men met laatstgenoemde waarden rekening moeten houden, daar het waarschijnlijk is dat alle cellen in de suspensie kwalif-

¹⁾ althans met geringe afwijking.

tatief dezelfde balansreactie uitvoeren, met kwantitatief verschillende limiteringen (14, 1.c.).

Een en ander illustreert enige redenen waardoor de langdurige controverse tussen verschillende onderzoekers kon blijven bestaan.

WARBURG heeft in latere jaren zijn studies voortgezet en is tot een beeld gekomen dat zeer aanmerkelijk afwijkt van dat van de meeste andere onderzoekers. Hij stelt zich voor dat een verbinding van 1 mol CO_2 en 1 mol chlorophyl in een donkerreactie met behulp van ademhalingsenergie tot een 'photolyt' wordt waarin de aan C gebonden O_2 losser gemaakt is en met behulp van 1 lichtquant kan worden afgesplitst. Hiertoe zou nodig zijn dat van de 3C en 3O_2 uit 3 moleculen door licht gesplitst photolyt er 2 recombineren in een 'respiratory back reaction'. Met het oog hierop trekt WARBURG de vondst van A. BROWN, dat de O_2 -consumptie in licht niet is verhoogd (in een isotopenexperiment), in twijfel. Mede verwerpt hij uiteraard hoge quantengetallen uit andere laboratoria, alsmede het concept van de 'photosynthetic unit' (15).

Kort zij nog gewezen op de mogelijke betekenis van recente inzichten in het mechanisme. Hoewel het hier niet de bedoeling is het mechanisme van de fotosynthese te discussiëren, zij er op gewezen dat langzamerhand waarschijnlijk is geworden dat de productie van een reducerend agens en de ontwikkeling van zuurstof (of althans van een hooggeoxydeerde precursor) verzorgd worden door verschillende delen van het totale pigmentsysteem met verschillende spectrale gevoeligheid. Het chlorophyl *a* schijnt in (minstens) 2 vormen gediifferentieerd te zijn, waarbij de ene (sterk fluorescerende) opgenomen is in het door DUYSSENS als 'Pigment System 2' aangeduide complex (16) waarin b.v. bij het eencellige roodwier *Porphyridium cruentum* ook de phycobilinen zijn opgenomen, en dat cytochroomreductie en O_2 -ontwikkeling verzorgt. Een niet of zwak fluorescerende chlorophyl-*a* component, opgenomen in 'System 1', is betrokken bij cytochroomoxydatie en PN-reductie. Beide systemen zijn dus in het betreffende cytochroom gekoppeld.

Verschijselen die met deze situatie samenhangen zijn o.a. 1) het feit dat chlorophyl *a* sterker fluoresceert op licht, door phycoerythrine (bij *Porphyridium*) geabsorbeerd, dan op licht door chlorophyl *a* 'zelf' geabsorbeerd, hetgeen bij een ongedeeld chlorophyl *a*-systeem niet mogelijk is; 2) vermindering van het quantenrendement in uitsluitend licht van het uiterste rood (EMERSON; boven 680 m μ in groene algen, boven 650 m μ in rode algen); 3) het feit dat deze vermindering van het rendement kan worden opgeheven door toevoegen van licht van kortere golflengte; het werkingsspectrum van dit 'enhancement effect' of 2e EMERSON-effect correspondeert met het absorptiespectrum van de voornaamste accessoire pigmenten, b.v. chlorophyl *b*, fucoxanthol en de phycobilinen; 4) de 'chromatic transients' van BLINKS: veranderingen van de fotosynthesesnelheid bij overgang van een golflengte op een andere (b.v. 675 $\rightarrow$ 600 m μ in rode wieren) zelfs als de stationnaire fotosynthese snelheid dezelfde is. BLINKS concludeert dat deze waarnemingen suggereren dat verschillende pigmenten 'may be doing different things, not merely at different rates' (verdere toelichting en lit. opgaven b.v. in 14, p. 468 e.v.).

DUYSSENS c.s hebben recentelijk argumenten aangevoerd voor de voorstelling dat de energie van systeem 2 (met chlorophyl a_2) wordt overgedragen aan de geoxydeerde vorm van een component Q (die derhalve de fluorescentie van chlorophyl *a* (= a_2) dooft; door overname van energie wordt Q gereduceerd en

is dan niet meer in staat tot overname van energie van chlorophyl a_2 , ze kan weer worden geoxydeerd door een reactie opgewekt door systeem 1 (met chlorophyl a_1). Als totale reactie geven DUYSSENS c.s.:



De verdere tussenstoffen kunnen hier niet besproken worden, slechts zij vermeld dat PN phosphopyridinenucleotide is (17).

In principe blijft in dit systeem de mogelijkheid gehandhaafd, dat langs deze weg door 4 lichtquanten 4 H-atomen van H_2O naar CO_2 worden overgedragen, waarbij echter 2 gescheiden pigmentsystemen (met verschillende chlorophyl a -componenten) samenwerken. Het lijkt niet uitgesloten dat hierbij toch bepaalde verliezen optreden. Hoe groot deze zijn zal alleen experimenteel kunnen worden vastgesteld, b.v. in een type experiment als eenmaal door WARBURG genomen, waarbij hij het rendement van een kleine hoeveelheid rood licht bepaalde als surplus gegeven boven een (grotere) ongemeten hoeveelheid wit licht, die positieve fotosynthese gaf welke echter nog wel lichtgelimiteerd was. WARBURG vond toen voor het toegevoegde rode licht een quantengetal van 4; uit het oogpunt van de recente ontwikkeling was het rode licht echter wellicht niet voldoende zuiver.

Door dit experiment te herhalen met beurtelings door de systemen 2 en 1 preferent geabsorbeerd licht als overmaat resp. surpluslicht, is het wellicht in principe mogelijk het quantengetal voor beide deelreacties afzonderlijk vast te stellen en aldus dat voor de totale reactie te schatten.

Tot zover het onderzoek naar het quantenrendement in engere zin, dat slechts zeer summier behandeld kon worden. Behalve naar de genoemde literatuur zij nog verwezen naar: B. KOK (17a).

3. ENERGIEOMZETTINGEN

De vraag dient nu besproken te worden: Wat betekenen de quantengetallen voor de energieomzetting? Nemen wij voorlopig 8 à 10 quanta per geassimileerd mol CO_2 als 't meest waarschijnlijk voor positieve fotosynthese aan, en stellen wij de gemiddelde energieinhoud der quanta in b.v. daglicht (tussen 400 en 700 μ , het voor fotosynthese bruikbare gebied) op 50 kcal per $\text{N}h\nu$, dan is het energetisch rendement 20 à 30 %. Deze omzetting kan dus voorlopig als maximum voor de positieve fotosynthese van groene plantendelen worden beschouwd. Men verlieze niet uit het oog dat het hierbij gaat om geabsorbeerde energie in het verwerkbare spectraalgebied, terwijl licht als beperkende factor fungeert en gecorrigeerd is voor de ademhaling.

De belangrijke vraag is nu gesteld, in hoever deze waarde door de stofproductie van groeiende planten wordt benaderd.

Een redelijke benadering kan alleen verwacht worden als de primaire stofproductie door de fotosynthese de groei limiteert en niet b.v. de opname van minerale voedingsstoffen. Bovendien is er uiteraard veel kans dat, in 't bijzonder onder natuurlijke omstandigheden, licht niet steeds als limiterende factor fungeert.

Rendement der zonneënergie gedurende de vegetatieperiode voor enkele
landbouwgewassen

Yield of solar energy during the whole growing season for some agricultural crops

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Gewas Crop	Opbrengst droge stof Production dry matter		Chem. energie erg/cm ² × 10 ¹⁰ Chemical energy	Vegetatie- periode Growing period	Straling Radiation			Rende- ment = kol. 4 : kol. 8 Yield: i.e. col. 4 : col. 8
	kg/ha	gr/cm ²			cal./ cm ²	zicht- baar (assimileer- baar) cal./ cm ² visible (photo- synthe- sizable)	= 7 in erg/ cm ² × 10 ¹⁰	
Aardappels <i>Potatoes</i>	9600	9,6	1,5	Apr.—Sept.	58100	29000	1,22	1,23%
Wintertarwe <i>Winter wheat</i>	10450	10,45	1,62	Nov.—Aug.	61000	30500	1,28	1,26%
Suikerbieten <i>Beetroots</i>	16000	16,0	2,5	Mei—Oct.	54400	27200	1,14	2,2 %
Voederbieten <i>Mangels</i>	16000	16,0	2,5	Mei—Oct.	54400	27200	1,14	2,2 %
Koolrapen <i>Turnips</i>	11000	11,0	1,72	Mei—Oct.	54400	27200	1,14	1,5 %
Wortelen <i>Carrots</i>	6860	6,86	1,07	Mei—Oct.	54400	27200	1,14	0,94%
Uien <i>Onions</i>	3500	3,5	0,55	Apr.—Sept.	58000	29000	1,22	0,45%
Cichorei <i>Chicory</i>	9000	9,0	1,40	Mei—Oct.	54400	27200	1,14	1,32%
Stoppelknollen <i>Rapes</i>	3600	3,6	0,56	Aug.—Nov.	21700	10850	0,45	1,24%
Westerwolds raai gras <i>Rye-grass of Wester- wolde</i>	10200	10,2	1,60	Mrt.—Oct.	67500	33800	1,42	1,13%
Mais <i>Maize</i>	12800	12,8	2,0	10 Mei—10 Sept.	43600	21800	0,92	2,18%
Suikerriet <i>Sugar cane</i>	33000	33,0	5,2	Apr.—Mrt.	120000	60000	2,53	2,05%

¹⁾ Volgens gegevens uit Batavia. *Data of Batavia.*

FIG. 3. Enige gegevens omtrent het rendement van hogere planten onder natuurlijke omstandigheden. Uit (19).

Men kan om hierin een nader inzicht te verkrijgen b.v. betrouwbare landbouwkundige opbrengstgegevens vergelijken met de op de akker gedurende de vegetatieperiode gevallen zonneënergie. In vele gevallen bestaan niet alleen gegevens over het landbouwkundig interessante deel van het gewas, zoals zaden, wortels, knollen, maar ook over het geproduceerde loof, stengels, etc.

RABINOWITSCH (18) heeft oudere berekeningen op dit gebied verzameld.

In enige, in 1948 verzamelde gegevens, gebaseerd op optimale landbouwkundige opbrengsten in Nederland (19), bleken de rendementen, berekend op basis van koolhydraat voor alle droge stof en 50% verwerkbare totale straling, voor de meeste gewassen te liggen tussen 1 en 2% (Fig. 3), zeer veel lager dus dan de theoretisch maximale voor de fotosynthese. Zoals reeds aangeduid, is dit op zichzelf niet verwonderlijk; belangrijk is een indruk van de grootte van de discrepantie te krijgen. Als oorzaken, die voor de rendementsvermindering in aanmerking komen werden opgesomd (19):

- 1° te hoge stralingsintensiteit,
- 2° te gering CO₂-gehalte,
- 3° te lage temperatuur,
- 4° andere beperkende factoren, b.v. te geringe vochtigheid,

5° lichtverlies tussen de planten,

6° voorlopig moeilijk overzienbare factoren, als: verlopend assimilatorisch rendement gedurende lange belichtingen, b.v. 's namiddags minder dan 's ochtends; verlies gedurende de nacht door ademhaling.

Verder werd nog de anorganische voeding genoemd. Er werd op gewezen dat planten bij stikstofgebrek klein blijven: de te geringe stikstoftoevoer belet blijkbaar een rendabele omzetting van primaire assimilaten in plasma, zodat de fotosynthese niet leidt tot een passende vergroting van de hoeveelheid assimilatorisch weefsel. Verder werd nog gewezen op de invloed van de bladikte op de mate van opvulling van de minima in de chlorophyl-absorptiekromme.

Wij zullen op deze punten later nog nader ingaan in verband met nieuwere gegevens.

Langs twee wegen is, zowel in ons laboratorium als elders, getracht het probleem van de energieomzetting tijdens de groei experimenteel te benaderen.

Ten eerste door te trachten het rendement van de groei van algenculturen onder verschillende omstandigheden te bestuderen, vanaf kleine culturen in het laboratorium onder gecontroleerde condities tot massaculturen in de open lucht. Ook in enige andere laboratoria is hieraan veel aandacht geschonken (cf. 20). Op dit werk zal thans niet in bijzonderheden worden ingegaan. Slechts zij vermeld, dat werd aangetoond, dat een energierendement van ca 20% bereikbaar is (Fig. 4) onder gecontroleerde omstandigheden en bij relatief lage lichtintensiteit (21), terwijl de maximale rendementen onder natuurlijke omstandigheden en in grote culturen voorlopig in de orde van 8% liggen (22). Zonder bijzondere voorzorgen liggen ze in de orde van 2-4% (23). Algenculturen zijn aantrekkelijke studieobjecten wegens de betrekkelijk gemakkelijke conditionering van diverse factoren, hun homogeniteit en hun snelle groei.

In de tweede plaats kan voor een nadere studie van het probleem bij hogere planten aansluiting worden gezocht bij landbouwkundige opbrengsten.

Hierbij kan aangeknoopt worden bij in (19) vermelde gegevens uit proeven van SACHS, die de vermeerdering van het drooggewicht door assimilatie naging

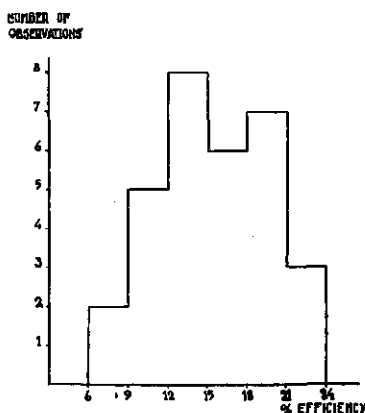


FIG. 4.
Statistiek van het licht-groeirendement in culturen van *Chlorella* in Na-licht. Uit (21).

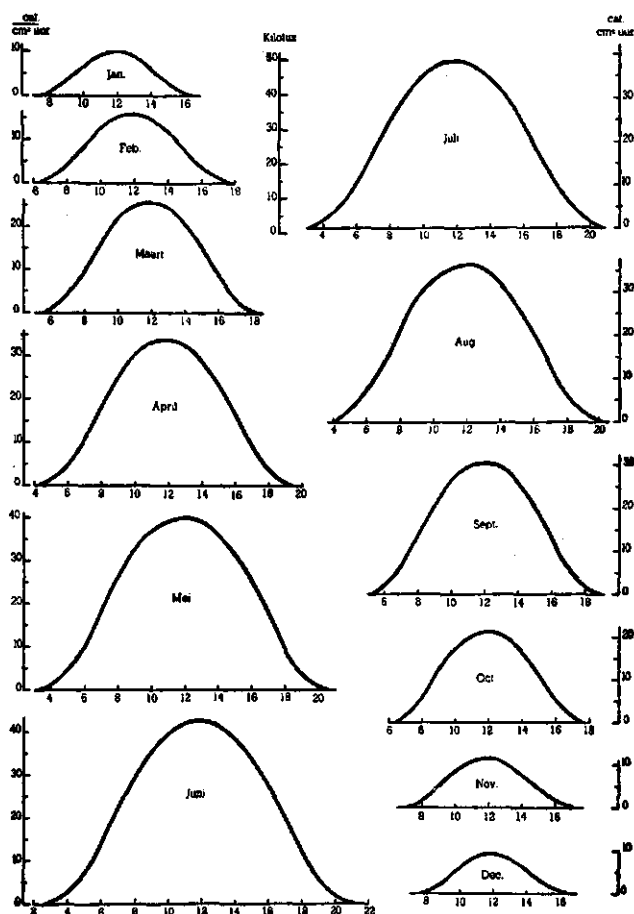


FIG. 5.
Dagelijkse gang van de
totale globale zonne-
straling. Volgens REE-
SINCK (cf. 19).

bij bladen van *Helianthus* en *Cucurbita* gedurende een deel van één dag. In verbinding met de daglichtgegevens van REESINCK (Fig. 5) komt men voor deze kortdurende proeven tot rendementen van 3.4% van de lichtenergie en van 7.0% als men van de door SACHS mede op grond van het transport van assimilaten in het donker berekende waarden uitgaat. Opgemerkt werd, dat het plausibel leek dat deze cijfers tussen de voor proeven onder constante, optimale condities en die voor de hele groeiperiode in liggen.

Met de WARBURGmethode in 1946 bepaalde photosynthese van bladschijfjes (24) gaf (in het lichtlimiteringsgebied) quantengetallen van 10-15 per mol O_2 in Na-licht, d.i. ongeveer 20% energierendement; met de infrarood gasanalyse-techniek vond GAASTRA (25) in dit laboratorium bij bladen van suikerbiet een maximaal quantenrendement van 0.1, hetgeen overeenkomt met een energierendement van ca. 17.8% v.h. ingestraalde licht (kwiklicht).

Bovendien werden in kweekproeven in dit laboratorium in 1949 door GLAS en GAASTRA onder kunstlicht in limiterende lichtintensiteiten, rendementen van

12-19 % gevonden, in andere soortgelijke proeven lagen de rendementen veelal tussen 7 en 11 % (cf. 23).

Het is uiteraard duidelijk, dat men voor wel alle in (19) vermelde gewassen met uitzondering wellicht van het grasgewas twee oorzaken voor verlaging van het totaalrendement speciaal kan aanwijzen. In het begin van het seizoen treedt een belangrijk lichtverlies tussen de planten op. Bovendien is het waarschijnlijk dat de toename in drooggewicht per tijdseenheid in de rijpingsphase achteruitgaat.

GAASTRA (26) vergeleek in 1958 door BOONSTRA (27) in 1942 verkregen suikerbietopbrengsten in periodieke oogsten met stralingsgegevens van ZUIDHOF en DE VRIES (28). Ten aanzien van het spectraalgebied van 400-700 m μ bedroeg het rendement in het midden van het seizoen 7-9 %, belangrijk hoger dus dan over het gehele seizoen, zoals op grond van de reeds opgesomde oorzaken te verwachten was. GAASTRA (26) vermeldt dat 80-90 % van de totale droge stof geproduceerd werd in $\pm$ 45 % van het groeiseizoen (2½ maand). Genoemde rendementsbedragen zijn vergelijkbaar met de hoogste waarden tot dusver gevonden voor algencultuur. In een experimenteel onderzoek van KAMEL (29) met gerst bleek een soortgelijk verloop van het rendement, in 't bijzonder bij hoge lichtintensiteiten (Fig. 6).

Gebruik makende van de door GAASTRA (25) bepaalde fotosynthesekromme van een blad van de suikerbiet, welke praktisch overeenstemt met door BOEHNING en BURNSIDE (30) bepaalde krommen voor een aantal verschillende planten, heeft DE WIT (31) een stel formules ontwikkeld waardoor wat hij noemt de 'potentiële fotosynthese' geschat kan worden, d.i. de fotosynthese van een gesloten gewasoppervlak, waarbij aangenomen wordt dat de bladen geen bepaalde uitgesproken richting hebben en de assimilatie van enkele bladen weergegeven kan worden door een zuivere BLACKMANKromme. Van belang is nog dat deze beschouwingen gelden voor 0.03 % CO₂, daar GAASTRA experimenteel heeft aangetoond dat CO₂-limitering verantwoordelijk is voor de lichtverzadiging onder deze condities. (Fig. 7).

Voor Nederland zou de potentiële fotosynthese ('true' photosynthesis) van

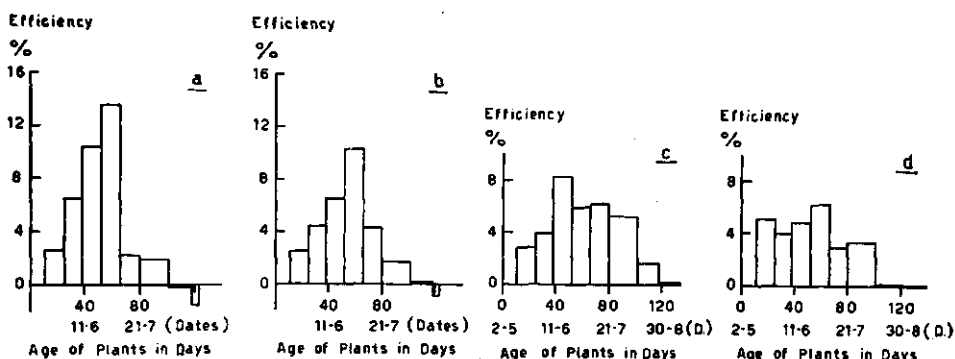


FIG. 6. Verloop van het licht-groeirendement bij gerst, gedurende het seizoen bij 4 verschillende lichtintensiteiten (resp. 100, 80, 50 en 25 % daglicht). Volgens KAMEL (29).

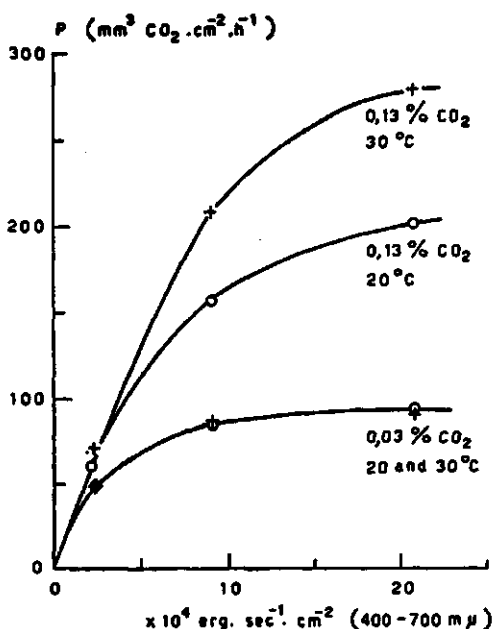


FIG. 7.
Photosynthese van een komkommerblad
in relatie tot lichtintensiteit, temperatuur
en CO_2 -gehalte. Uit GAASTRA (33).

April t/m September volgens DE WIT 44.8 ton/ha bedragen, de netto toename drooggewicht (of 'apparent' photosynthesis) ca. 20% minder (dissimilatie), dus ~ 36 ton. De maximale seizoenproductie van gras, die thans wordt verkregen, is ± 15 ton (bij de gegevens van WASSINK (19) werd hiervoor 10.2 ton genomen).

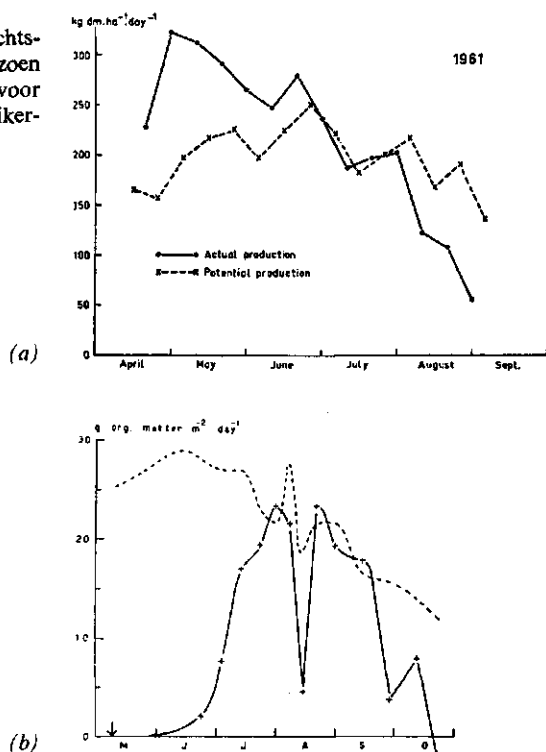
Volgens een aanvullende berekening van ALBERDA (32) lopen de potentiële photosynthesewaarden uiteen van 40-290 kg CH_2O /ha/dag van de donkerste tot de lichtste maanden, het rendement van 9.1 tot 6.1% in dezelfde richting. Voor apparent photosynthesis (of productie) zijn beide waarden 20% lager geschat.

Enige onderzoekers (MAKKINK, GAASTRA (26,33) ALBERDA (32)) hebben aangetoond, dat in het eerste deel van het seizoen voor gesloten vegetaties (gras) en in het midden van het seizoen voor zaadplanten, waarbij zich dan eerst het gewas sluit, de actuele productie ongeveer met de volgens DE WIT (31) berekende potentiële productie overeenkomt of deze overtreft; tegen het eind (en eventueel aan het begin) van de vegetatieperiode is de productie (en het rendement) belangrijk lager (Fig. 8a,b). Is het terugblijven aan het begin van het seizoen vermoedelijk grotendeels toe te schrijven aan onvolledige bedekking van de grond (en wellicht in 't begin ook aan te lage temperatuur), over de reden voor de daling van de opbrengst tegen 't eind van 't seizoen is men het niet eens.

Een indicatie van een factor waarmee men rekening moet houden is gegeven in enige resultaten in een onderzoek met *Gladiolus* in dit laboratorium (34). Gevonden werd, dat het totaal drooggewicht na 25 augustus nauwelijks meer toeneemt. Niettemin zijn de planten dan geenszins dood, zoals blijkt uit de omstandigheid, dat na deze tijd de belangrijkste ontwikkeling van de nieuwe

FIG. 8.

Actuele en potentiële drooggewichtsproductie gedurende het groeiseizoen bij gras (a) (volgens ALBERDA (32), voor bijzonderheden zie aldaar) en suikerbiet (b) uit (33)).



knol nog plaats vond, terwijl het stengelgewicht terugloopt (Fig. 9). Blijkbaar treden in deze phase interne omzettingen en stoftransporten op, waarvan vermoed kan worden dat ze direct of indirect op kosten van uit fotosynthese beschikbare energie plaats vinden

Iets soortgelijks is uit KAMEL's gegevens voor gerst (29) af te leiden; bij volle of 3/4 daglichtintensiteit stijgt het drooggewicht na 65 dagen weinig meer, het rendement van de energieomzetting daalt vrij abrupt, terwijl de ontwikkeling van de aar dan nog in zijn beginstadium is. (Fig. 10).

In een recent figuurtje, gebaseerd op een analyse van BRIGGS, KIDD en WEST uit 1920 laat FOGG (35) zien dat de grootste groeisnelheid van een maisplant (in % van het drooggewicht) valt ver voor de vorming van mannelijke en vrouwelijke bloemen (Fig. 11).

Een verschijnsel, dat hiermee niet geheel te vergelijken is, maar er toch op lijkt, vindt men bij verouderende algenculturen. Deze worden rijker in koolhydraat en vetgehalte, terwijl het energierendement sterk terugloopt (36, 37, 38). In algenculturen kan dit verschijnsel kunstmatig te voorschijn worden geroepen door uitputting van de stikstoftoevoer. In de natuur komt het ook voor; de bekende rode vorm van *Haematococcus pluvialis* dankt deze kleur aan een door carotenoiden rood gekleurde vetdruppel; de jonge, eiwit en plas-

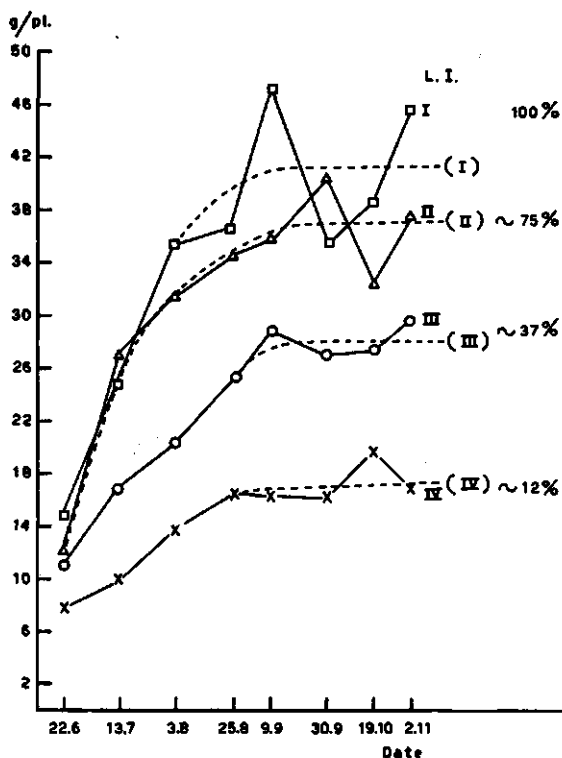


FIG. 9.
Drooggewicht per plant in *Gladiolus*, op verschillende data en 4 verschillende daglichtniveaus, verkregen door beschaduwing. Uit (34).

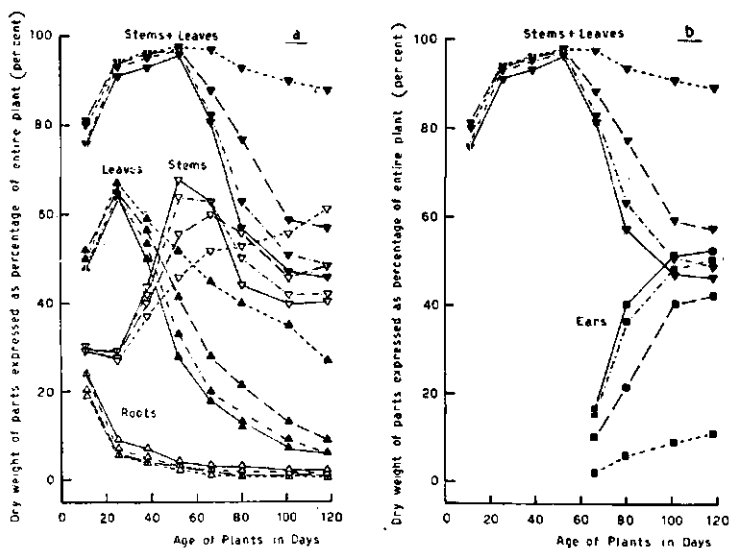
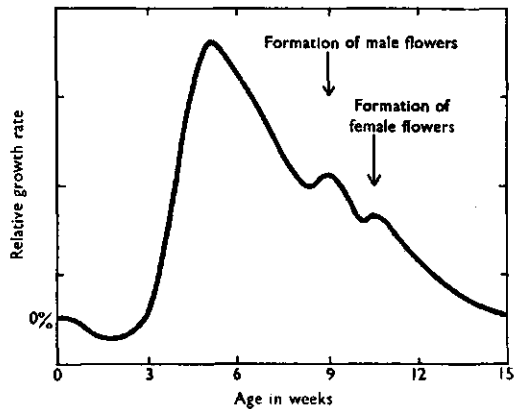


FIG. 10. Effect van de lichtintensiteit op wortels, bladeren, stengel en aargroei als % van totaal-gewicht bij gerst, in opeenvolgende oogsten. — vol daglicht, ---- 80%, --- 50%, -.- 25%, Δ wortels, $\blacksquare$ bladen, $\circ$ stengel, ∇ stengel + bladen, $\diamond$ aar. Uit KAMEL (29).

FIG. 11.

Groei van de maisplant (droogge-
wicht). Volgens BRIGGS, KIDD en
WEST, 1920, uit (35).



marijke, actief delende vorm van deze alg is groen; in geschikte culturen, ook op agar, kan men de kleurverandering tijdens de ontwikkeling volgen (39).

4. STOFPRODUCTIE EN FORMATIEVE EFFECTEN

De zo juist besproken problematiek leidt tot het beschouwen van het verband tussen formatieve verschijnselen en fotosynthese en productie.

De ontwikkeling van het assimilatorisch apparaat is aan formatieve effecten onderhevig. BENSINK (40) vond dat de lengte/breedte-verhouding van slabladen analoog reageert op de variatie van uiteenlopende uitwendige factoren (Fig. 12). Lage lichtintensiteit, hoge nachttemperatuur, licht van lange golflengten, hoog nitraat-niveau, partiële ontbladering, e.a. bevorderen alle de vorming van smalle bladen. Daartegenover bevorderen o.m. hoge lichtintensiteit, lage nachttemperatuur en lage nitraattoevoer de vorming van brede bladen. Belangrijk is ver-

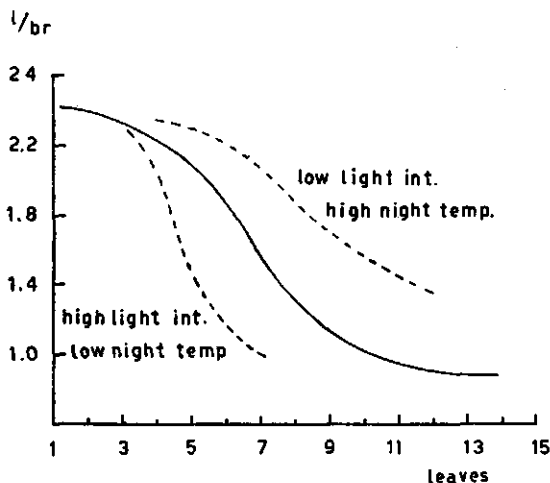


FIG. 12.

Lengte/breedte verhouding (l/b) in opeenvolgende bladen bij sla en de invloed van lichtintensiteit en nachttemperatuur hierop. Volgens BENSINK (40).

der, dat het genoemde formatieve effect gecorreleerd is met een ander formatief verschijnsel, n.l. de spruit-wortelverhouding in de plant. Gevonden werd, dat omstandigheden welke smalle bladen doen ontstaan, eveneens een hoge spruit-wortelverhouding induceren. Deze verhouding, uitgedrukt als wortel-spruit-ratio varieerde b.v. van boven 20% tot beneden 10% tussen lichtintensiteiten van 150000 - 25000 erg/cm² sec en over hetzelfde traject tussen nachttemperaturen van 2° en 26°C respectievelijk. Met betrekking tot de stikstof werd gevonden, dat een waarde van ca. 40% bereikt kan worden bij lage N-toevoer en een vrij hoge lichtintensiteit (66000 ergs/cm² sec). Bij 25000 erg/cm² sec brengt N-gebrek de wortel/spruit ratio tot 20%, tegen beneden 10% onder normale omstandigheden (zie b.v. (43)).

Bepaalde groeistofachtige stoffen, zoals gibberellazuur, geven bij sla aanleiding tot langere en smallere bladen dan de controles en bevorderen dus het lage intensiteits-type (44) (Fig. 13). Hoewel dit door ons tot dusver niet werd gemeten, kan men vermoeden dat ook hier de spruit-wortelverhouding ten gunste van de spruit verschuift; BROUWER (42) vermeldt een geval uit de literatuur waarvoor dit inderdaad zo bleek te zijn.

VAN DOBBEN (45) heeft het vermoeden uitgesproken dat de groeisnelheid wordt bepaald door de spruit-wortelverhouding. Hij vond o.m. bij verschillende planten een invloed van de temperatuur in dezelfde zin als boven voor de nachttemperatuur bij sla opgegeven, met verschillen in temperatuurtraject voor verschillende planten. Hierbij moet echter niet over het hoofd worden gezien, dat een geconstateerde spruit-wortelverhouding zelf het resultaat is van een formatieve reactie op de milieuomstandigheden.

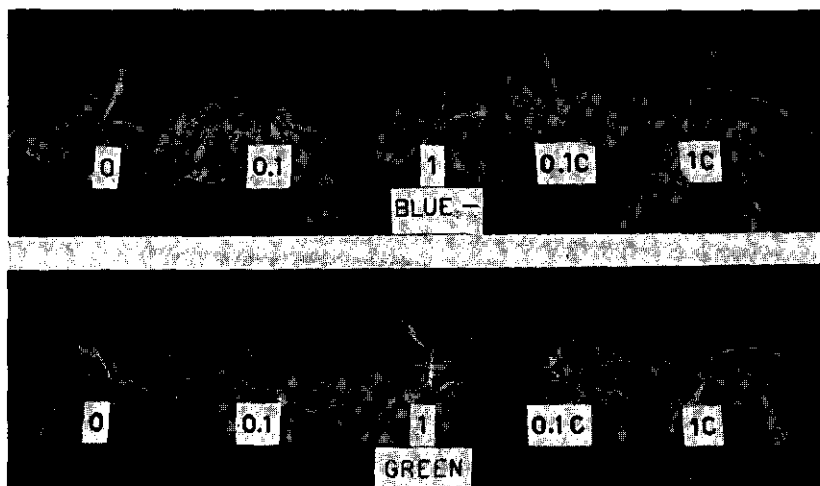


FIG. 13. Invloed van gibberellazuur op de bladvorm bij sla in sterk, monochromatisch licht (zuiver blauw en groen) als uitsluitende belichting. 0, 0.1, 1 = μ g gibberellazuur gegeven op de 1e dag; 0.1 C en 1 C = μ g GA dagelijks toegevoegd. Foto na 30 dagen. Waarnemingen van P.J.A.L. DE LINT; figuur ontleend aan (44).

RICHARDSON (41) vond in veel gevallen een directe correlatie tussen fotosynthese en wortelgroei, in 't bijzonder bij 1-jarige *Acer*-zaailingen. BROUWER (42) heeft het competitieidee tussen verschillende organen sterk naar voren gebracht, in 't bijzonder waar het gaat om belangrijke bouwstenen: koolhydraten, mineralen en water. Hoewel langs deze weg inderdaad het eindresultaat veelal plausibel gemaakt kan worden, is het de vraag of deze beschouwing voldoende recht doet aan de primaire effecten van uitwendige factoren op het morphogeenstisch systeem van de plant, welk systeem o.m. over specifieke spectrale gevoelheden beschikt.

Overigens toont het werk van BENSINK wel aan dat er talrijke formatieve effecten gelijktijdig werkzaam kunnen zijn.

PIETERS (46) vond, dat formatieve effecten ook de eigenschappen van het fotosyntheseapparaat beïnvloeden. Zowel in binnen- als buitenproeven was de verzadigingslichtintensiteit van de fotosynthese in bladen van *Acer Pseudoplatanus* practisch lineair gecorreleerd met de intensiteit waaronder de bladen waren gegroeid (Fig. 14). In veel gevallen ging hiermee eenzelfde verband met de bladdikte gepaard, hoewel niet steeds.

In het reeds genoemde onderzoek met *Gladiolus* (34) bleek de bladvorm (als formatief verschijnsel) nauw gecorreleerd met de lichtintensiteit en, uitgezet als b/l , hetzelfde verband met deze te vertonen als de drooggewichtstoename (Fig. 15). Nog sterker met de lichtintensiteit gecorreleerd was het stengeldrooggewicht; een veel geringere afhankelijkheid van de lichtintensiteit vertoonden de stengellengte en ook het bladoppervlak. Bij de stengellengte kan men dit duiden als een tendens tot etiolement (verhoogde celstrekking); wellicht is de verklaring voor het bladoppervlak in principe dezelfde.

Aan de gedachte van een sterke correlatie tussen in wezen morphogenetische verschijnselen en opbrengst wordt mede uitdrukking gegeven door de in de Engelse literatuur veel gebruikte notaties, als leaf area index (cm^2 bladoppervlak/ cm^2 bodemoppervlak), leaf area ratio (cm^2 bladoppervlak/g droge stof), net

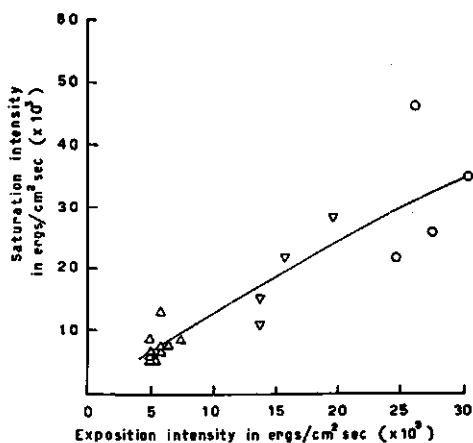


FIG. 14.
Lichtverzadigingsintensiteit van de fotosynthese in bladen van *Acer Pseudoplatanus* in afhankelijkheid van de lichtintensiteit waaronder de bladen zijn gegroeid. Uit (46).

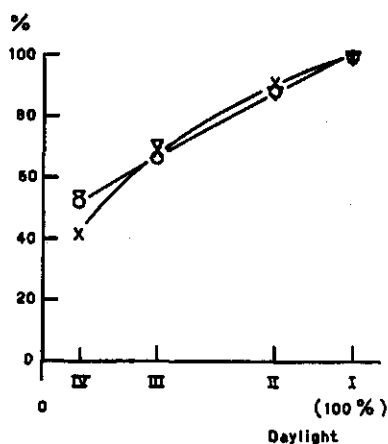


FIG. 15.
Vergelijking van het relative effect van de licht-
intensiteit op drogestofproductie en bladvorm
bij *Gladiolus*, beide in percenten. Uit (34).

assimilation rate (g assimilaat / cm² bladoppervlak/dag) en relative growth rate (g / g /dag). Van belang voor de productie is o.m. het verloop van de leaf area index gedurende het groeiseizoen; de waarde waarbij het gewas 'gesloten' is zal in 't algemeen boven 1 liggen, daar de bladen elkaar ten dele bedekken. Voor het bereiken van de hoogste net assimilation rate is uiteraard de midzomer het beste. Enekele illustraties van een en ander geeft bijgaand plaatje gebaseerd op werk van WATSON (Fig. 16).

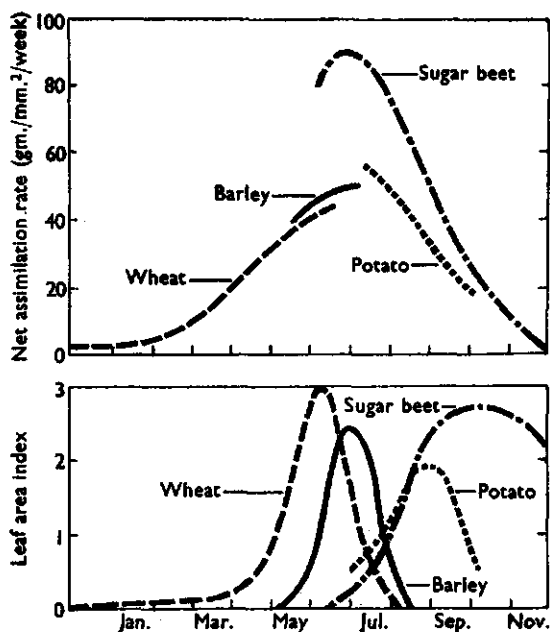


FIG. 16.
Verloop van de net assimilation
rate en de leaf area index bij en-
enkele planten. Volgens WAT-
SON 1956, uit (35).

Bij *Gladiolus* werd gevonden, dat de net assimilation rate afhankelijk is van de lichtintensiteit (34); in 't begin van 't seizoen is deze hoog ($\pm$ tot half juli) en daalt dan min of meer regelmatig tot lage waarden. De daling is daarbij in hoge lichtintensiteiten het grootst. Over het hele seizoen berekend, was de net assimilation rate practisch recht evenredig met de lichtintensiteit.

Bij sla (en ook in andere gevallen, zie boven bij de bladvorm van *Gladiolus*) is er een verband tussen morphogenetische veranderingen en de energiebalans van de plant. BENSINK vond dat de bladvorm voornamelijk bepaald wordt door het product van lichtintensiteit en dagelijkse belichtingsduur. Echter bleek (47) de dagelijkse belichtingsduur belangrijker dan de lichtintensiteit voor bladgrootte en drooggewicht (b.v. 12 uur per dag lichtintensiteit X gaf een veel betere plant dan 6 uur lang 2 X of 24 uur $\frac{1}{2}$ X; X was in deze proef ca. 50000 ergs/cm² sec (kwiklicht HO 2000). Bij dit soort proeven zijn ook de overige proefcondities uiteraard van belang.

Ook genetische factoren beïnvloeden het gedragspatroon; BENSINK vond voor verschillende slavariëteiten een analoge reactie van de bladvorm op verschillen in lichtintensiteit, maar met gelijke *l/b* verhouding bij verschillende absolute waarden van de intensiteit.

Water is een belangrijke productiefactor, het komt evenredig met koolzuur voor in de balansvergelijking van de fotosynthese, het voert minerale voedingsstoffen aan van de wortel naar het blad, het speelt een belangrijke rol bij de warmteregeling van de plant via de transpiratie en tenslotte heeft het een belangrijke formatieve werking.

Tamelijk uitvoerig, hoewel nog inleidend werk is in dit laboratorium gedaan door ABD EL RAHMAN, KUIPER en BIERHUIZEN over het effect van verschillende watergehalten in combinatie met andere factoren op de groei en transpiratie van jonge tomatenplanten. Slechts een enkele uitkomst kan hier worden vermeld. Bij lage temperatuur (10°C) waren transpiratie (Fig. 17) en toename in drooggewicht (Fig. 18) beide vrijwel niet afhankelijk van de watertoevoer (tussen 90 en 52.5% gemiddelde bodemvochtigheid); bij stijging van temperatuur nam de afhankelijkheid van beide van het vochtgehalte toe (48). Een merkwaardige relatie bleek te bestaan voor de transpiratie per eenheid van drooggewicht, het z.g. water requirement (49). Dit vertoonde bij elke temperatuur een BLACKMAN kromme, met gemeenschappelijke helling (Fig. 19). Het limiterende gebied wordt beheerst door de beschikbaarheid van water uit de grond (bij de hoogste temperatuur, 25°, wordt geen verzadiging bereikt); de verzadigingsniveau's bij de lagere temperaturen vertonen dezelfde relatie als de voor die temperaturen geldende verdampingswaarden voor een PICHE verdampingsmeter en worden in hoofdzaak door het vapour pressure deficit bepaald. Dit schijnt te betekenen, dat elke eenheid van plantmateriaal, eenmaal gevormd, verdampt als een PICHE meter, tenzij onvoldoende watertoevoer zich hiertegen verzet. Een en ander doet geen nadere uitspraak over de aard van de factoren, die transpiratie en groei afzonderlijk bepalen, uit andere proeven werd waarschijnlijk dat, bij 25°, bij de hoogste vochtigheid, de worteltemperatuur verantwoordelijk is voor de limitering van de wateropname (49).

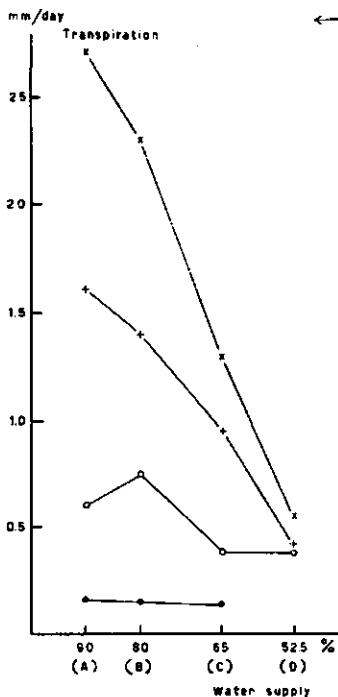


FIG. 17.
Effect van luchttemperatuur en watervoorziening op de transpiratie van tomatenplanten; × — × 25.7° C, + — + 20.0° C, o — o 15.6° C, ● — ● 10.4° C. Uit (48).

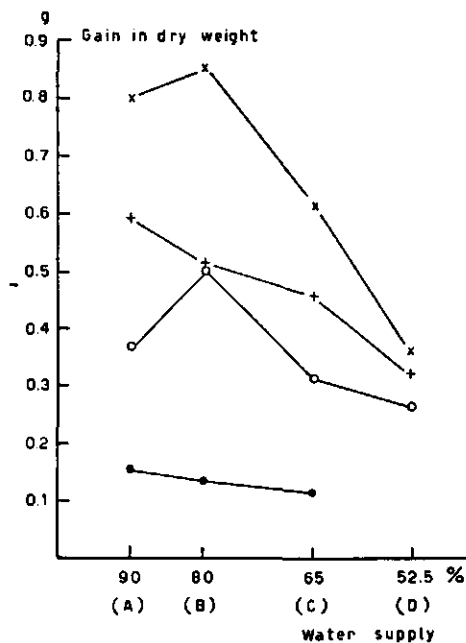


FIG. 18. —→
Effect van luchttemperatuur en watervoorziening op de toename in drooggewicht van tomatenplanten; symbolen als in fig. 17. Uit (48).

Het gecombineerde effect van verschillende watergehalten en verschillende stikstofdoseringen (50) geeft een soortgelijk beeld als dat der temperaturen. Beide oefenen een afzonderlijke invloed uit. Het worteldrooggewicht daalt met toenemend stikstofgehalte en eveneens met afnemend watergehalte. Het spruitdrooggewicht stijgt met toenemend stikstofgehalte en met toenemend watergehalte. Beide factoren limiteren dus de groei, hoewel bij laag watergehalte het effect van de stikstof zeer klein is geworden. De wortel/spruit verhouding daalt sterk met toenemend stikstofgehalte, zoals later ook door anderen gevonden, en daalt iets met toenemend watergehalte (Fig. 20).

Wat betreft de invloed van de lichtintensiteit (51) is de relatie in grote gebieden vrijwel lineair, voor total water loss en gain in dry weight is er een afwijking naar beneden voor zeer lage lichtintensiteit, die nog iets sterker is voor

FIG. 19.

Effect van luchttemperatuur en watervoorziening op het 'water requirement', uitgedrukt als transpiratie in mm per g droge stof. De constante niveaus vergeleken met VPD waarden en gegevens over PICHE-verdamping. Symbolen als in fig. 17. (* = combinatie van $\times$ en +). Uit (49).

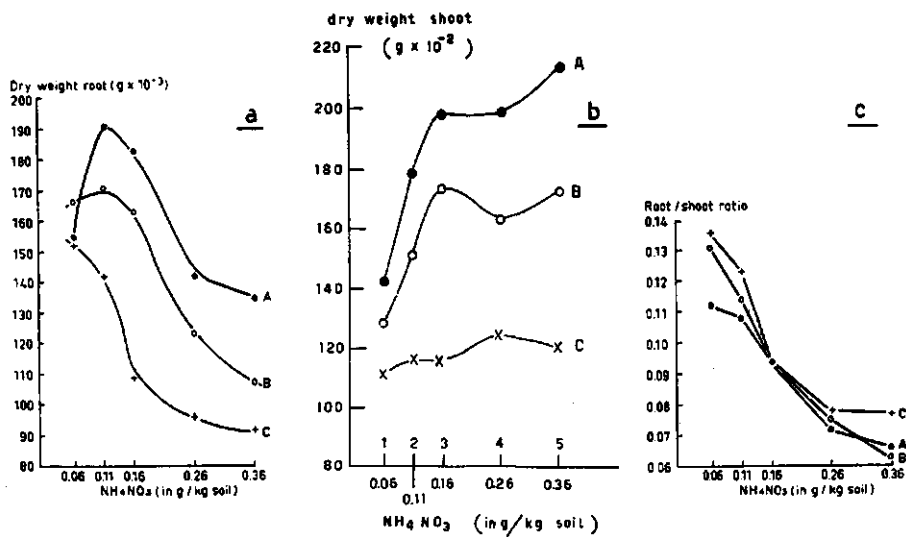
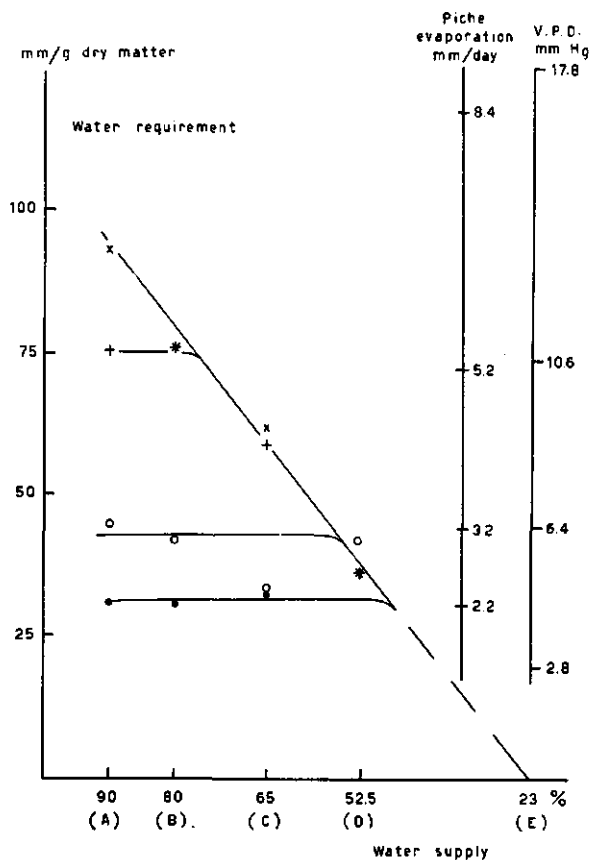


FIG. 20. Effect van stikstof- en watervoorziening op het drooggewicht van de wortels (a), de spruit (b) en de wortel-spruit verhouding (c) bij tomaat. Kromme A: 100-80%, B: 100-50%, C: 100-10% beschikbaar water; a en c uit (50), b volgens gegevens uit (50).

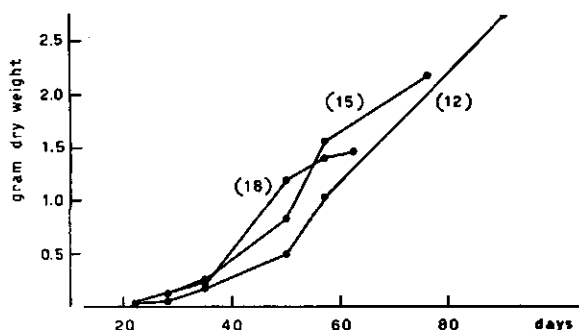


FIG. 21.
Effect van de daglengte op het drooggewicht van spinazieplanten gedurende de groeiperiode. Uit (52).

het waterverlies; het waterrequirement daalt met stijgende lichtintensiteit en wel sterker in het gebied van lage intensiteit.

Als laatste groep van belangrijke factoren die de groei van de planten beïnvloeden, moeten nog de specifieke effecten op de afloop van de ontwikkelingscyclus worden genoemd; allereerst is hier aan het effect van de photoperiode te denken.

VAN OORSCHOT (52) vond voor spinazie, dat de daglengte, zoals bekend, de snelheid van ontwikkeling beïnvloedt (Fig. 21). De drooggewichten reageerden hierbij zodanig, dat aanvankelijk in de zich sneller ontwikkelende planten bij een 18-urige dag grotere drooggewichten werden bereikt; tenslotte werd deze echter gepasseerd door de 15-urige dag en deze op zijn beurt weer door de 12-urige dag; een en ander is een uitdrukking van de omstandigheid, dat in een lange dag de cyclus sneller wordt doorlopen en bij geringer totaalgewicht wordt afgesloten (de dagverlengingen in deze proef geschieden met lage lichtintensiteiten).

Bij korte-dagplanten treedt iets soortgelijks op, maar in omgekeerde richting; de verlengde dag geeft hier aanleiding tot verlengde vegetatieperiode en vergrote productie, zoals SMILDE (53) aantoonde voor *Sesamum indicum* (Fig. 22). De verklaring is ongetwijfeld dezelfde; de 'bewijskracht' schijnt iets geringer dan bij lange dagplanten, daar men gemakkelijker aanvaardt dat dagverlenging vergrote groei geeft, dan dagverkorting.

Hetzelfde geldt b.v. voor korte dag-variëteiten van tabak; VAN DOBBEN heeft het diepzinnige grapje gemaakt dat het bepaald geen toeval schijnt dat de variëteit waaraan GARNER en ALLARD de photoperiodiciteit ontdekten, de naam droeg van 'Maryland Mammoth' (54).

In principe hetzelfde treedt op als de jaarlijkse cyclus op andere, daglengtegevoelige wijze wordt afgesloten; een aardappel b.v. is een korte dagplant voor knolvorming; in korte dag is knolvorming versneld; het vegetatieve apparaat blijft kleiner en het totale drooggewicht en ook de totale knolproductie is kleiner dan in lange dag (Fig. 23), ook als deze tot stand wordt gebracht door zwakke, in eerste instantie uitsluitend formatief werkende bijbelichting, zoals in 1953 in dit laboratorium werd aangetoond (55). Het zelfde geldt voor dahlia en in zekere mate ook voor *Gladiolus* (56).

Tot slot moge in dit verband nog gewezen worden op een afbeelding van HARTSEMA en LUYTEN (57) betreffende *Iris*, var. Wedgwood (Fig. 24). De droog-

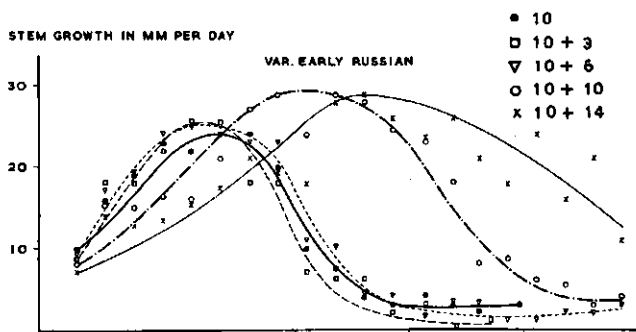


FIG. 22. Effect van de daglengte op de lengtegroei van de stengel bij *Sesamum indicum*. Volgens SMILDE (53).

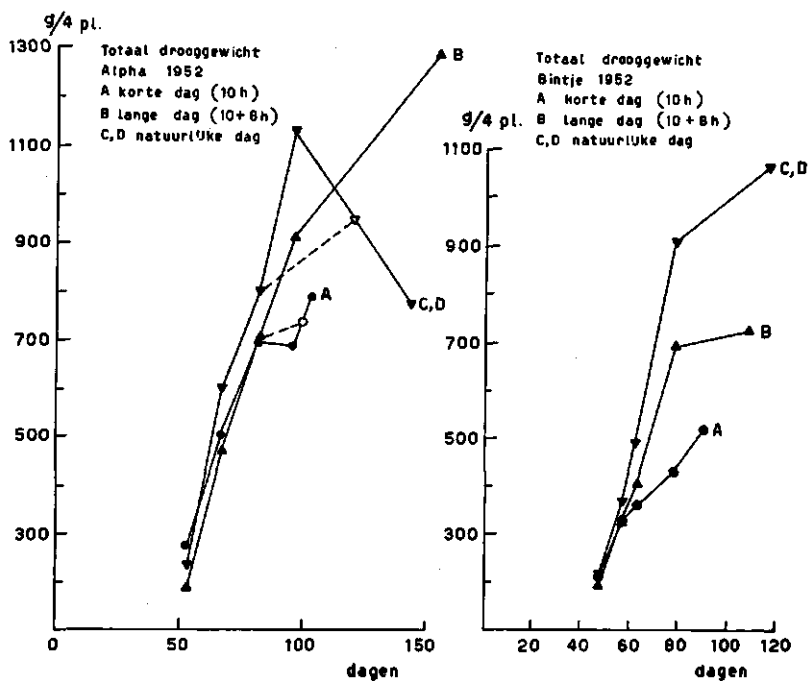


FIG. 23. Effect van de daglengte op het totaal drooggewicht van aardappelplanten (variëteiten Alpha en Bintje). Volgens gegevens uit (55).

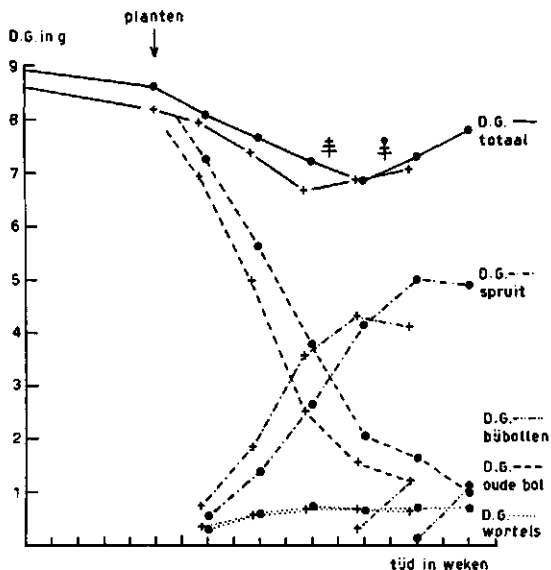


FIG. 24.

Effect van lage-temperatuur voorbehandeling op het drooggewicht van Iris „Wedgwood” gedurende het seizoen. Zie vooral het spruitgewicht. Bloei 100%; ● 6, + 9 weken voorbehandeld bij 13°C. Uit (57).

gewichten van de spruit bij deze bolplanten vertonen een beeld dat sterk aan het door VAN OORSCHOT voor spinazie bij verschillende daglengten gevondene doet denken. Hiermee ging een overeenkomstig verschil in intrede van de bloei gepaard, en in één geval (in een ander niet) een sterk verschil in bloeipercentage in dezelfde richting. Het differentiërende agens was hier niet een verschil in daglengte, maar in de duur van een temperatuurvoorbehandeling, n.l. 6, resp. 9 weken bij 13°, waarbij 9 weken de kortere cyclus en lagere drooggewichten gaf.

Eerder was door HARTSEMA en LUYTEN opgemerkt, dat het aantal loofbladen in dezelfde richting verschilt (58).

Er is aanleiding op te merken dat dit geval een voorbeeld is van ware *thermo-periodiciteit*, wellicht het eerste deugdelijke voorbeeld hiervan, terwijl talrijke verschijnselen die slechts op verschillen in groeisnelheid of in stofbalans berusten, als gevolg van verschillen in temperatuur, ten onrechte hieronder worden gerekend.

Het moge duidelijk zijn, dat het energierendement van gewassen niet alleen een functie is van de fotosynthesecapaciteit van de bladen en van de factoren, die deze direct beïnvloeden, maar tevens in belangrijke mate van factoren die formatief langs verschillende wegen op de groei van de plant inwerken. Deze toch bepalen (b.v. door de grootte van het bladoppervlak) hoe snel een gewas zich sluit en aldus zijn efficiëntie als 'light trap' belangrijk verhoogt, terwijl het verloop van de levenscyclus in sterke mate bepaalt of een assimilatorisch gunstige constellatie korter of langer voortduurt en hoe snel verouderingsverschijnselen van verschillende aard in de planten optreden, gepaard gaande met dalend rendement der fotosynthese.

Het bleek reeds, dat diverse landbouwgewassen, door het samenspel van al deze factoren, uiteindelijk komen tot rendementen in de orde van 1 à 2 % van het

assimileerbare deel der zonneënergie over het gehele groeiseizoen (19). Ook een grasgewas – dat vrijwel het gehele seizoen gesloten is – kwam hierboven niet belangrijk uit. Ongepubliceerde incidentele berekeningen van de schrijver aan houtvegetaties leverden eveneens rendementen van 1 à 2% van de fotosynthetisch verwerkbare straling, althans in de gematigde zone.

Uitvoerige gegevens over productie van houtgewassen onder tropische en gematigde klimaatomstandigheden zijn kortgeleden door BECKING (59) samengevat. Stamhoutproductie van tropische loofbomen onder de beste standplaatscondities bedraagt ca 13 ton droge stof/ha/jaar, in de gematigde zone ca. 5.2 ton. Volgens BECKING, mede steunende op andere gegevens, is in de gematigde zone het stamhout ca. 32% van de totale stofproductie, in de tropen ca. 21%. Dit levert dus ca. 13 ton totale droge stofproductie per jaar in de gematigde zone en ca. 60 ton/jaar in de tropen. In relatie tot de gegevens uit de tabel in (19) (Fig. 3) zou dit overeenkomen met energierendementen van 2 à 2.5% voor de gematigde zone en met ca. 4% voor de tropen (voor suikerriet met een productie van 33 ton in 11 maanden werd 2.05% berekend (19)). Daar bossen betere lichtvangers zijn dan landbouwvegetaties (RABINOWITCH (60) wees er op, dat ze belangrijk donkerder zijn op luchtfoto's) is het te verwachten, dat hun rendementen t.o.v. vlakke vegetaties hoger liggen; bovengenoemde gegevens schijnen dit te bevestigen.

Hier zij opgemerkt, dat in het kader van het International Biological Programme (61) aandacht zal worden geschonken aan de directe bepaling van producties van natuurlijke en kunstmatige vegetaties in verschillende delen van de wereld. Daarnaast zal een fysiologische analyse van de productiefactoren en een experimentele benadering van de onderhavige problemen worden nagestreefd.

De uitkomsten van deze onderzoeken, die ongetwijfeld jaren in beslag zullen nemen, kunnen met grote belangstelling worden tegemoetgezien en in belangrijke mate bijdragen tot versterking van de grondslagen van de schatting van de conversie van de zonneënergie op aarde door middel van het plantendek, welke nog steeds de grondslag is voor alle dierlijk en menselijk leven.

Streven naar rationele productieverhogingen zal de boven aangevoerde fysiologische feiten in beschouwing moeten nemen. De eerder genoemde 'potentiële fotosynthese' (31) zal in het licht van de besproken morphogenetische implicaties welke inherent zijn aan de ontwikkeling van het gewas en het verkrijgen van het als opbrengst gewenste orgaan, als een verregaande simplificatie moeten worden aangemerkt. De gedachte dat men aldus berekende energierendementen in een gewas zou kunnen benaderen kan alleen t.a.v. permanent gesloten vegetaties met weinig gedifferentieerde oogsteisen (grasgewas, hakhout, bos) als enigszins uitzichtrijk worden gekwalificeerd, en dan nog in 't bijzonder in gebieden met weinig perioden met ongunstige temperatuur.

Dat een nader inzicht in deze vragen van belang is voor problemen als wereldvoedselvoorziening en bevolkingsgroei behoeft geen betoog. Hierin past ook de exploratie van principieel nieuwe landbouwmethoden, zoals het kweken van algen in massacultuur (vgl. b.v. 20,62)

5. MONDIAAL PHOTOSYNTHESE-RENDEMENT

Tot slot zij nog in 't kort aandacht gevraagd voor enige schattingen van het mondiale rendement van de energieomzetting, zowel te land als in de oceanen.

RABINOWITCH (63) heeft geschat dat per jaar 2.5×10^{23} cal photosynthetiseerbare straling het aardoppervlak bereikt en 3×10^{21} cal gefixeerd wordt door fotosynthese, de overall efficiency zou aldus ca. 1.2% zijn, inclusief zowel land als oceanen. Verder is 1 ton C ongeveer equivalent met 10^{11} cal, 3×10^{21} cal vertegenwoordigt dus 3×10^{11} ton C. Een andere, eveneens door RABINOWITCH vermelde schatting uit bepaalde productiegegevens levert 1.75×10^{11} ton C/jaar. Hiervan zou 80% door de oceanen worden bijgedragen, de bijdrage van het land zou 0.19×10^{11} ton (ontleend aan een schatting van SCHRÖDER uit 1919 (64)).

Dat dit cijfer van SCHRÖDER wellicht niet ver bezijden de waarheid is, kan men door de volgende controle testen. Het beboste areaal is $\pm 40 \times 10^6$ km²; neemt men een gemiddelde productie van 10000 kg droge stof/ha, dan komt men op 0.15×10^{11} ton totaal. De totale drogestofproductie van het land schat SCHRÖDER op $1.5 \times$ die van het beboste areaal; dit levert ruim 0.2×10^{11} ton totaal, dus zeer dicht bij SCHRÖDER's oorspronkelijke schatting. Hiervan wordt ca. 1/3, of iets minder, wellicht 0.07×10^{11} ton geleverd door landbouwgronden (SCHRÖDER). Dit stemt (gebaseerd op RABINOWITCH' equivalent) overeen met 7×10^{18} cal.

De menselijke bevolking zal voor voedsel verbruiken $\pm 2.5 \times 10^9 \times 365 \times 2 \times 10^3$ kcal/jaar of 2×10^{15} kcal (0.2×10^{16} kcal), d.i. ca. 0.03, of 3% van de boven geschatte productie, of wel 0.03% van de zonnestraling, aannemende een photosyntheserendement van 1%.

Wederom uitgaande van 1% rendement, zou de 7×10^{18} kcal landbouwproduct bovengenoemd corresponderen met 7×10^{18} kcal photosynthetiseerbare straling.

De oppervlakte buiten de bossen is $\pm 60\%$ van het totale landoppervlak, dit laatste is 0.3 van het aardoppervlak. De hoeveelheid hierop vallende straling is $0.6 \times 0.3 \times 25 \times 10^{19}$ kcal of ca. 5×10^{19} kcal. Het gemiddelde rendement van de omzetting van photosynthetiseerbare straling buiten de bossen is dus $7/5 \times 10^{-1} \times 1\% = 0.14\%$; 7×10^{18} kcal straling was berekend onder aanname van 1% rendement gedurende de groeiperiode. De hieruit volgende actuele efficiency voor het landbouwoppervlak (aannemende dat dit het grootste deel van de bovengenoemde productie levert) is dan $110/30 \times 0.14 = 0.5\%$, daar het landbouwoppervlak ca. 30/110 van het landareaal buiten de bossen inneemt. Het bos produceert volgens onze schatting (op 40% van het landareaal) 0.15×10^{11} ton C totaal, corresponderende met 15×10^{16} kcal. Deze oppervlakte ontvangt

$0.4 \times 8 \times 10^{19}$ kcal = 3.2×10^{19} kcal. Het rendement is dus $\frac{1.5}{3.2} \times 10^{-2} = 0.46\%$. Het gemiddelde rendement voor het hele landoppervlak is dan

$$\frac{40 \times 0.46 + 60 \times 0.14}{100} = \sim 0.27\%.$$

Van interesse is nog de relatie: Totale menselijke voedselconsumptie tegen totale fotosynthetiseerbare straling op het gehele landoppervlak. Dit is kennelijk (zie boven) $2 \times 10^{15}/8 \times 10^{19} = 0.25 \times 10^{-4}$ (vgl. verder (62)).

Daar volgens STAMP slechts 30% van het landoppervlak potentieel bewoonbaar is (niet te koud, te droog, te bergachtig, of te rotsachtig) is de voor voedselverbruik benutte fractie van de fotosynthesestraling $\sim 3.3 \times 0.25 \times 10^{-4}$ is $\sim 10^{-4}$. Rekent men houtverbruik er bij (de bossen staan voor een groot deel op in principe 'bewoonbare' grond) dan wordt dit getal wellicht $\sim 2 \times 10^{-4}$.

Voor het dicht bevolkte Nederland is het bovenbedoelde voedselgetal 10^{-3} , voor de United States 10^{-4} , voor een dunbevolkt, tropisch gebied als b.v. het vroegere Ned. Nieuw Guinea in de orde van 10^{-6} .

Ten aanzien van de oceanen kan het volgende worden opgemerkt.

SCHRÖDER (64) had in 1919 de productie van de oceanen geschat op ongeveer dezelfde waarde als die van het land d.i. ca. 0.2×10^{11} ton C/jaar; het oppervlak van de oceanen is $\pm 7/3 \times$ dat van het land, de productie per eenheid van oppervlak zou dus $3/7$ van die van het land zijn overeenkomstig het globale rendement van de energieomzetting. RABINOWITCH geeft een veel hogere waarde, n.l. 1.6×10^{11} ton tegen 0.2×10^{11} ton voor het land, gebaseerd op data van RILEY; de waarde voor de oceaan zou met 0.9% rendement van de (fotosynthetisch werkzame) straling voor de hele oceaan gedurende het hele jaar overeenkomen.

Meer recent kwam STEEMANN NIELSEN (66) weer tot veel lagere waarden, n.l. 55 g C/m² per jaar. Dit zou neerkomen op 0.2×10^{11} ton C in totaal, vrijwel exact gelijk aan SCHRÖDER's schatting; het energierendement voor de zee als geheel zou dan 0.11% over het gehele jaar zijn. Dit lijkt meer plausibel, daar de zee bepaald minder groen is dan het land en voor een hoog rendement ongeveer even groen zou moeten zijn.

Het totale rendement van de zonneënergie op aarde wordt zo

$$\frac{15 \times 0.27 + 36 \times 0.11}{51} = \frac{8.01}{51} = 0.16\%.$$

Tot hetzelfde bedrag komt men langs andere weg: de opbrengst in totaal is $\sim 0.4 \times 10^{11}$ ton C per jaar tegen 3×10^{11} ton volgens RABINOWITCH' schatting,

aannemende 1.2% rendement. Het rendement is dus $\frac{0.4}{3} \times 1.2\% = 0.16\%$.

Ik had eerder (vóór het bekend worden van de gegevens van STEEMANN NIELSEN) getracht een onafhankelijke schatting van de productie van de zee te maken langs andere weg, n.l. uit de gemiddelde visvangst (37).

Deze bedraagt 0.5 – 1 kg/ha/jaar, is ~ 0.1 kg droog gewicht. Ik nam aan dat 1 kg vis groeit uit 5 kg zoöplankton en deze weer uit 5×5 kg phytoplankton, dat 1% van alle vis wordt gevangen en dat 1% van de levende stof in de oceaan vis is. Dit geeft 2.5×10^4 kg primaire productie van droge stof per jaar = 10^4 kg C = 10^6 kg C per km²/jaar.

Voor de totale oceaanoppervlakte (3.5×10^8 km²) wordt dit 3.5×10^{14} kg C/

jaar = 3.5×10^{11} ton. Dit zou zelfs dubbel zoveel zijn als het getal van RABINOWITCH. Het is echter een geringe kunst dit getal een factor 10 te verlagen, als men aanneemt dat 3 % van alle vis gevangen wordt en 3 % van alle levende stof stof vis is. Of wel 10 % wordt gevangen en 1 % van de levende stof vis is. Betrouwbare schattingen zijn hierover moeilijk te krijgen; ook hier zal het International Biological Programme hopelijk nadere gegevens kunnen verschaffen.

6. SAMENVATTING

De drijvende kracht voor het fotosyntheseproces is gelegen in de absorptie van lichtenergie. De vraag naar het rendement van deze omzetting heeft veel onderzoek opgeroepen, o.a. reeds bij LIEBIG. BROWN en ESCOMBE stelden vast, dat het overgrote deel van de geabsorbeerde lichtenergie gebruikt wordt voor de verdamping, een kleiner deel voor reëmissie; de koolzuurassimilatie neemt slechts ca 1 % op. Het eerste fundamentele onderzoek met moderne techniek leidde O. WARBURG tot de conclusie dat 4 lichtquanta voldoende zijn voor de reductie van 1 molecule CO_2 ; latere onderzoeken (F. DANIELS c.s. en R. EMERSON) leidden er toe dat 8 quanta voor positieve, stationnaire fotosynthese meer algemeen werden aanvaard. In recente tijd is duidelijk geworden dat 2 lichtreacties in de fotosynthese samenwerken (DUYSENS). Opgemerkt is, dat dit niet noodzakelijk tot een theoretisch minimum van 8 lichtquanta per molecuul CO_2 behoeft te leiden.

Aandacht werd geschonken aan de relatie tussen het quantenrendement en het rendement van de omzetting der lichtenergie tijdens de groei; van deze laatste is o.m. de landbouwkundige productie afhankelijk. Tal van complicerende factoren treden hierbij echter op. KOK toonde aan, dat in kleine culturen van algen onder optimale voorwaarden een energierendement van 15-20 % experimenteel bereikbaar is; GLAS en GAASTRA vonden onder lichtlimitering bij kiemplantjes van hogere planten energierendementen van 10-15 %. GAASTRA leidde verder uit gegevens van BOONSTRA af, dat het energierendement gedurende het groeiseizoen van een gewas (suikerbiet) varieert; in de voorzomer bij sluiting van het bladoppervlak is het optimaal; korte tijd kan het 7-9 % bedragen, terwijl het gedurende het gehele seizoen niet hoger is dan 2 %; KAMEL vond iets dergelijks bij gerst. GAASTRA bepaalde tevens kwantitatieve fotosyntheselichtkrommen, o.a. voor suikerbiet; bij 0.03 % CO_2 is CO_2 -gebrek in 't algemeen verantwoordelijk voor lichtverzadiging. Op grondslag van deze en dergelijke gegevens berekende DE WIT de 'potentiële fotosynthese' van gewassen en kwam daarbij tot rendementen van 6-9 % voor gesloten plantendecken; de actuele fotosynthese kan hiermee bij gunstige milieufactoren overeen stemmen. In het tweede deel van het groeiseizoen nam bij *Gladiolus* het drooggewicht nauwelijks meer toe, terwijl translocatieprocessen een belangrijke rol speelden, o.m. bij de vorming van de nieuwe knol (WASSINK). Andere gegevens (KAMEL, FOGG) wijzen in dezelfde richting. In oude algenculturen loopt ook de drooggewichtstoename in 't algemeen sterk terug, terwijl het gehalte aan koolhydraten

en vetten toeneemt. Al deze dingen leidden tot discrepanties tussen actueel en potentieel fotosyntheserendement.

Andere, nog meer opvallende voorbeelden van interactie tussen formatieve effecten en fotosynthese vindt men in factoren die de bladontwikkeling bepalen en daardoor de snelheid van drooggewichtstoename mede bepalen. Bij sla zijn dit o.m. lichtintensiteit, nachttemperatuur, stikstofvoeding, genetische factoren en groeistoffen (BENSINK); ook de spruit-wortelverhouding is een belangrijk formatief kenmerk. Bij *Gladiolus* bleek een nauwe correlatie tussen bladvorm en drooggewichtsproductie; er moet hier tot in hoge lichtintensiteiten een morphogenetisch agens werkzaam zijn. Ook watervoorziening beïnvloedt in sterke mate de drooggewichtsproductie (ABD EL RAHMAN, KUIPER, c.s.). Verder werd gewezen op het belang van de photoperiode; in photoperioden waarin de plant langer vegetatief blijft, wordt groter drooggewicht bereikt, zowel bij lange- (VAN OORSCHOT) als korte dag-planten (SMILDE). Ook termoperiodische effecten (wel te onderscheiden van de directe gevolgen van periodieke temperatuurverschillen) kunnen de drooggewichtsproductie beïnvloeden (gegevens van HARTSEMA en LUYTEN).

Tenslotte werd het rendement van de zonneënergie bij de totale stofproductie op aarde besproken; hierbij doen zich nog vele onzekerheden voor door een tekort aan gegevens (het IBP, International Biological Programme, zal dit wellicht kunnen aanvullen); de meest waarschijnlijke schatting lijkt thans ca. 0.27% voor het aardoppervlak, 0.11% voor de oceanen, en 0.16% voor het totaal van zee en land; het zeeoppervlak is ca. 70% van het totaal.

Voor het bewoonbare deel van het aardoppervlak is de voor menselijk voedsel gebruikte fractie van de fotosynthetisch werkzame straling ca. 10^{-4} ; voor een dichtbevolkt land als Nederland ca. 10^{-3} ; voor een dunbevolkt tropisch gebied als b.v. het vroegere Ned. Nieuw Guinea in de orde van 10^{-6} .

7. SUMMARY

Efficiency of light energy conversion in laboratory experiments and crop growth)*

The driving force of the photosynthetic process is the absorption of light energy. The question of the efficiency of light energy has been discussed for a long time, e.g. already by LIEBIG. BROWN and ESCOMBE established that the major part of absorbed energy goes in transpiration, a smaller part in reëmission, and about 1% in photosynthesis. The first fundamental modern research led to assuming 4 quanta as necessary for the reduction of 1 molecule of CO_2 (O. WARBURG), later evidence (DANIELS, EMERSON) pointed more to ca. 8 quanta for positive, stationary photosynthesis. Recently 2 cooperative light reactions

*) The present article was the basis for a lecture for the Royal Netherlands Botanical Society, on a symposium on Aspects of Photosynthesis, 19 October 1963. In the quotation of examples some preference is given to work from the author's laboratory. Publication seemed justified by the attempt to correlate production with various morphogenetic agents. References a-e contain earlier discussions of work from this laboratory.

were recognised (DUYSENS). It has to be remarked that this not necessarily needs to imply a theoretical minimum of 8 quanta per mol CO_2 .

Attention is paid to the relation between quantum yield and the efficiency of solar energy conversion during growth, crop production depending on the latter. KOK showed that in small cultures of algae under optimal conditions and light limitation, an energy yield of 15-20% can be reached; GLAS and GAASTRA, for seedlings of higher plants under light limitation, found 10-15%. GAASTRA, using data of BOONSTRA, found the energy yield of sugar beet growth in the field in early summer at closing canopy to be 7-9% while, over the whole season, good crop yield is only of the order of 1% (sugar beet 2%) (WASSINK). KAMEL found a similar situation in barley. GAASTRA determined quantitative photosynthesis-light curves for leaves, i.a. of sugar beet; at 0.03% CO_2 , CO_2 generally limits light saturation. Using this type of data, DE WIT calculated 'potential photosynthesis' of crop plants and arrived at yields of 6 to 9% for closed canopy; only under favourable conditions this is actually reached (see above). Complicating phenomena were discussed. *Gladiolus*, e.g., later in the season, hardly shows any increase in dry weight any more while the new corm is mainly formed then; obviously most of the photosynthetic energy goes (directly or indirectly) in translocation processes. Other data (KAMEL, FOGG) point into the same direction. In aging algal cultures the daily dry weight increase diminishes, while carbohydrate and fat content increases. This type of things leads to discrepancies between potential and actual efficiency of photosynthesis.

Other, even more spectacular examples of interaction between formative effects and photosynthesis are in factors influencing leaf development and, therefore, increase in dry weight. Such are (e.g. in lettuce, BENSINK): light intensity, night temperature, nitrogen supply, genetic factors, growth substances; the root-top ratio also is an important morphogenetic feature. In *Gladiolus*, a narrow relation was observed between leaf shape and dry weight increase (WASSINK); a morphogenetic agent must be active onto high light intensities. Also water supply strongly affects dry weight production (ABD EL RAHMAN, KUIPER, c.s.). The importance of photoperiod was discussed; in photoperiods in which a plant layer remains vegetative, a greater dry weight is reached, both in long (VAN OORSCHOT) and short day plants (SMILDE). Also thermoperiodic effects (to be distinguished from direct effects of periodic temperature differences) may influence dry weight production (data of HARTSEMA and LUYTEN).

Finally, total dry matter production on earth was discussed; uncertainties are in here, owing to lack of pertinent data which the I.B.P. (International Biological Programme) may improve. The most plausible estimate now seems to be 0.27% for the land surface, 0.11% for the oceans, and 0.16% for the whole, the oceans covering about 70% of the total surface.

For the inhabitable part of the earth's surface, the fraction of photosynthetically active radiation is around 10^{-4} ; for a densely populated area like the Netherlands this is around 10^{-3} ; for a thinly populated tropical area like the former Netherl. New Guinea it is in the order of 10^{-6} .

8. LITERATUUR

- a. WASSINK, E. C.: Enige aspecten van het plantenfysiologisch onderzoek ten behoeve van land- en tuinbouwkundige vraagstukken. With a summary: Some aspects of plant physiological research in relation to problem of agriculture. Voordracht Tuinbouwdagen 1954. Med. Dir. Tuinbouw 17, 582-594 (1954).
- b. WASSINK, E. C.: Problems in the mass cultivation of photoautotrophic micro-organisms. In 'Autotrophic Microorganisms', 4th Symposium of the Soc. f. Gen. Microbiol., London, April 1954; Cambridge 1954, p. 247-270.
- c. WASSINK, E. C.: The study of plant growth in controlled environments. In: 'Control of the Plant Environment', Proc. Symp. Easter School in Agric. Sc., Univ. of Nottingham 15-17 April 1957, p. 36-57, Butterworth, Londen, 1957.
- d. WASSINK, E. C.: Efficiency of light energy conversion in plant growth. Plant Physiology 34, 356-361 (1959) (ROBERT EMERSON memorial paper).
- e. WASSINK, E. C.: Some aspects of photocontrol of plant growth and development. General lecture, 9th Intern. Botan. Congress, Montreal, Canada, 1959. In: Recent Advances in Botany, Univ. of Toronto Press, 1961, pp. 41-47.
1. WASSINK, E. C.: Med. Landbouwhogeschool Wageningen 58 (6), 1-10 (1958).
2. MAYER, R.: 'Die organische Bewegung in ihrem Zusammenhang mit dem Stoffwechsel' Drechsler, Heilbronn, Germany, 1845; zie ook: 'Die Mechanik der Wärme' (J.J. WEYRAUCH, ed.), 3e dr. pp. 45-150 (speciaal pp. 74-75). Cotta, Stuttgart, 1893.
3. WASSINK, E. C.: Symp. Soc. Exp. Biol. 5, 251-261 (1951).
4. LIEBIG, J. VON: 'Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie', 7e dr., I, p. 29, Braunschweig, 1862.
5. BROWN, H. T. en F. ESCOMBE: Proc. Roy. Soc. B76, 29-111 (1905).
6. BLACKMAN, F. F.: Ann. Botany (London) 19, 281-295 (1905).
7. WARBURG, O.: Z. physik. Chem. (Leipzig) 106, 191-218 (1923).
8. KLUYVER, A. J. en H. J. L. DONKER: Chem. Zelle u. Gewebe 13, 134-190 (1926).
- NIEL, C. B. VAN: Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 3, 138-150 (1935).
9. RIEKE, F. F.: J. Chem. Phys. 7, 238-244 (1939).
- EICHHOFF, H. J.: Biochem. Z. 303, 122-131 (1939).
10. FRENCH, C. S.: J. Gen. Physiol. 20, 711-735 (1937).
- NAKAMURA, H.: Acta Phytochim. (Japan) 9, 189-229 (1937).
11. DUGGAR, B. M., J. F. STAUFFER en F. DANIELS: Science 79, 435 (1934).
- MANNING, W. M., J. F. STAUFFER, B. M. DUGGAR en F. DANIELS: J. Amer. Chem. Soc. 60, 266-274 (1938).
- PETERING, H. G., B. M. DUGGAR en F. DANIELS: J. Am. Chem. Soc. 61, 3525-3529 (1939).
- MAGEE, J. L., T. W. DE WITT, E. C. SMITH en F. DANIELS: J. Am. Chem. Soc. 61, 3529-3533 (1939).
- YUAN, E. L., R. W. EVANS en F. DANIELS: Biochim. et Biophys. Acta 17, 185-193 (1955).
12. EMERSON, R. en C. M. LEWIS: Am. J. Botany 26, 808-822 (1939).
13. KOK, B.: Enzymologia 13, 1-56 (1948).
14. WASSINK, E. C.: Photosynthesis. In: M. FLORKIN and H. S. MASON: 'Comparative Biochemistry', Vol. V., Academic Press, N. York, 1963, pp. 347-492.
15. WARBURG, O.: Science 128, 68-73 (1958).
16. DUYSSENS, L. N. M., J. AMESZ en B. M. KAMP: Nature 190, 510-511 (1961).
17. DUYSSENS, L. N. M. en H. E. SWEERS: In 'Microalgae and Photosynthetic Bacteria', Tokyo, p. 353-372 (1963).
- 17a. KOK, B.: 'In Handb. d. Pflanzenphysiol'. (W. RUHLAND, Ed.) V, 1, 566-633, Berlin, 1960.
18. RABINOWITCH, E. I.: 'Photosynthesis and Related Processes', New York, 1951, pp. 996-1007.
19. WASSINK, E. C.: Med. Dir. v.d. Tuinbouw 11, 503-513 (1948).
20. BURLEW, J. S. (Ed.): 'Algal Culture from Laboratory to Pilot Plant', Carnegie Inst. Washington, Publ. No. 600, Washington, D.C., 1953.
21. KOK, B.: Acta Bot. Neerl. 1, 445-467 (1952).

22. KOK, B. en J. L. P. VAN OORSCHOT: *Acta Bot. Neerl.* 3, 533-546, Washington, D.C., (1954).
23. WASSINK, E. C., B. KOK en J. L. P. VAN OORSCHOT: In: J. S. BURLEW (Ed.): 'Algal Culture from laboratory to pilot plant', p. 55-62, Carnegie Inst. of Washington, Publ. No. 600, Washington, D.C., 1953.
24. WASSINK, E. C.: *Enzymologia* 12, 33-55 (1946).
25. GAASTRA, P.: *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 59 (13), 1-68 (1959).
26. GAASTRA, P.: *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 58 (4), 1-12 (1958).
27. BOONSTRA, A. E. H. R.: *Meded. Inst. Suikerbietenteelt* 12, 13-94 (1942).
28. ZUIDHOF, G. en D. A. DE VRIES: *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 44, 3-18 (1940).
29. KAMEL, M. S.: *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 59 (5), 1-101 (1959).
30. BÖHNING, R. H. en C. A. BURNSIDE: *Amer. J. Bot.* 43, 557-561 (1956).
31. WIT, C. T. DE: *Neth. J. Agric. Sc.* 7, 141-149 (1959).
32. ALBERDA, Th.: *Neth. J. Agric. Sc.* 10 325-333 (1962).
33. GAASTRA, P.: *Neth. J. Agric. Sc.* 10, 311-324 (1962).
34. WASSINK, E. C.: *Proceedings 3rd Internat.-Congress on Photobiology, Copenhagen 1960*, pp. 371-378.
35. FOGG, G. E.: 'The Growth of Plants', Penguin Books, Harmondsworth, Mx, U.K., 1963.
36. OORSCHOT, J. L. P. VAN: *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 55, 225-276 (1955).
37. WASSINK, E. C.: In 'Autotrophic Microorganisms' 4th Symposium of the Soc. f. Gen. Microbiology, London, April 1954; Cambridge 1954, p. 247-270
38. BONGERS, L. H. J.: *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 56 (15), 1-52 (1956).
39. JACOBSEN, H. C.: *Folia Microbiologica* 1, (1912), 35 pp.
40. BENSINK, J.: *Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wet. A'dam C* 61, 89-100 (1958).
41. WASSINK, E. C. en S. D. RICHARDSON: *Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wet. Amsterdam C* 54, 503-510 (1951).
- RICHARDSON, S. D.: *Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wet. A'dam C* 56, 185-193; 346-353 (1953).
42. BROUWER, R.: *Neth. J. of Agric. Sc.* 10, 361-376 (1962).
43. WASSINK, E. C.: In 'Control of the plant environment', *Proc. Symp. Easter School in Agric. Sc., Univ. of Nottingham 1957*, p. 36-57, Butterworth, London, 1957.
44. WASSINK, E. C.: In 'Colloque Intern. Photo-thermopériodisme', U.I.S.R., Publ. 34, Sér. B; Parma, 1957, pp. 75-88.
45. DOBBEN, W. H. VAN: *Neth. J. of Agric. Sc.* 10, 377-389 (1962).
46. WASSINK, E. C., S. D. RICHARDSON en G. A. PIETERS: *Acta Bot. Neerlandica* 5, 247-256 (1956).
- PIETERS, G. A.: *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen, Nederland* 60 (17) 1-6 (1960).
47. WASSINK, E. C.: 9th Intern. Botan. Congress, Montreal, Canada, 1959, zie: *Recent Advances in Botany*, Univ. of Toronto Press, 1961, pp. 41-47.
48. KUIPER, P. J. C. en J. F. BIERHUIZEN: *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 58 (11), 1-16 (1958).
- ABD EL RAHMAN, A. A. en J. F. BIERHUIZEN: *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 59 (3), 1-13 (1959).
- ABD EL RAHMAN, A. A., J. F. BIERHUIZEN en P. J. C. KUIPER: *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 59 (4), 1-6 (1959).
- ABD EL RAHMAN A. A., P. J. C. KUIPER en J. F. BIERHUIZEN: *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 59 (15), 1-12 (1959).
- KUIPER, P. J. C.: *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 61 (7), 1-49 (1961).
- KUIPER, P. J. C.: *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 62 (7), 1-27 (1962).
49. WASSINK, E. C. en P. J. C. KUIPER: *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 59 (17), 1-8 (1959).
50. BIERHUIZEN, J. F., A. A. ABD EL RAHMAN en P. J. C. KUIPER: *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 59 (16) 1-8 (1959).
51. ABD EL RAHMAN, A. A., P. J. C. KUIPER en J. F. BIERHUIZEN: *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 59 (11), 1-12 (1959).
52. OORSCHOT, J. L. P. VAN: *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 60 (18), 1-10 (1960).
53. SMILDE, K. W. : *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 60 (5), 1-70 (1960).

54. DOBBEN, W. H. VAN: cf. ref. 45, p. 387.
55. WASSINK, E. C. en J. A. J. STOLWIJK: Meded. Landbouwhogeschool 53, 99-112 (1953).
56. WASSINK, E. C.: Ongepubliceerde waarnemingen.
57. HARTSEMA, A. M. en I. LUYTEN: Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wet. A'dam C64, 600-629 (1961).
58. HARTSEMA, A. M. en I. LUYTEN: Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wet. A'dam C58, 462-488 (1955).
59. BECKING, J. H.: Neth. J. of Agric. Sc. 10, 354-360 (1962).
60. RABINOWITCH, E. I.: 'Photosynthesis and related Processes, Vol. I, Interscience Publishers, New York, 1945.
61. a) STEBBINS, G. L.: Nature 196, 611-617 (1962).
b) First I.B.P. General Meeting 23-25 July, 1964, Paris, Draft Report (SCIBP 3, Rome, Italy).
62. WASSINK, E. C.: Plant Physiology 34, 356-361 (1959).
63. RABINOWITCH, E. I.: ref. 60 p. 5-10.
64. SCHRÖDER, H.: Naturwissenschaften 7, 8-29 (1919).
65. STAMP, L. D.: Geograph. Rev. 48, 1-15 (1958).
66. STEEMANN NIELSEN, E.: In 'Measurements of Primary Production in the Sea', Intern. Council for the Exploration of the Sea, Symposium, 1957, Paper No. 2.