

De voordrachten uitgesproken tijdens het symposium 'Bio-energie' leverden het materiaal voor deze uitgave.

Het symposium vond plaats op 20 januari 1984 in Amsterdam en werd georganiseerd door de Biologische Raad der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen.

Lab. Tech-05-01

524 B35

# **energie uit biologische systemen**

**J.A.G. Davids (redactie)**



ISBN = 232553-05

**Pudoc Wageningen 1985**

In de redactiecommissie voor deze uitgave hadden zitting: drs. J.A.G. Davids (ECN, Petten), dr. C.A.M.W. Festen (Biologische Raad) en ing. J. Castelein en R.J.P. Aalpol (Pudoc).

#### CIP-gegevens

#### Energie

Energie uit biologische systemen / (redactiecommissie J.A.G. Davids ... et al.) - Wageningen : Pudoc. - Ill. - ( Biologische Raad reeks)  
Voordrachten uitgesproken tijdens het symposium "Bio-energie",  
Amsterdam, 20 januari 1984. - Met lit. opg., reg.

ISBN 90-220-0889-4

SISO 644.9 UDC 620.95

Trefw.: bio-energie.

ISBN 90 220 0889 4

©Pudoc, Centrum voor Landbouwpublikaties en Landbouwdocumentatie,  
1985.

Niets uit deze uitgave, met uitzondering van titelbeschrijving en korte citaten ten behoeve van een boekbespreking, mag worden gereproduceerd, opnieuw vastgelegd, vermenigvuldigd of uitgegeven door middel van druk, fotokopie, microfilm, langs elektronische weg of welke andere wijze ook zonder schriftelijke toestemming van de uitgever Pudoc, Postbus 4, 6700 AA Wageningen. Voor alle kwesties inzake het kopiëren uit de uitgave: Stichting Reprorecht, Amsterdam.

**BIBLIOTHEEK  
DER  
LANDBOUWHOGESCHOOL  
WAGENINGEN**

# Inhoud

|                                                             |    |
|-------------------------------------------------------------|----|
| <i>J. A. G. Davids</i>                                      |    |
| INLEIDING                                                   | 9  |
| <br><i>J. Ames</i>                                          |    |
| BIO-ENERGIE UIT LICHT: FOTOSYNTHESE                         | 17 |
| Inleiding                                                   | 17 |
| Pigmenten en reactiecentra van het fotosynthetisch membraan | 19 |
| Primaire elektronoverdracht bij purperbacteriën             | 23 |
| Groene bacteriën                                            | 25 |
| Algen en hogere planten                                     | 27 |
| Zuurstofontwikkeling                                        | 29 |
| Volgreacties en koolzuurassimilatie                         | 30 |
| Het rendement van de fotosynthese                           | 34 |
| Literatuur                                                  | 37 |
| <br><i>J. J. Beukema</i>                                    |    |
| ENERGIE IN OECOSYSTEMEN                                     | 39 |
| Inleiding                                                   | 39 |
| Primaire produktie                                          | 40 |
| Oxydatie                                                    | 49 |
| Oogstmogelijkheden                                          | 58 |
| Literatuur                                                  | 62 |
| <br><i>J. G. Kuenen</i>                                     |    |
| ENERGIE UIT MINERALEN                                       | 64 |
| Inleiding                                                   | 64 |
| Chemolithotrofe bacteriën                                   | 68 |

|                                                            |     |
|------------------------------------------------------------|-----|
| Nitrificerende bacteriën                                   | 74  |
| Zwaveloxyderende bacteriën                                 | 78  |
| IJzeroxyderende bacteriën                                  | 86  |
| Methylotrofen                                              | 96  |
| Waterstof- en koolmonoxide-oxyderende bacteriën            | 98  |
| Conclusies                                                 | 99  |
| Woord van dank                                             | 100 |
| Literatuur                                                 | 100 |
| <br><i>G.D. Vogels</i>                                     |     |
| BIO-ENERGIE UIT ORGANISCH AFVAL                            | 104 |
| Inleiding                                                  | 104 |
| Waardevolle produkten uit organisch afval                  | 106 |
| Methaan als het produkt van de anaërobe afbraak            | 108 |
| Toepassing van het anaërobe afbraakproces                  | 109 |
| Het microbiologische systeem                               | 114 |
| Procesopzet                                                | 115 |
| Perspectieven                                              | 117 |
| Literatuur                                                 | 118 |
| <br><i>R. Boeringa</i>                                     |     |
| ENERGIEGEWASSEN IN NEDERLAND                               | 120 |
| Inleiding                                                  | 120 |
| Mogelijke energiegewassen                                  | 121 |
| Conversie van energiegewassen in secundaire energiedragers | 124 |
| Energiebalansen van de produktie van bio-energie           | 125 |
| Produktiekosten van bio-energie                            | 128 |
| Het landbeslag van 'energy-farming'                        | 130 |
| Energiegewassen of voedselgewassen                         | 135 |
| Nabeschouwing                                              | 137 |
| Literatuur                                                 | 138 |
| <br><i>E.G. Slater</i>                                     |     |
| BIO-ENERGIE UIT WATER                                      | 140 |
| Inleiding                                                  | 140 |
| Waterstofproduktie door groenwieren en bacteriën           | 142 |

|                                                                 |         |
|-----------------------------------------------------------------|---------|
| Waterstofproduktie door chloroplasten en gezuiverde hydrogenase | 143     |
| Hydrogenase                                                     | 145     |
| Perspectieven                                                   | 148     |
| Literatuur                                                      | 150     |
| <br>DE AUTEURS                                                  | <br>152 |
| <br>REGISTER                                                    | <br>155 |

# Inleiding

*J. A. G. Davids*

Dit boek dankt zijn ontstaan aan een initiatief van de Biologische Raad om, gezien de grote maatschappelijke belangstelling voor het onderwerp energie, een symposium te organiseren over 'Biologie en Energie'. Twee mogelijke thema's lagen voor de hand, enerzijds de schadelijke gevolgen voor oecosystemen van verschillende vormen van energiewinning zoals het gebruik van kolen, olie, aardgas, kernenergie, waterkracht en zonne-energie en anderzijds het benutten van biologische systemen voor energiewinning. De beschikbare tijd stond niet toe een overzicht van beide onderwerpen te geven. De keuze is gevallen op de biologische energiewinning, met dien verstande dat de schadelijke gevolgen ter sprake zouden komen voorzover zij uit deze toepassing voortvloeien.

Energie komt in verschillende vormen voor. In dit boek zullen ter sprake komen mechanische energie, elektrische energie, chemische energie, stralingsenergie van de zon en warmte. Het omzetten van de ene vorm van energie in een andere vorm vindt plaats met een zeker rendement. Dit is de hoeveelheid nuttig te gebruiken energie in de gewenste vorm gedeeld door de totale hoeveelheid energie die daarvoor nodig is. Warmte is een laagwaardige vorm van energie, omdat zij volgens de tweede hoofdwet van de thermodynamica niet volledig in een van de andere energievormen kan worden omgezet. Daarentegen kunnen de andere energievormen wel volledig in warmte worden omgezet. De eenheid van energie in het Internationale Stelsel (SI) van eenheden is de joule (symbool J, uitspraak dzjoel). Met behulp van de volgende voorvoegsels kunnen decimale veelvouden worden gevormd:

| Voorvoegsel | Symbool | Factor    |
|-------------|---------|-----------|
| exa         | E       | $10^{18}$ |
| peta        | P       | $10^{15}$ |
| tera        | T       | $10^{12}$ |
| giga        | G       | $10^9$    |
| mega        | M       | $10^6$    |
| kilo        | k       | $10^3$    |

De watt is de eenheid van vermogen (energieproductie of energieverbruik per tijdseenheid).

1 watt = 1 W = 1 joule per seconde.

Evenals energie in het algemeen kan ook bio-energie in verschillende vormen voorkomen. Bij de spierarbeid van mens en dier wordt chemische energie in mechanische energie omgezet met een rendement van ongeveer 25 %. Chemische energie is opgeslagen in de bestanddelen van micro-organismen, plantaardige en dierlijke cellen en weefsels, en in de organische produkten die door levende organismen worden afgescheiden. De energie-inhoud van niet-fossiele restanten van gestorven organismen wordt meestal tot de bio-energie gerekend. Ook de door organismen geproduceerde warmte is een vorm van bio-energie. Als energie-inhoud van organische bestanddelen wordt gewoonlijk vermeld de verbrandingswarmte, dit is de hoeveelheid energie die in de vorm van warmte vrijkomt bij de volledige verbranding van 1 kg organische stof. In tabel 1 zijn de verbrandingswarmten vermeld van enkele bestanddelen van de biomassa te zamen met die van fossiele brandstoffen.

Er zijn twee primaire energiebronnen voor de levensgemeenschappen op aarde: het zonlicht en de minerale bestanddelen van de aardkorst. Daarvan is qua bijdrage de eerste verreweg de belangrijkste. Naar schatting wordt door middel van de fotosynthese jaarlijks een hoeveelheid organische stof gevormd met een totale energie-inhoud van  $3 \cdot 10^{21}$  J; dit is tien maal zo veel als het energieverbruik van de huidige wereldbevolking (tabel 2). Het fotosyntheseproces met zijn rendement wordt besproken in de bijdrage van Ames. De energiestromen in aquatische en terrestrische oecosystemen

Tabel 1. Globale verbrandingswarmten van enkele stoffen (in MJ/kg).

|                    |    |
|--------------------|----|
| koolhydraten       | 15 |
| eiwitten           | 16 |
| vetten en oliën    | 40 |
| hout (droog)       | 17 |
| turf               | 20 |
| bruinkool          | 27 |
| steenkool          | 29 |
| anthraciet         | 33 |
| aardolie           | 42 |
| aardgas (Gronings) | 32 |

Tabel 2. Energieverbruik van de wereldbevolking, Nederland en de Verenigde Staten in 1980.

|                                    | Wereld | Nederland | V.S. |
|------------------------------------|--------|-----------|------|
| Energieverbruik (in EJ per jaar)   | 280    | 2,8       | 80   |
| Continu verbruik per hoofd (in kW) | 2,2    | 6,5       | 12   |

komen in de bijdrage van Beukema aan de orde. Ook de energie die vrijkomt bij anorganisch chemische reacties kan door organismen worden benut. In de meeste gevallen betreft het gereduceerde anorganische verbindingen die door afbraak van organisch materiaal zijn ontstaan en door chemolithotrofe micro-organismen weer worden geoxideerd. Dergelijke processen vormen een onderdeel van de koolstof-, stikstof-, fosfor- en zwavelkringlopen. In enkele gevallen is er geen afhankelijkheid van organische materialen en kan men spreken van primaire produktie door deze chemolithotrofe organismen, zoals in vulkanische sulfide- of zwavelbronnen, waarin zwaveloxiderende bacteriën voorkomen. Op sommige plaatsen in de diepzee waar vulkanische activiteit voorkomt, heeft men zeer rijke oeco-

systemen aangetroffen, die hun energie volledig ontleen aan de oxidatie van sulfiden. Een beschrijving van de chemolitho(auto)trofe bacteriën wordt gegeven in de bijdrage van Kuenen.

In welke mate maakt nu de mensheid gebruik van natuurlijke of kunstmatige oecosystemen om in haar energiebehoefte te voorzien en in hoeverre is het mogelijk en wenselijk dit gebruik te intensiveren? Hierbij moet mede in aanmerking worden genomen dat de mensheid deze oecosystemen tevens benut voor de produktie van voedsel, kleding en constructiematerialen.

Het energieverbruik van de huidige wereldbevolking van circa 4 miljard bedraagt ongeveer  $0,3 \cdot 10^{21}$  J per jaar (tabel 2). Dit verbruik wordt voor meer dan 90 % gedekt door de verbranding van de fossiele brandstoffen: olie, kolen en aardgas. De uiteindelijk winbare voorraden hiervan bedragen in totaal ongeveer  $100 \cdot 10^{21}$  J, waarvan ongeveer 80 % kolen. In de veronderstelling dat in ongeveer 40 jaar de wereldbevolking zich gestabiliseerd zal hebben op 8 miljard en het wereldenergieverbruik op  $1,8 \cdot 10^{21}$  J per jaar, zou deze voorraad nog toereikend zijn voor ongeveer een eeuw. Het resultaat van deze berekening die eerder een onderschatting dan een overschatting van de groei van de energiebehoefte inhoudt, onderstreept het belang van het ontwikkelen van andere energiebronnen.

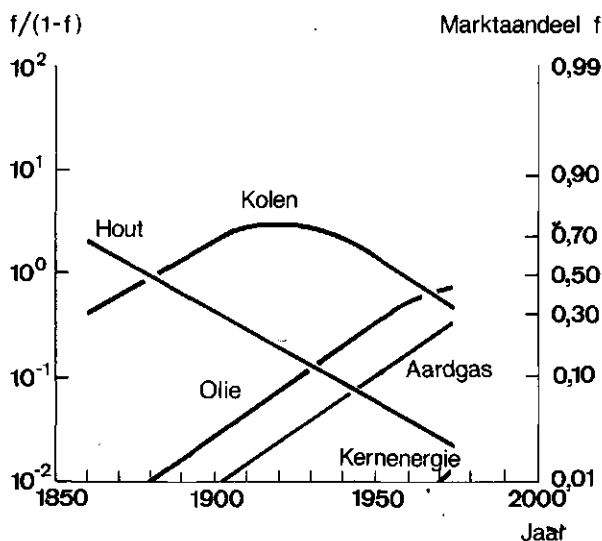
Uit tabel 2 blijkt tevens dat het wereldenergieverbruik zeer ongelijk over de wereld is verdeeld. Het verbruik in de Verenigde Staten met 5 % van de wereldbevolking bedraagt ongeveer 30 % van het wereldverbruik. Het verbruik in Nederland met 0,35 % van de wereldbevolking bedraagt 1 % van het wereldverbruik. Een betere maatstaf voor vergelijking is het continue produktievermogen per hoofd van de bevolking. In Nederland is deze waarde drie maal en in de Verenigde Staten bijna zes maal zo groot als het wereldgemiddelde van 2,2 kW ( $= 6,9 \cdot 10^{10}$  J per jaar). Voor de groep van armste landen bedraagt deze waarde slechts 0,2 kW. Het is interessant om deze getallen te vergelijken met het energieverbruik in het menselijk lichaam. In rust bedraagt dit 8-10 MJ per dag, hetgeen overeenkomt met een continu vermogen van ongeveer 0,1 kW. In tabel 1 is af te lezen dat hiervoor nodig is een hoeveelheid voedsel met dezelfde energie-inhoud als 0,25 kg vet of 0,5 kg eiwitten of 0,5 kg koolhydraten. Tijdens het verrichten van lichamelijke arbeid stijgt het vermogen. Vrij zware arbeid vergt een vermogen aan spierarbeid van 0,1 kW en derhalve, met een rendement van 25 %, een extra energieverbruik in het lichaam van circa

0,4 kW. De lichamelijke arbeid die een volwassene continu dagelijks kan verrichten bedraagt ongeveer 0,5 kWh.

Het International Institute for Applied Systems Analysis (IIASA) gevestigd te Laxenburg in Oostenrijk heeft in 1981 de resultaten gepubliceerd van een zevenjarige studie over het onderwerp 'energie in een eindige wereld'. Hieraan hebben 140 deelnemers uit 20 landen meegewerkt. In de loop van deze studie is een substitutiemodel ontwikkeld, waarmee de bijdrage van de primaire energiebronnen aan het energieverbruik in een bepaald gebied kunnen worden beschreven. Alvorens dit model voor extrapolaties in de toekomst te gebruiken, is het eerst getoetst aan historische gegevens. De resultaten voor de bijdragen aan het wereldenergieverbruik sinds 1860 zijn weergegeven in figuur 1. Opvallend zijn de traagheid waarmee een nieuwe energiebron penetreert en het parallelle verloop van de penetratie voor verschillende bronnen. De stijging van een marktaandeel van 1 % tot 30 % duurde voor olie 75 jaar. Dezelfde tijd geldt voor aardgas. Ook eerdere penetratie van kolen lijkt met ongeveer dezelfde traagheid te hebben plaatsgevonden.

De lijn voor hout in figuur 1 geeft de bijdrage van bio-energie weer. Het aandeel hiervan is gedaald van ongeveer 70 % in 1860 tot ongeveer 2 % in 1980. Op wereldschaal is het huidige aandeel van bio-energie van geringe betekenis. Met uitzondering van de kernenergie is de energie van de andere bronnen afkomstig van de zon, waarvan de stralingsenergie via het proces van de fotosynthese als chemische energie in de biomassa is vastgelegd. Kolen zijn ontstaan uit landplanten in moerassige kustgebieden via de stadia veen, bruinkool, steenkool en antraciet. Aardolie is hoofdzakelijk ontstaan uit marien fytoplankton dat in kustwateren is gesedimenteerd. Aardgas kan zowel ontstaan zijn tijdens de vorming van steenkool als tijdens de vorming van aardolie.

De resultaten van de IIASA-studie voor afzonderlijke regio's kunnen grote verschillen vertonen met die van figuur 1, zowel wat de snelheid van penetratie als de bijdrage van verschillende energiebronnen betreft. Dit kan worden geïllustreerd met het aandeel van het hout als bio-energiebron. In ons land was de ontbossing al aan het eind van de 16e eeuw zo ver voortgeschreden, dat de bijdrage van brandhout geen rol van betekenis meer speelde. Vanaf die tijd werd echter in ons land op grote schaal turf



Figuur 1. Bijdragen van energiebronnen aan het wereldenergieverbruik (IIASA, 1981). Langs de rechterordinaat is het marktaandeel  $f$  aangegeven. Langs de linkerordinaat is aangegeven het quotiënt van het marktaandeel van één energiebron en de som van de bijdragen van de andere bronnen.

gewonnen eerst uit de laagveengebieden in Holland, Utrecht, Friesland en Overijssel en later ook de hoogveengebieden in Groningen, Drente, Friesland en De Peel. Een uitstekend net van waterwegen en de korte afstanden tot de bevolkingscentra maakten het transport van grote hoeveelheden van deze brandstof mogelijk. Tot ver in de 19e eeuw is turf de belangrijkste energiebron in ons land geweest, totdat de voorraden uitgeput raakten en steenkool de rol van turf overnam. In Ierland en Finland levert de turfwinning ook nu nog een belangrijke bijdrage aan de energievoorziening. Ook de USSR beschikt over grote turfvoorraden.

Er zijn gebieden waar de bijdrage van brandhout procentueel veel groter is dan het huidige wereldgemiddelde uit figuur 1 doet vermoeden. Voorbeelden hiervan zijn een aantal landen in de Sahel-zone en grote delen van India. Over de nijpende situatie waarin deze landen zijn gekomen is uitge-

breid gerapporteerd op de World Energy Conference in september 1983 te New Delhi.

De Indiase energiesituatie kan als tekenend gelden. De bijdrage van brandhout en landbouwafval aan het energieverbruik bedraagt in India 40 %. Van het totale houtverbruik van 215 miljoen m<sup>3</sup> wordt 13 % door de industrie gebruikt en de rest als brandhout, waarvan 90 % door de plattelandsbevolking. Dit hout is gratis, maar het is inmiddels door de voortschrijdende ontbossing zo schaars geworden dat het verzamelen van een dagelijkse portie voor een gezin dagwerk voor één persoon is. De jaarlijkse aanwas van nieuw hout bedraagt ongeveer 30 % van het jaarlijks verbruik en het bosbestand is de laatste decennia dan ook verminderd van 26 % van het totale landoppervlak tot ongeveer 13 %. In New Delhi werd geconstateerd dat de brandhoutcrisis een brandhoutcatastrofe is geworden en de schatting was dat tengevolge hiervan, in combinatie met andere factoren zoals de behoefte aan landbouwgrond, het totale bosoppervlak van de gehele aarde inkrimpt met een snelheid van 250 000 km<sup>2</sup> per jaar.

In India worden verschillende maatregelen genomen om deze desastreuze ontwikkeling af te remmen. In de eerste plaats worden houtkachels geproduceerd die efficiënter zijn dan de huidige en een drie maal zo hoog rendement hebben. Vervolgens wordt de elektrificatie van het platteland met zowel kolengestookte als kerncentrales zo snel mogelijk uitgevoerd. Tenslotte is besloten tot de uitvoering van een 'social forestry program', een herbebossing ten behoeve van de brandhoutvoorziening van de plattelandsbevolking.

In tegenstelling tot de situatie in India zijn de perspectieven voor de teelt van hout en andere energiegewassen in ons land ongunstig. De Nationale Raad voor Landbouwkundig Onderzoek heeft hieraan een uitgebreide studie gewijd, waarvan de resultaten zijn samengevat in de bijdrage van Boeringa. Factoren die in dit geval in het nadeel werken zijn het grote landbeslag van 'energy-farming', de kleine bijdrage ervan aan de totale energievoorziening en de competitie met de zeer intensieve land- en tuinbouw.

Een vorm van bio-energie die meer algemeen perspectieven biedt in elk land en minder afhankelijk is van specifieke nationale omstandigheden is de bio-energie uit organisch afval van huishoudens, landbouw en industrie. De voornaamste reden hiervoor is dat het proces een tweeledig doel

dient, namelijk verwijdering van het afval op een milieuhygiënisch verantwoorde wijze en energieproductie. Het proces dat uit energetisch oogpunt het gunstigst is, de anaërobe microbiële vergisting met methaan als eindprodukt, wordt beschreven in de bijdrage van Vogels.

Ook de energie die micro-organismen uit anorganische reacties kunnen vrijmaken, biedt mogelijkheden voor industriële toepassingen op verschillende gebieden, die anders minder aantrekkelijk zouden zijn vanwege de grote hoeveelheid benodigde energie. Voorbeelden hiervan, zoals de microbiële koperwinning uit mijnafval en de microbiële kolenontzwaveling, worden besproken in de bijdrage van Kuenen. Slater blikt in zijn bijdrage in dit boek het verst in de toekomst. Hierin worden de mogelijkheden nagegaan om het zonlichtabsorberend systeem dat in de chloroplast aanwezig is te koppelen aan een waterstofproducerend enzymstelsel, waardoor als nettoresultaat met behulp van de lichtenergie water gesplitst kan worden in waterstof en zuurstof. Als het zou lukken dit proces op industriële schaal te ontwikkelen, zou hiermee wellicht de zonne-energie met een groter rendement kunnen worden benut dan nu via de weg van natuurlijke en kunstmatige oecosystemen mogelijk is.

## LITERATUUR

- \*Hermans, L.J.F. & A.J. Hoff (red), 1982. Energie, een blik in de toekomst, Aula paperback 73. Het Spectrum, Utrecht/Antwerpen.
- McDonald, A., 1981. Energy in a finite world. Summary of the report by the Energy Systems Program Group of the International Institute for Applied Systems Analysis Executive Report 4. IIASA, Laxenburg, Austria.
- Het tussenrapport van de Maatschappelijke Discussie Energiebeleid, Publikatie van de stuurgroep Maatschappelijke Discussie Energiebeleid. Den Haag, 1982.
- Zeeuw, J.W. de, 1978. Peat and the Dutch golden age, Mededeling Afdeling Cultuurtechniek, Wageningen, nr. 25.

---

\* Met een ster aangegeven referenties worden als eerste voor verdere studie aanbevolen.

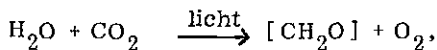
# Bio-energie uit licht: Fotosynthese

J. Amesz

## INLEIDING

Misschien wel het eerste moderne experiment in de plantenfysiologie was dat van de Zuidnederlandse medicus, chemicus en filosoof Jan-Baptist van Helmont (1577-1644). In zijn tijd nam men algemeen aan dat planten zich voeden met de grond waarop ze groeien (de humustheorie). Van Helmont nu was een onafhankelijke geest, ook op andere terreinen dan die der wetenschap (een reden voor de kerkelijke autoriteiten hem enige tijd in Mechelen gevangen te zetten), en hij bedacht een eenvoudig experiment om deze hypothese te toetsen. Hij plantte een wilgetak, met een gewicht van 5 pond, in een pot met aarde, waarvan hij te voren het drooggewicht op 200 pond bepaald had. De tak werd op een zonnig plaatsje neergezet, de pot werd regelmatig begoten, en na vijf jaar was de tak uitgegroeid tot een boompje met een gewicht van 170 pond. Het drooggewicht van de aarde daarentegen was met slechts een paar ons afgenomen. Van Helmont trok hieruit de conclusie dat niet de aarde, maar water het voedsel vormt dat in plantaardig materiaal wordt omgezet. Toch heeft de humustheorie het nog ongeveer twee eeuwen volgehouden, totdat de bekende experimenten van Von Liebig er definitief een einde aan maakten.

Van Helmont had maar gedeeltelijk gelijk. Hij had slechts één van de drie componenten, licht, koolzuurgas en water, ontdekt die groene planten voor hun fotosynthese nodig hebben. De netto reactie hiervan is:



waarbij  $[\text{CH}_2\text{O}]$  de koolhydraten symboliseert die de plant opbouwt. De rol van het licht werd ontdekt door Jan Ingenhousz (1730-1799), de

opname van  $\text{CO}_2$  door Jean Senebier (1742-1809), terwijl Joseph Priestley (1733-1804) voor het eerst waarnam dat planten zuurstof produceren. Een werkelijk inzicht in het mechanisme van de fotosynthese, het proces dat voor het leven op aarde en voor de menselijke activiteiten van essentieel belang is, begint men echter pas in de laatste tientallen jaren te verkrijgen.

Wanneer men let op de aard van het fotosyntheseproces kan men twee groepen organismen onderscheiden: (1) de fotosynthetische bacteriën en (2) algen en hogere planten. Dit onderscheid verloopt niet langs simpele taxonomische lijnen: in het bovenstaande zijn bij de 'algen' ook de blauw-wieren (cyanobacteriën) begrepen, prokaryoten die zich qua organisatie-niveau fundamenteel van de 'andere' algen onderscheiden. Kwantitatief en in zekere zin ook kwalitatief is de tweede groep natuurlijk veruit de belangrijkste. Verreweg het grootste deel van de fotosynthetische omzetting van de energie van het zonlicht vindt plaats in deze groep, en hiervan nemen de landplanten, en dus de hogere planten, weer het grootste deel voor hun rekening. Bovendien beschikken alleen de planten (en cyanobacteriën) over een mechanisme voor de fotosynthetische produktie van zuurstof, die voor de ademhaling, en dus voor de instandhouding van aërobe heterotrofe organismen (mens en dier en vele 'lagere' organismen) noodzakelijk is. Ook voor de voedselproduktie, zowel in natuurlijke als in kunstmatige systemen, is de tweede groep, en zijn in het bijzonder de hogere planten, verreweg het meest belangrijk. Het bovenstaande neemt niet weg dat in sommige aquatische oecosystemen de fotosynthetische bacteriën een belangrijke rol bij de primaire produktie kunnen spelen.

De fotosynthetische bacteriën zijn in twee onderorden te verdelen: de purperbacteriën en de groene bacteriën (tabel 1). Bij beide groepen is het fotosynthetische mechanisme in een aantal opzichten eenvoudiger dan dat van planten. Vooral de purperbacteriën zijn uitvoerig onderzocht (Clayton & Sistrom, 1978) en onderstaande bespreking van de 'primaire processen en het fotosynthetisch elektrontransport richt zich in eerste instantie op deze bacteriën. Daarna wordt aandacht gegeven aan de groene bacteriën, waarna tenslotte de speciale aspecten van de fotosynthese van hogere planten worden beschouwd. Goede en recente overzichten van de fotosynthese worden gegeven door Clayton (1980) en Govindjee (1982).

Tabel 1. Taxonomische indeling van de fotosynthetische bacteriën met vermelding van enkele bekende genera.

| Orde      | Rhodospirillales (fotosynthetische bacteriën)                    |                                               |                                                              |                                                    |
|-----------|------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------|--------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------|
| onderorde | Rhodospirillineae<br>(purperbacteriën)                           |                                               | Chlorobiineae<br>(groene bacteriën)                          |                                                    |
| familie   | Rhodospirillaceae<br>(niet-zwavel-<br>purperbacteriën)           | Chromatiaceae<br>(zwavelpur-<br>perbacteriën) | Chlorobiaceae<br>(groene zwa-<br>velbacteriën)               | Chloroflexaceae<br>( 'gliding<br>green bacteria' ) |
| geslacht  | o.a. <i>Rhodospiril-<br/>lum</i> , <i>Rhodopseu-<br/>domonas</i> | o.a. <i>Chroma-<br/>tium</i>                  | o.a. <i>Chloro-<br/>bium</i> , <i>Prosthe-<br/>cochloris</i> | o.a. <i>Chloro-<br/>flexus</i>                     |

#### PIGMENTEN EN REACTIECENTRA VAN HET FOTOSYNTHETISCH MEMBRAAN

Fotosynthese is een membraangebonden proces: de primaire en secundaire processen en de hiermee samenhangende reacties spelen zich bijna zonder uitzondering af in een speciaal membraan, bij algen en hogere planten het thylakoïdmembraan geheten. Dit membraan, zoals alle biologische membranen, bestaat uit twee componenten, lipiden en eiwitten, waarvan vooral de laatste dragers zijn van specifieke eigenschappen die voor de verschillende deelprocessen noodzakelijk zijn. Bij purperbacteriën vinden deze processen plaats in het celmembraan, dat door instulpingen (invaginaties, vergelijkbaar met de cristae van mitochondriën) een vergroot oppervlak heeft verkregen. Bij soorten zoals *Rhodopseudomonas sphaeroides* en *Rhodospirillum rubrum*, die ook tot aëroob heterotroof metabolisme in staat zijn, komt de pigmentsynthese en de vorming van deze invaginaties pas op gang bij anaërobiose en overgang op fototrofie.

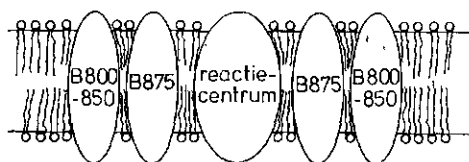
Men kan in het fotosynthetisch membraan van purperbacteriën op grond van hun functie een aantal belangrijke klassen van eiwitten onderscheiden,

waaronder antenne-eiwitten, reactiecentrum- en elektrontransportcomplexen, en het ATP-ase (figuur 1). Met uitzondering van het grootste deel van het ATP-ase ( $CF_1$ ), dat buiten het membraan uitsteekt, zijn al deze eiwitten hydrofoob en dus alleen met detergentia in water oplosbaar te maken. De laatste jaren is men er in geslaagd veel van deze eiwitten door toepassing van geschikte detergentia in oplossing te brengen en met behoud van hun activiteit in gezuiverde toestand te verkrijgen, hetgeen het onderzoek naar hun eigenschappen sterk gestimuleerd heeft.

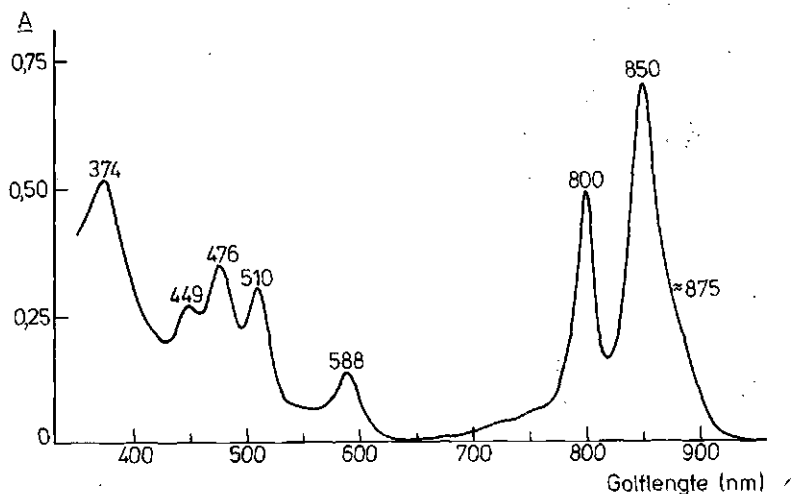
De functie van de antennecomplexen bestaat uit de absorptie van licht en overdracht van de geabsorbeerde energie naar het reactiecentrum, waar de primaire fotoreactie optreedt. De antennecomplexen bevatten ruwweg 90 % van de totale hoeveelheid pigment van de bacterie. De rest bevindt zich in het reactiecentrumcomplex; in tegenstelling tot wat men vroeger dacht komt 'vrij' pigment, ingebed tussen de lipidemoleculen hoogstwaarschijnlijk niet voor.

De pigmenten die in purperbacteriën voorkomen zijn bacteriochlorofyl (bacteriochlorofyl *a* in de meeste soorten) en carotenoiden. Bacteriochlorofyl *a* vertoont sterke absorptie in het nabije infrarood (tussen 800 en 900 nm) en slechts zwakke absorptie in het zichtbare deel van het spectrum. Carotenoiden absorberen in het blauwe en groene deel van het spectrum (400-500 nm) en zijn verantwoordelijk voor de wijnrode tot roodbruine kleur waaraan de purperbacteriën hun naam danken (figuur 2).

Men is er de laatste jaren in geslaagd om uit verscheidene soorten bac-



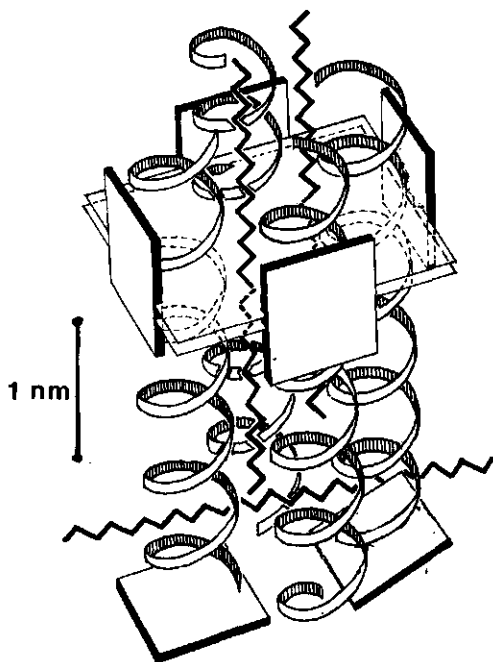
Figuur 1. Reactiecentrum-complex en antenne-eiwitten (B875 en B800-850) in het fotosynthetisch membraan van de purperbacterie *Rhodospseudomonas sphaeroides*. Het B875 eiwit-complex is onder andere verantwoordelijk voor de band bij 875 nm in het absorptiespectrum (zie figuur 2); het B800-850 complex voor de banden bij 800 en 850 nm. Lichtenergie geabsorbeerd door deze antenne complexen wordt overgedragen naar het reactiecentrum, waar de primaire fotochemische reactie plaatsvindt.



Figuur 2. Absorptiespectrum van *Rps. sphaeroides*. De banden in het nabije infrarood bij 800, 850 en 875 nm (de laatste alleen als een schouder zichtbaar), bij 588 en in het nabije ultraviolet bij 374 nm behoren toe aan bacteriochlorofyl *a*; de overige banden (449, 476 en 510 nm) zijn van spheroïdeen, het dominante carotenoïde van deze bacterie.

teriën gezuiverde antennecomplexen te isoleren en met de opheldering van hun structuur worden thans snelle vorderingen gemaakt door toepassing van spectroscopische en eiwit-chemische technieken (Gogel et al., 1983; Kramer et al., 1984). Het is thans duidelijk dat ze uit een vrij groot aantal betrekkelijk kleine subeenheden bestaan met een moleculair gewicht van ongeveer 6000 dalton ( $1 \text{ dalton} = 1,66 \cdot 10^{-27} \text{ kg}$ ). Deze subeenheden bestaan voor een deel, ongeveer 20 aminozuren groot, in de  $\alpha$ -helixvorm. Dit deel steekt door het membraan heen, terwijl aan beide zijden van het membraan polaire gedeelten naar buiten steken. Aan sommige polypeptiden zijn twee, aan andere één molecuul bacteriochlorofyl *a* gebonden, zoals in figuur 3 weergegeven. De positie en oriëntatie hiervan is binnen zekere grenzen bekend door spectroscopische waarnemingen (Kramer et al., 1984).

Wanneer een lichtquant is geabsorbeerd door een bacteriochlorofyl- of carotenoidmolecuul vindt binnen het membraan een zeer snelle overdracht



Figuur 3. Structuur van het B800-850 antennecomplex uit *Rps. sphaeroides*. De basiseenheid van dit complex bestaat vermoedelijk uit een viertal polypeptiden, 6 bacteriochlorofyl  $\alpha$ - en 3 carotenoidmoleculen (sferoiden). De spiralen geven de  $\alpha$ -helix-gedeelten van de polypeptiden weer, deze staan ongeveer loodrecht op het fotosynthetisch membraan. De porfyrieneringen van bacteriochlorofyl worden weergegeven door de vierkanten. De bovenste vier staan ongeveer loodrecht op het membraan en absorberen bij 850 nm; de onderste twee, absorberend bij 800 nm zijn ongeveer evenwijdig aan het membraan. De carotenoiden zijn weergegeven door zig-zag lijnen.

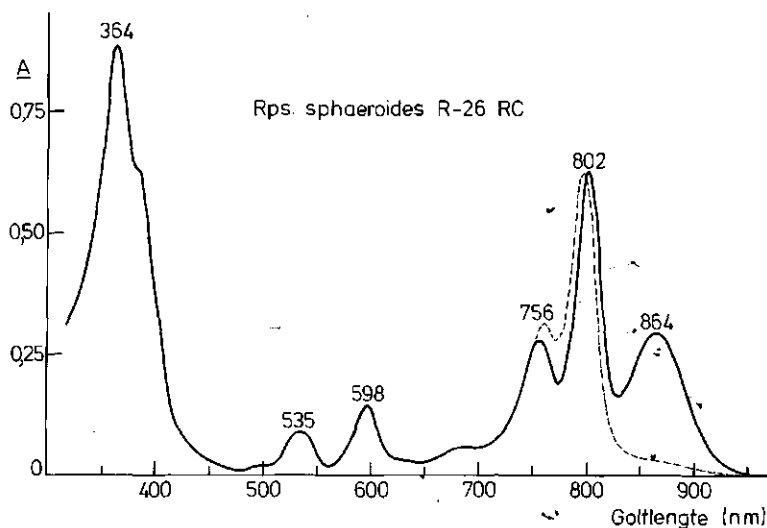
van energie plaats in de antennecomplexen en vandaar naar het reactiecentrum. De tijd die met deze processen gemoeid is, is enkele tientallen picoseconden ( $1 \text{ ps} = 10^{-12} \text{ s}$ ). Reactiecentrumcomplexen zijn uit vele soorten bacteriën geïsoleerd, en onlangs zelfs in kristallijne vorm verkregen. Het eiwit bestaat uit drie peptiden, met een gezamenlijk moleculair gewicht van ongeveer 90 000 dalton. Hieraan gebonden zijn vier bacteriochlorofyl- en

twee bacteriofeytinmoleculen (bacteriochlorofyl *a* waarin het centrale magnesiumatoom door twee protonen is vervangen). Van deze zes pigmentmoleculen zijn er minstens drie rechtstreeks bij de primaire elektron-overdrachtsreacties betrokken. Het reactiecentrum bevat bovendien nog een carotenoidmolecuul, dat vermoedelijk als een soort anti-oxidans werkt, en componenten die bij het secundair elektrontransport zijn betrokken.

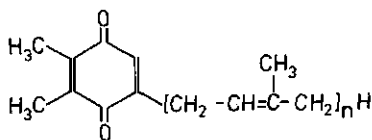
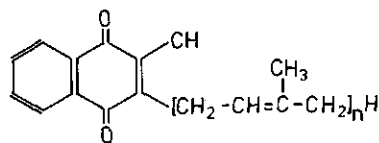
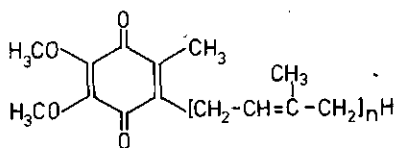
## PRIMAIRE ELEKTRONOVERDRACHT BIJ PURPERBACTERIËN

Al meer dan dertig jaar geleden ontdekte Duysens dat purperbacteriën bij belichting een klein deel van hun absorptie in het nabije infrarood verliezen. In het donker herstelt zich het oorspronkelijke absorptiespectrum. Dit verschijnsel bleek in geïsoleerde reactiecentra veel duidelijker waar te nemen. Figuur 4 toont een absorptiespectrum van gezuiverde reactiecentra. Bij voldoende sterke belichting verdwijnt de bacteriochlorofyl-absorptieband bij 860-870 nm, terwijl ook bij kortere golflengten veranderingen in het absorptiespectrum optreden.

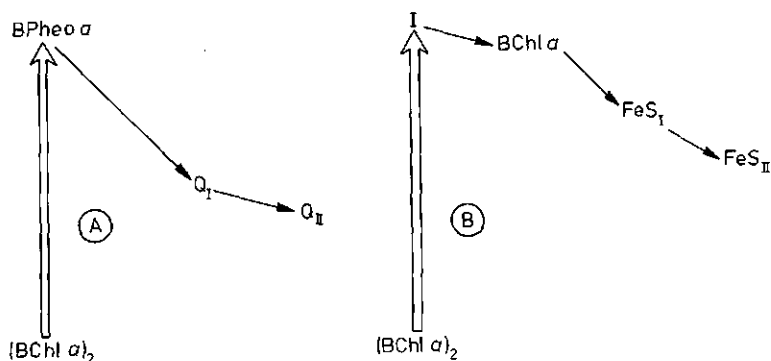
Het staat thans wel vast dat deze spectrale veranderingen het gevolg zijn van de primaire elektronoverdrachtsreactie, waarbij bacteriochlorofyl een elektron overdraagt naar een acceptormolecuul. Het spectrum weergegeven door de gebroken lijn in figuur 4 geeft het uiteindelijke resultaat weer van deze reactie. Moderne flits spectroscopische technieken hebben de mogelijkheid gegeven ook de tussenprodukten waar te nemen die optreden voordat een stabiele ladingsscheiding ontstaan is. Hierbij is gebleken dat het elektron binnen enkele picoseconden van het bacteriochlorofyl naar een bacteriofeytinmolecuul wordt overgedragen, waarna in ongeveer 200 ps overdracht van het elektron naar een chinonmolecuul plaatsvindt (Govindjee, 1982). Deze reacties worden nauwelijks door temperatuur beïnvloed en worden zelfs bij 4 K (de temperatuur van vloeibaar helium) waargenomen. Het bacteriochlorofyl dat optreedt bij de primaire elektronoverdracht, de primaire elektron donor, is vermoedelijk een dimeer, en wordt gewoonlijk aangeduid met de term P-870, naar de ligging van de langgolfige absorptieband. Het chinon is meestal ubiquinon, in sommige soorten, zoals in *Chromatium vinosum*, treedt echter menachinon (vitamine K-2) als elektronacceptor op (figuur 5). Het elektron wordt daarna nog naar een tweede chinonmolecuul overgedragen.



Figuur 4. Absorptiespectrum van geïsoleerde reactiecentra van een carotenoideloze mutant van *Rps. sphaeroides*. De banden bij 535 en 756 nm zijn van bacteriofeofytine  $\alpha$ , de overige van bacteriochlorofyl  $\alpha$ . Bij belichting bleekt de band bij 864 nm (streepjeslijn) door vorming van geoxideerd P-870.



Figuur 5. Structuurformules (van boven naar onderen) van ubiquinon, menachinon en plastochinon;  $n$  is gewoonlijk 8-10.



Figuur 6. Elektronoverdracht in bacteriën:

A. Purperbacteriën en Chloroflexaceae;

B. groene zwavelbacteriën. De dubbele pijlen duiden de primaire ladingscheiding aan. De verticale schaal geeft een ruwe maat voor de bij de reacties betrokken vrije energieën: de lengte van de linker verticale pijl komt overeen met ongeveer 125 kJ/mol. BChl - bacteriochlorofyl, BPheo - bacteriofeofytine, Q<sub>I</sub> en Q<sub>II</sub> - chinonen (ubichinon en menachinon), FeS<sub>I</sub> en FeS<sub>II</sub> - ijzer-zwavelcentra. I is vermoedelijk bacteriofeofytine c; recente experimenten maken de rol van bacteriochlorofyl  $a$  in de acceptorketen van groene zwavelbacteriën onzeker.

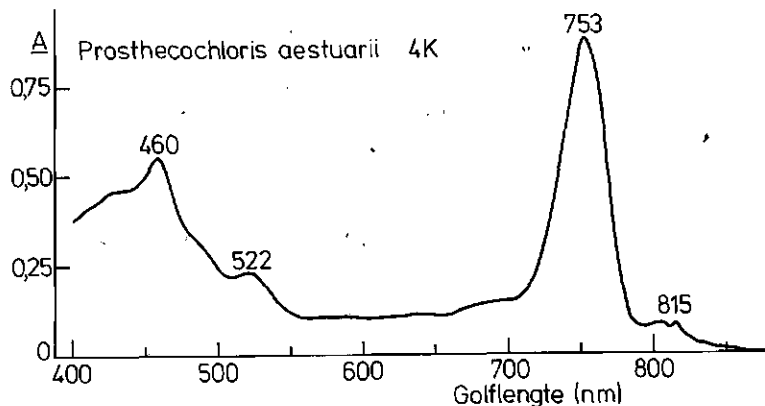
Figuur 6A geeft een schema van het elektrontransport in het reactiecentrum. De verticale schaal geeft hierbij een ruwe maat voor de hierbij betrokken energieën, gebaseerd op de gemeten of geschatte redoxpotentialen van de betrokken componenten. Zoals men ziet treedt bij de elektronoverdracht naar het eerste, en vervolgens naar het tweede chinon een niet onaanzienlijk energieverlies op. Tegenover dit verlies staat echter een grote winst aan stabiliteit: indien overdracht van een elektron naar het chinon wordt verhinderd, heeft het primaire ladingspaar een levensduur van slechts circa 10 ns ( $1 \text{ ns} = 10^{-9} \text{ s}$ ), terwijl die van het uiteindelijke produkt in de buurt van een seconde ligt.

## GROENE BACTERIËN

De groene fotosynthetische bacteriën worden in twee families onderschei-

den: de groene zwavelbacteriën (Chlorobiaceae) en de 'gliding green bacteria' (Chloroflexaceae). Zij onderscheiden zich morfologisch van de purperbacteriën doordat het grootste deel van hun antenne zich buiten het fotosynthetisch membraan bevindt, in de vorm van chlorosomen, langwerpige deeltjes die zich aan de binnenkant van het celmembraan bevinden. Deze chlorosomen bevatten bacteriochlorofyl *c*, *d* of *e*, pigmenten meer verwant aan chlorofyl dan aan bacteriochlorofyl *a* of *b* (Clayton & Sistrom, 1978). Door de grote hoeveelheid waarin ze in de cel aanwezig zijn, domineren ze het absorptiespectrum (figuur 7). Het celmembraan bevat bacteriochlorofyl *a*, zoals bij purperbacteriën. Hier bevindt zich ook het reactiecentrum, en vindt het elektrontransport plaats.

De Chloroflexaceae zijn pas in het begin van de zeventiger jaren ontdekt. De meest bekende soort, *Chloroflexus aurantiacus*, komt voor in warme bronnen, is zowel tot fototrofe als tot aërobie heterotrofe groei in staat, en heeft een optimale groeitemperatuur van 55-60 °C. Enkele jaren geleden slaagde men erin het reactiecentrum van *Chloroflexus* te isoleren, en sindsdien is gebleken dat zowel de structuur van het reactiecentrum als het pri-



Figuur 7. Absorptiespectrum van een groene zwavelbacterie. Het spectrum wordt gedomineerd door de banden van bacteriochlorofyl *c* bij 753 en 460 nm. Het spectrum is bij 4 K gemeten om door betere resolutie de zwakke banden van bacteriochlorofyl *a* bij onder andere 815 nm zichtbaar te maken. Hieronder verbergen zich de nog zwakkere absorptiebanden van het reactiecentrum.

maire en secundaire elektrontransport grote gelijkenis met die van purperbacteriën vertonen (Amesz, 1983a, 1984), hetgeen er op wijst dat hun huidige taxonomische positie geen recht doet aan hun evolutionaire verwantschap met de andere fotosynthetische bacteriën.

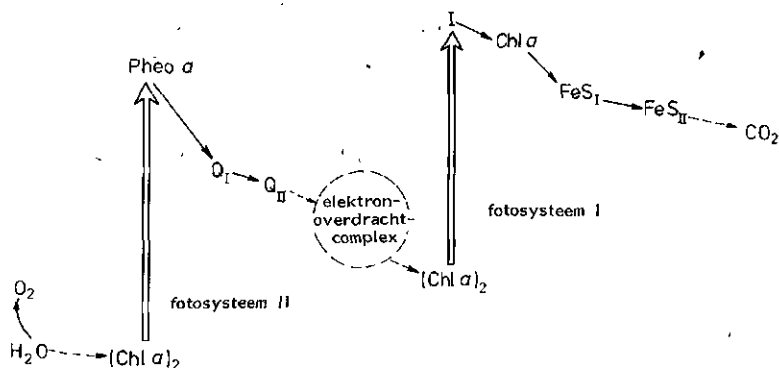
Bij de groene zwavelbacteriën, strikt anaërobe organismen die zowel in zoet als in zout water worden aangetroffen, is de situatie geheel anders (Amesz, 1983a, 1984). Ook hier fungeert een dimeer van bacteriochlorofyl *a* als primaire elektron donor, maar in de elektronacceptorketen treffen we ijzer-zwavelproteïnen en mogelijk bacteriochlorofyl *a* aan (figuur 6B), terwijl de primaire elektronacceptor voorlopig is geïdentificeerd als bacteriofeofytine *c*. Een ander verschil met purperbacteriën is dat men, ondanks pogingen hiertoe in een aantal laboratoria, er niet in geslaagd is een afzonderlijk reactiecentrumcomplex te isoleren. Tot nu toe wijzen de resultaten er op dat het reactiecentrum niet aan een apart eiwit gebonden is; wel zijn er complexen geïsoleerd waarvan het reactiecentrum deel uitmaakt, maar deze bevatten enkele tientallen bacteriochlorofylmoleculen, waarvan de meeste vermoedelijk alleen als antenne functioneren. Het onderzoek naar de elektronacceptorketen is voornamelijk met deze complexen geschied, waarbij, evenals bij purperbacteriën, zowel optische methoden als ESR (elektronspinresonantie) gebruikt zijn.

## ALGEN EN HOGERE PLANTEN

De fotosynthese van algen en hogere planten is gebaseerd op de samenwerking van twee verschillende lichtreacties. Dit feit raakte omstreeks 1960 bekend, onder andere door onderzoek in Leiden en in de Verenigde Staten. Te zamen met hun antennesystemen worden deze reacties systeem I en systeem II genoemd. Doordat de antennesystemen enigszins verschillende absorptiespectra hebben (zo bevindt bijvoorbeeld bij hogere planten chlorofyl *b* zich voornamelijk in het antennesysteem van systeem II) bleek het mogelijk door een geschikte keuze van de golflengte van belichting hetzij voornamelijk systeem I, hetzij voornamelijk systeem II te exciteren, waardoor de reacties voor ieder systeem min of meer afzonderlijk konden worden bestudeerd. Hoewel men al direct een voorstelling had hoe beide systemen samenwerken (in serie volgens het zogenaamde Z-schema), duurde het tot in de jaren zeventig voordat geleidelijk een redelijk inzicht werd

verkregen in de processen die zich in de reactiecentra afspelen. Van belang hierbij was dat het mogelijk bleek om systeem I en II te scheiden na behandeling van chloroplasten met detergentia en uit het thylakoïdmembraan op analoge wijze als bij purperbacteriën pigment-eiwitcomplexen te bereiden. De laatste jaren is gebleken dat de systemen ook in de chloroplast ruimtelijk gescheiden zijn. De grana (gebieden met gestapelde thylakoïdmembranen) bevatten voornamelijk systeem II, terwijl die gedeelten van het thylakoïdmembraan die zich aan de buitenkant van de grana of tussen de grana bevinden voornamelijk systeem I bevatten (Anderson, 1982).

Figuur 8 geeft een overzicht van het elektrontransport in de beide fotosystemen. Terwille van de overzichtelijkheid is een aantal reacties weggelaten, waardoor onmiddellijk de overeenkomst tussen het reactiecentrum van systeem II en dat van purperbacteriën opvalt, terwijl hetzelfde geldt voor het reactiecentrum van systeem I en dat van groene zwavelbacteriën. Behalve overeenkomsten zijn er ook verschillen; het meest opvallende verschil is wellicht dat de geoxideerde primaire elektrondonor van systeem II,  $P-680^+$ , een veel sterker oxidans moet zijn dan het overkomstige  $P-870^+$  van purperbacteriën. De eerste oxideert, via een aantal gedeeltelijk nog



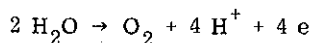
Figuur 8. Vereenvoudigd schema van het elektrontransport in algen en hogere planten, op dezelfde wijze als dat van bacteriën weergegeven (vgl. figuur 6). Chl - chlorofyl, Pheo - feofytine,  $Q_I$  en  $Q_{II}$  - plastochinon. Het elektronoverdrachtscomplex dat fotosysteem I en fotosysteem II verbindt is het cytochroom  $b-f$ -complex.

onbekende tussenprodukten, water tot zuurstof, terwijl P-870<sup>+</sup> een cytochrom c (niet in figuur 6 weergegeven) oxideert. De redoxpotentiaal van P-870 ligt dan ook veel dichterbij die van P-700, de primaire elektrondonor van systeem I dan bij die van P-680. Maar in het algemeen zijn de overeenkomsten zo frappant, dat men welhaast gedwongen is bepaalde evolutionaire verbanden aan te nemen.

## ZUURSTOFONTWIKKELING

Een speciale eigenschap van systeem II, het vermogen om water tot zuurstof te oxideren, verdient het apart behandeld te worden. Nog steeds is de zuurstofproductie het minst begrepen proces van de fotosynthese, maar recente ontwikkelingen wijzen er op dat men nu misschien vat op het probleem begint te krijgen.

De simpele reactievergelijking:



toont ons dat voor de produktie van één zuurstofmolecuul vier elektronen aan water moeten worden onttrokken. Reeds vrij lang was bekend dat dit geschiedt door vier opeenvolgende ladingsscheidingen die in één reactiecentrum van systeem II optreden. Voorts waren er aanwijzingen dat op een of andere wijze mangaan bij het proces betrokken is (Amesz, 1983a,b). De stabiliteit van het zuurstofontwikkellend systeem, en de ervaring dat de methoden van onderzoek die elders in de fotosynthese zo succesvol zijn gebleken, zoals ESR en optisch onderzoek aan gekleurde intermediairen, slechts weinig resultaat opleverden, belemmerden echter het onderzoek. Een extra probleem is dat het zuurstofontwikkellend systeem zich aan de binnenkant van het thylakoïdmembraan bevindt en dus weinig toegankelijk is.

Pas in de allerlaatste tijd zijn er tekenen van een werkelijke vooruitgang. Voor een deel is dit aan verbeterde preparatieve technieken te danken. Er zijn thans methoden om granathylakoiden te isoleren, zodat preparaten verkregen worden die alle componenten van systeem II bevatten, een hoge activiteit voor zuurstofontwikkeling hebben, doch vrijwel geen systeem I bezitten. Door de gezamenlijke inspanning van eiwit-biochemici

en biofysici begint zich een concreet, zij het nog onzeker, beeld te ontwikkelen. Het reactiecentrum van systeem II bevat vermoedelijk twee of drie polypeptiden die bij de oxidatie van water betrokken zijn. ESR-metingen bij lage temperatuur en metingen van veranderingen in ultraviolet-absorptie wijzen er op dat mangaan een intermediair in de oxidatie van water is, en hierbij veranderingen van de driewaardige naar de vierwaardige geoxideerde toestand en vice versa ondergaat. Een tweede intermediair is, zij het voorlopig, geïdentificeerd als een chinon (Dekker et al., 1984), vermoedelijk plastoquinon (figuur 5). Dit ondergaat de reactie hydrochinon  $\rightarrow$  geprotoneerd semichinon bij oxidatie. In vitro treedt deze reactie alleen bij extreem lage pH op; de wijze waarop het reactieproduct in de chloroplast wordt gestabiliseerd is nog onduidelijk.

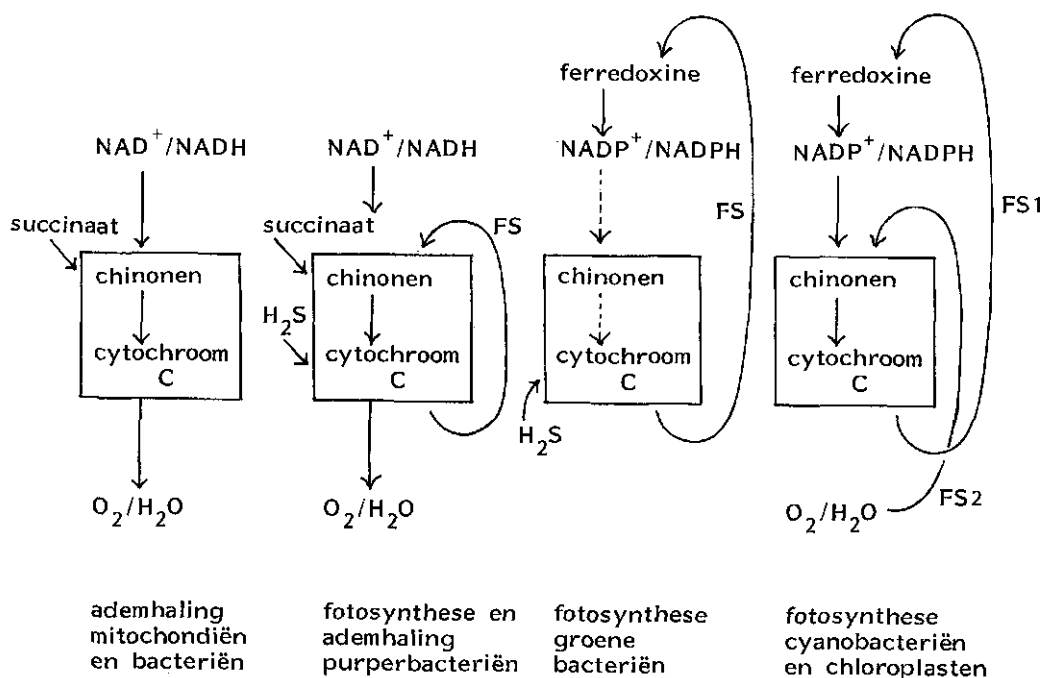
## VOLGREACTIES EN KOOLZUURASSIMILATIE

In het bovenstaande is een beknopt overzicht gegeven van de reacties die zich in de antenne en in het reactiecentrum afspelen. Deze processen zijn de meest karakteristieke van de fotosynthese, en voor het overgrote deel pas in de laatste 10 à 20 jaar bekend geworden (hoewel het mogelijke mechanisme van energie-overdracht tussen pigmenten al eerder bekend was).

Andere processen, hoewel van het grootste belang omdat ze uiteindelijk bepalen wat er gebeurt met de energie die in de reactiecentra wordt vastgelegd, zijn voor de fotosynthese niet uniek, en treden ook in andere biologische systemen op. Hiertoe behoren de fixatie van  $\text{CO}_2$  (traditioneel gezien als het fotosyntheseprocess bij uitstek), de vorming van ATP, het transport van ionen, en elektronoverdrachtsprocessen die zich buiten het reactiecentrum afspelen.

Tot de laatste behoren de reacties die fotosysteem II en I verbinden, en die in figuur 8 slechts schematisch en onvolledig zijn weergegeven. Sinds enige jaren weet men dat hierbij een apart elektronoverdrachtscomplex betrokken is, het cytochroom *b-f*-complex (Hauska et al., 1983). Dit is een membraaneiwit, dat inmiddels zowel uit chloroplasten als uit blauwwieren in gezuiverde toestand verkregen is. Het bevat cytochroom *b*, cytochroom *f*, (een *c*-type cytochroom), een ijzer-zwavelcentrum en een gebonden plastoquinonmolecuul, en vertoont grote overeenkomst met het reeds lang be-

kende cytochroom *b-c*-complex ('complex III') uit de ademhalingsketen van mitochondriën en bacteriën. Ook in fotosynthetische bacteriën is een dergelijk complex aangetroffen. Hier is zijn functie verbonden met het zogenaamde 'cyclische' elektrontransport, waarbij elektronen van de gereduceerde elektronacceptor ( $Q_{II}^-$ ) naar  $P-870^+$  worden overgebracht. De energie die hierbij beschikbaar komt resulteert uiteindelijk in de vorming van adenosine trifosfaat (ATP). Het vóórkomen van het cytochroom *b-c(f)*-complex in ademhaling zowel als in fotosynthese wijst onmiskenbaar op een gemeenschappelijke evolutionaire oorsprong van beide processen. Overeenkomst en verschil tussen de verschillende 'typen' van fotosynthese en ademhaling worden benadrukt in figuur 9, waar op onconventionele manier, en met het *b-c(f)*-complex centraal, deze processen zijn weergegeven.

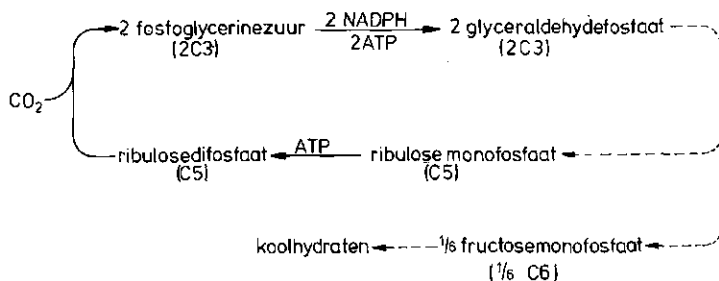


Figuur 9. Het cytochroom *b-c(f)*-complex (vierkant) als punt van overeenkomst in ademhaling en verschillende soorten fotosynthese. FS - fotosysteem. Gestippelde lijnen duiden op nog niet aangetoonde elektrontransportreacties (Van Gorkom & Berden, 1983).

Ook het mechanisme van de produktie van ATP is vermoedelijk in essentie hetzelfde in fotosynthese en ademhaling. Volgens het concept van Mitchell wordt de energie benodigd voor de synthese van ATP ontleend aan die van een verschil in elektrische potentiaal en in pH over het fotosynthetisch membraan, dat op zijn beurt weer het gevolg is van het elektrontransport en hiermee gepaard gaande protonerings- en deprotoneringsprocessen (reacties derhalve waarbij een waterstofion wordt opgenomen of vrijkomt). In feite zijn de eerste aanwijzingen voor de juistheid van de hypothese van Mitchell indertijd uit experimenten met chloroplasten verkregen, waarbij werd gevonden dat het aanleggen van een 'kunstmatig' pH-verschil over het thylakoïdmembraan vorming van ATP teweeg bracht, zonder dat hierbij licht nodig was. Omzetting van de 'chemi-osmotische' energie van pH- en potentiaalverschil in die van ATP vindt plaats in het ATP-ase, dat als apart eiwitcomplex aan het membraan gebonden is. ATP wordt niet alleen gebruikt als brón van energie in syntheses en transportprocessen; het wordt ook gebruikt bij de assimilatie van  $\text{CO}_2$ .

'The path of carbon', de omzetting van  $\text{CO}_2$  in suikers en andere celbestanddelen is in de jaren rond 1950 uitvoerig onderzocht door Calvin, Benson en medewerkers. Calvin was een van de eersten die de mogelijkheden van het werken met  $^{14}\text{C}$ -gemerkte verbindingen en van moderne scheidingsmethoden inzag, en deze met succes op een ingewikkeld biologisch proces toepaste. Ingewikkeld bleek het proces inderdaad. De uiteindelijk geformuleerde Calvin-Benson-cyclus bevat een uitgebreide keten van omzettingen van trioses (3C-suikers) tot en met heptoses waarvan enkele essentiële stappen in figuur 10 zijn weergegeven. Het schema rekende definitief af met andere hypothesen waarbij chlorofyl en  $\text{CO}_2$  te zamen rechtstreeks in een lichtreactie betrokken waren (zoals bijvoorbeeld Willstätter indertijd veronderstelde) en toonde aan dat slechts twee produkten van de fotosynthese nodig zijn: gereduceerd nicotinamide-adenine-dinucleotide-fosfaat (NADPH) en ATP. Beide stoffen zijn nodig bij de reductie van fosfoglycerinezuur tot glyceraldehydefosfaat, de tweede bovendien nog bij de vorming van ribulosedifosfaat. De vorming van ATP is hierboven reeds behandeld; toen in de jaren vijftig bleek dat chloroplasten bij belichting NADP reduceren was voor de  $\text{CO}_2$ -assimilatie de zaak dus in principe rond.

Reductie van NADP, zoals uit later onderzoek bleek, vindt plaats door fotosysteem I. Een ijzer-zwaveliwit (ferredoxine) en een flavoproteïne



Figuur 10. Sterk vereenvoudigde weergave van de Calvin-Benson-cyclus. C3, C5 en C6 geven het aantal koolstofatomen van de betrokken verbinding aan. De reacties van de cyclus spelen zich buiten het thylakoïdmembraan (in de stroma) in de chloroplast af.

(ferrodoxine-NADP-reductase) treden als intermediären op bij de reductie van NADP door het ijzer-zwavelcentrum  $\text{FeS}_{11}$  (figuur 8).

De eigenlijke  $\text{CO}_2$ -fixatie vindt plaats bij de omzetting van ribulosedifosfaat in fosfoglycerinezuur. Deze reactie wordt gekatalyseerd door het enzym ribulosedifosfaat-carboxylase. Dit is een weinig efficiënt enzym met een lage affiniteit voor  $\text{CO}_2$ , en mede daarom het eiwit dat vermoedelijk in groter hoeveelheid dan enig ander op aarde voorkomt. Bovendien katalyseert het een oxidatie van ribulosedifosfaat met zuurstof waarbij uiteindelijk weer  $\text{CO}_2$  ontstaat. Dit is het proces van de fotorespiratie, waardoor bij veel soorten planten een niet onaanzienlijke hoeveelheid  $\text{CO}_2$  weer vrijkomt, ten koste van het nettorendement van de fotosynthese. Inderdaad blijkt dat planten gekweekt in een atmosfeer die weinig zuurstof bevat sneller groeien, mits men er voor zorgt dat de wortels voldoende belucht worden. Zoals bekend, bevordert verhoging van de  $\text{CO}_2$ -druk eveneens de groei. Evolutionaire aanpassing van het enzym aan de huidige situatie met een relatief hoge zuurstof- en een zeer lage  $\text{CO}_2$ -druk in de atmosfeer is kennelijk niet gelukt.

De zogenaamde C4-planten, waartoe een aantal belangrijke cultuurgewassen zoals maïs en suikerriet behoren, bezitten een aparte cyclus, waarin organische verbindingen met vier koolstofatomen het hoofdbestanddeel vormen. Deze maakt gebruik van de hoge affiniteit voor  $\text{CO}_2$  van het enzym fosfo-enol-pyruvaatcarboxylase. Verderop in de cyclus komt  $\text{CO}_2$

weer vrij, waardoor de plant hiermee  $\text{CO}_2$  in de cel kan concentreren en daardoor een efficiënter gebruik van ribulosedifosfaat-carboxylase kan maken. Vooral bij hoge temperaturen en hoge lichtintensiteiten groeien C4-planten aanzienlijk sneller dan planten die alleen de Calvin-cyclus hebben.

## HET RENDEMENT VAN DE FOTOSYNTHESE

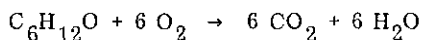
Een blik op een van de foto's van de aarde die uit ruimtevoertuigen genomen zijn, leert ons al direct dat slechts een klein gedeelte van het licht dat ons hemellichaam onderschept zelfs maar een kans heeft om voor de fotosynthese benut te worden. Tweederde van het aardoppervlak is bedekt met oceanen, waar, met uitzondering van de kustgebieden, in het algemeen weinig fotosynthese plaatsvindt en van het licht dat het land zou kunnen bereiken wordt een groot gedeelte teruggekaatst door wolken, sneeuw en ijs. Bovendien zijn die gebieden op het land waar de zonneschijn bijna onbeperkt toegang heeft, nu juist die gebieden waar door gebrek aan regen weinig of geen plantengroei optreedt. Door al deze oorzaken is het gedeelte van het zichtbare licht dat ook werkelijk door chlorofyl of een der andere fotosynthetische pigmenten wordt geabsorbeerd, en dus in principe voor fotosynthese gebruikt kan worden, niet groter dan 5 à 10 %. Het rendement waarmee dit licht wordt omgezet in fotosyntheseprodukten bedraagt wellicht circa 2 %.

Dit lijkt een teleurstellend lage opbrengst. Toch moet men niet vergeten dat zelfs deze kleine fractie nog steeds een formidabele hoeveelheid energie vertegenwoordigt. De totale straling (zichtbaar en onzichtbaar) die de aarde per seconde ontvangt vertegenwoordigt een energie van  $1,75 \cdot 10^{17}$  J. Hiervan bereikt circa 60 % het aardoppervlak, terwijl de hoeveelheid die door de fotosynthese per seconde wordt vastgelegd ongeveer  $10^{14}$  J bedraagt. Een simpele berekening leert ons dat dit overeenkomt met het vermogen van honderdduizend grote elektrische centrales, ongeveer tien keer zoveel als wat de mensheid thans als elektriciteit of op andere wijze, voornamelijk ten koste van fossiele energiebronnen, ter beschikking staat. Alleen al om deze reden lijkt het de moeite waard een nadere beschouwing aan het rendement van de fotosynthese te wijden.

De energiestromen in natuurlijke oecosystemen en in de landbouw worden in de bijdragen van Beukema en van Boeringa uitvoerig aan de orde

gesteld. Hier zullen wij ons beperken tot enkele van de factoren die bij het rendement van de fotosynthese als zodanig een rol spelen.

Ondanks alle publiciteit en de uitgebreide discussies van de laatste jaren is het wellicht nuttig hier enkele grondbegrippen te definiëren. Zowel voor het levend organisme als voor de activiteiten van de mens is het begrip arbeid in het algemeen van meer belang dan de begrippen energie of warmte, terwijl de tweede hoofdwet van de thermodynamica ons leert dat warmte slechts gedeeltelijk in arbeid kan worden omgezet. Energie die in principe en in een ideaal systeem bij constante temperatuur en druk geheel in arbeid kan worden omgezet wordt aangeduid met Gibbs' vrije energie (of vrije enthalpie), de hoeveelheid energie die als warmte kan worden verkregen duidt men aan met de term enthalpie. Bij de verbranding van glucose:



behoort een vrije enthalpie van 2800 kJ per mol glucose, hetgeen overeenkomt met 470 kJ per mol zuurstof of kooldioxide. Met een 'ideaal' werkende machine zou men dus een even grote hoeveelheid arbeid kunnen verkrijgen; in werkelijkheid krijgt men aanzienlijk minder, wellicht zo'n 30-40 % wanneer men de glucose als brandstof in een stoommachine zou gebruiken. Het getal van 470 kJ per mol zuurstof heeft uiteraard ook betrekking op de fotosynthesereactie, die wat betreft begin- en eindprodukten het omgekeerde is van de glucoseverbranding.

Onder het rendement van de fotosynthese verstaat men gewoonlijk het quotiënt (in procenten) van de vrije energie van de fotosyntheseprodukten en de energie van het geabsorbeerde licht. De laatste is eenvoudig uit te rekenen met de bekende formule van Planck:  $E = hf$ , waarbij  $h$  de constante van Planck en  $f$  de frequentie van het licht is. Bij een golflengte van 680 nm, waar zich de rode absorptieband van chlorofyl bevindt, komt dit overeen met een energie van 178 kJ per Einstein, waarbij een Einstein een 'mol' ( $6,0 \cdot 10^{23}$ ) lichtquanten is. Bij 870 nm is de energie 138 kJ per Einstein.

Een andere grootte is het quantumrendement: het quotiënt van het aantal gevormde moleculen (zoals zuurstofmoleculen) en het aantal geabsorbeerde lichtquanten. Het quantumrendement van de elektronoverdracht

van P-870 naar ubiquinon ( $Q_I$ , zie figuur 6) in geïsoleerde reactiecentra van purperbacteriën is zeer nauwkeurig bepaald en bleek tussen 0,98 en 1,00 elektron per geabsorbeerd lichtquant te zijn. Dit komt overeen met een rendement van circa 45 % indien licht van 870 nm wordt gebruikt.

Bij intacte cellen van purperbacteriën ligt het rendement door allerlei oorzaken lager, zoals:

- $P-870^+$  en  $Q_I^-$  zijn niet de eindprodukten van de fotosynthese, en bij de vorming van deze eindprodukten treden verdere verliezen op.
- Het overgrote deel van het licht wordt niet door het reactiecentrum, maar door de antennepigmenten geabsorbeerd. Bij overdracht van de energie naar de reactiecentra treden verliezen op van 10-20 % of meer, vooral wanneer ook licht door carotenoiden wordt geabsorbeerd.
- Licht van kortere golflengte dan 870 nm geeft een evenredig lager rendement doordat de energie van het lichtquant groter is.

Bij algen en hogere planten zijn quantumrendementen van 0,08 tot 0,10 molecuul zuurstof per geabsorbeerd lichtquant gemeten. Daar in fotosysteem I en fotosysteem II vier elektronen worden overgedragen bij de productie van één zuurstofmolecuul, wijst dit getal er op dat ook hier voor de reactiecentra het quantumrendement dicht bij 1,0 ligt. Het quantumrendement van 0,10 voor zuurstof bij 680 nm komt overeen met een (energie)-rendement van  $(0,10 \times 470/178) \times 100 \% = 26 \%$ . Inderdaad zijn in cultures van algen (zoals *Chlorella*) gedurende groeiperioden van enkele weken rendementen tot circa 20 % behaald. In de landbouw is het rendement aanzienlijk lager. Gemeten over de groeiperiode zijn in Nederland rendementen van circa 2 % gemeten voor gewassen zoals aardappel, tarwe en suikerbiet (Wassink, 1975). Deze getallen zijn betrokken op het ingestraalde licht, voor de geabsorbeerde straling zal men niet ver van 4 à 5 % uitkomen. Voor 'nuttige' opbrengst (knollen en zaden) komt men uiteraard weer lager uit. Ook elders zijn vergelijkbare getallen verkregen, zowel in de tropen als in gematigde streken (Boardman, 1977). Voor de tropen betekent dit uiteraard wel een hogere opbrengst per ha door de sterkere instraling van licht en het langere groeiseizoen. Oorzaken van deze vrij lage rendementen zijn onder andere verliezen bij kortere golflengten, verliezen in de nacht, te hoge lichtintensiteiten overdag, gebrek aan  $CO_2$ , en eventueel water, fotorespiratie en te lage of te hoge temperaturen. Wassink (1975) geeft een uitvoerige discussie.

## LITERATUUR

- \*Amesz, J., 1983a. Photosynthesis. Photosystems in green plants and green bacteria. *Progress in Botany* 45: 89-105.
- Amesz, J., 1983b. The role of manganese in photosynthetic oxygen evolution. *Biochimica et Biophysica Acta* 762: 1-12.
- Amesz, J., 1984. Electron transfer in green bacteria. In: C. Sybesma (Ed.): *Advances in Photosynthesis Research*. Vol. I. Martinus Nijhoff-Dr. W. Junk, Publishers, 's-Gravenhage, p. 621-628.
- Anderson, J.M., 1982. The role of chlorophyll-protein complexes in the function and structure of chloroplast thylakoids. *Molecular and Cellular Biochemistry* 46: 161-172.
- Boardman, N.K., 1977. The energy budget in solar energy conversion in ecological and agricultural systems. In: R. Buvat, M.J. Allen & J.-P. Massué (Eds): *Living systems as energy converters*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, p. 307-318.
- \*Clayton, R.K., 1980. *Photosynthesis: Physical mechanisms and chemical patterns*. Cambridge University Press, Cambridge. 281 p.
- \*Clayton, R.K. & W.R. Sistrom (Eds), 1978. *The photosynthetic bacteria*. Plenum Press, New York. 946 p.
- Dekker, J.P., H.J. van Gorkom, M. Brok & L. Ouwehand, 1984. Optical characterization of photosystem II electron donors. *Biochimica et Biophysica Acta* 764: 301-309.
- Gogel, G.E., P.S. Parkes, P.A. Loach, R.A. Brunisholz & H. Zuber, 1983. The primary structure of a light-harvesting bacteriochlorophyll binding protein of wild-type *Rhodospirillum rubrum*. *Biochimica et Biophysica Acta* 746: 32-39.
- Gorkom, H.J. van & J.A. Berden, 1983. Het cytochrom bc-complex. In: *Jaarverslag 1983, Stichting Scheikundig Onderzoek in Nederland*, 's-Gravenhage, p. 67-71.
- \*Govindjee (Ed.), 1982. *Photosynthesis*. Vol. 1: Energy conversion by plants and bacteria; Vol. II: Development, carbon metabolism and plant productivity. Academic Press, New York. 799 p., resp. 580 p.
- Hauska, G., E. Hurt & N. Gabellini, 1983. Comparative aspects of quinol-cytochrome c/plastocyanin oxidoreductases. *Biochimica et Biophysica Acta* 726: 97-133.

- Kramer, H.J.M., R. van Grondelle, C.N. Hunter, W.H.J. Westerhuis & J. Ames, 1984. Pigment organization of the B800-850 antenna complex of *Rhodospseudomonas sphaeroides*. *Biochimica et Biophysica Acta* 765: 156-165.
- Wassink, E.C., 1975. Autotrofe produktie. In: *Productiviteit in biologische systemen*, Biologische Raad Reeks. Pudoc, Wageningen. p. 18-53.

---

\* Met een ster aangegeven referenties worden als eerste voor verdere studie aanbevolen.

# Energie in oecosystemen

*J.J. Beukema*

## INLEIDING

In de gezamenlijke levensgemeenschappen op aarde wordt jaarlijks door de groene planten een zeer grote hoeveelheid energie, afkomstig van de zon, vastgelegd in plantaardige organische stof, de zogenaamde primaire produktie door middel van fotosynthese. Men schat deze hoeveelheid primair geproduceerde organische stof op een  $170 \cdot 10^9$  ton per jaar, of uitgedrukt in eenheden van energie:  $3 \cdot 10^{18}$  kJ per jaar of  $10^{14}$  J . sec<sup>-1</sup> = 100 TW (tabel 1). Hoewel op deze manier slechts een kleine fractie (veel minder dan 1 %) van de energie van het op aarde vallende zonlicht wordt vastgelegd, vertegenwoordigt de gevormde hoeveelheid plantemateriaal toch een enorme energiebron. Ter vergelijking: het totale jaarlijkse energieverbruik door de mens (voornamelijk afkomstig van verbranding van fossiele brandstoffen als olie, kolen en gas) is een factor 10 kleiner en de energiewaarde van de jaarlijkse menselijke voedselconsumptie bedraagt zelfs minder dan 1 % van het wereldtotaal van de primaire produktie. Van de grootte van de primaire produktie kan men zich misschien nog het best een voorstelling maken door te denken aan een gemiddelde m<sup>2</sup> aardoppervlak. Op zo'n denkbeeldige m<sup>2</sup> zou jaarlijks 3-400 gram organische stof worden geproduceerd, een energiewaarde vertegenwoordigend van circa 6000 kJ (tabel 1).

Twee vragen zullen in het volgende vooral aan de orde komen. Ten eerste: in welke gebieden en onder welke omstandigheden wordt vooral energie door planten vastgelegd? Met andere woorden wat zijn gunstige milieu-omstandigheden en welke oecosystemen zijn hoog-productief en welke dragen maar weinig bij. Ten tweede: wat is het verdere lot van de in plantaardig materiaal vastgelegde zonne-energie? Welk deel wordt opgege-

Tabel 1. Schattingen in afgeronde getallen voor het vermogen van de zon als stralingsbron, het deel dat daarvan wordt ingestraald op aarde (als to- taal en als zichtbaar licht) en de daaruit resulterende netto primaire pro- duktie, alles uitgedrukt in TW ( $1 \text{ TW} = 10^{12} \text{ W} = 10^9 \text{ kJ} \cdot \text{sec}^{-1}$ ). In de rechterkolommen een omrekening naar jaarlijkse energiestromen (in kJ) voor de hele aarde en voor een gemiddelde  $\text{m}^2$  ( $1 \text{ jaar} = 3 \cdot 10^7 \text{ sec}$  en op- pervlak aarde  $= 5 \cdot 10^{14} \text{ m}^2$ ). Ter vergelijking zijn ook getallen opgenomen voor het energieverbruik van de mensheid, als voedsel en als brandstof.

|                          | Vermogen (TW)     | Energiestroom ( $\text{kJ} \cdot \text{j}^{-1}$ ) |                  |
|--------------------------|-------------------|---------------------------------------------------|------------------|
|                          |                   | aarde                                             | per $\text{m}^2$ |
| hele zon                 | $2 \cdot 10^{14}$ |                                                   |                  |
| op aarde vallend         | $8 \cdot 10^4$    | $2 \cdot 10^{21}$                                 |                  |
| waarvan zichtbaar licht  | $4 \cdot 10^4$    | $10^{21}$                                         | $2 \cdot 10^6$   |
| netto primaire produktie | $10^2$            | $3 \cdot 10^{18}$                                 | $6 \cdot 10^3$   |
| voedselconsumptie mens   | 0,6               | $2 \cdot 10^{16}$                                 | 40               |
| energieverbruik mens     | 10                | $3 \cdot 10^{17}$                                 |                  |

ten, hoeveel wordt er door micro-organismen afgebroken en hoeveel blijft er bewaard? Bij de behandeling van deze vragen zal ook steeds enige aan- dacht worden besteed aan de rol van de mens en aan zijn aandeel in het gebruik van de in organische stof vastgelegde energie als bron van voed- sel en brandstof.

## PRIMAIRE PRODUKTIE

### *Produktievoorwaarden*

Voor plantaardige produktie door fotosynthese zijn naast licht, water en koolzuur ook nutriënten (meststoffen als fosfor- en stikstofverbinding- en) nodig. Elk van deze factoren kan door een geringe intensiteit of con- centratie als beperkende factor bij het produktieproces optreden. Licht bijvoorbeeld in alle diepere zeeën, waar zelfs in het helderste water geen

fotosynthese beneden een diepte van enkele honderden meters meer mogelijk is, terwijl de wereldzeeën gemiddeld meer dan 3000 m diep zijn. Water is een evidente beperkende factor in woestijnen en de randgebieden daarvan, maar tijdelijk ook op een groot deel van de rest van het landoppervlak. Nutriëntenconcentraties zullen in het zomerseizoen op het land bij voldoende vocht nagenoeg overal als beperkende factor optreden: de produktieverhoging door bemesting in landbouw en veeteelt spreekt wat dat betreft duidelijke taal. Ook in zee zijn in de bovenste laag, tot waar het licht doordringt, de nutriënten in het algemeen produktiebeperkend. Het koolzuurgehalte van de lucht (gemiddeld slechts 0,03 %), tenslotte, kan op het land en zeker binnen dichte plantenbestanden en bij geringe windsterkte als beperkende factor optreden. In het water lijkt altijd een overmaat koolzuur aanwezig.

#### *Licht-rendement*

Ook als alle milieu-omstandigheden optimaal zijn, wordt niet alle energie van het op groene plantedelen vallende licht (van de bruikbare golflengten) kwantitatief vastgelegd in organische stof. Onder de meest gunstige condities (alleen lichtbeperking, alle andere factoren in overmaat of optimaal aanwezig) kan men een lichtgroei-rendement van hoogstens 20-30 % bereiken (zie de bijdrage van Ames). Voor veldomstandigheden heeft zo'n percentage echter geen praktische betekenis. Zelfs in onze moderne landbouw bedraagt de energiewaarde van de oogst slechts een geringe fractie (enkele procenten) van de zonne-energie die in de loop van het groeiseizoen op de akker is ingestraald (Wassink, 1975). Voor meer natuurlijke levensgemeenschappen moeten we in het algemeen met nog kleinere fracties, delen van een procent, rekenen. Als gemiddelde voor de hele aarde, land plus water, heeft men een schatting gemaakt van circa 0,3%. Dit betekent een netto jaarproduktie van  $3 \cdot 10^{18}$  kJ uit een hoeveelheid lichtenergie in het bruikbare golflengtegebied jaarlijks op aarde ingestraald van  $10^{21}$  kJ (tabel 1). Meer dan 99 % van het op de aarde vallende zichtbare licht wordt dus teruggekaatst of als warmte geabsorbeerd.

Oorzaken van dit geringe rendement van vegetaties zijn, naast het nagenoeg altijd optreden van één of meer van de al genoemde beperkende factoren (nutriënten, water, koolzuur), in de eerste plaats minder gunstige

omgevingsomstandigheden, zoals een te lage temperatuur. De lichtintensiteit kan ook te hoog zijn voor een maximaal rendement, zodat lichtverzadiging optreedt. Een belangrijke oorzaak van lage rendementen is ook een onvolledige bedekking van de aarde met groene plantedelen, waardoor veel licht geabsorbeerd (of teruggekaatst) wordt door de bodem, door sneeuw of door in het water zwevend slib.

Een andere belangrijke verliespost tenslotte is de ademhaling van de groene plant zelf, waardoor globaal de helft van het (bruto) geproduceerde materiaal weer geoxydeerd wordt en dus niet als netto produktie in de groei van de plant zichtbaar wordt. Alle genoemde en te noemen gegevens over primaire produktie hebben betrekking op netto aanwas.

### *Hoog- en laagproduktieve oecosystemen*

Ver beneden het gemiddelde produktieniveau van 3 à 400 gram organische stof per m<sup>2</sup> per jaar blijven door duidelijke oorzaken biotopen als woestijnen en dorre graslanden, zandverstuivingen, stranden, hooggebergten, rotsen, grotten en ijsvelden. Ook bepaalde delen van de oceanen worden wel als de woestijnen van de zee beschouwd vanwege hun (veronderstelde) geringe produktiviteit.

Voorzover deze indruk niet berust op meetfouten (het plantaardige plankton van de oceanen is doorgaans buitengewoon klein en teer en niet bestand tegen gebruikelijke meetmethoden), zullen de extreem lage gehalten aan nutriënten verantwoordelijk zijn voor de geringe produktiviteit. Over zeer grote gebieden op lagere breedten heeft het water in oceanen permanent een gelaagde opbouw, doordat het oppervlaktewater warmer is dan het diepere water. Het oppervlaktewater is daardoor soortelijk lichter en de gelaagde opbouw blijft dus gehandhaafd. Bij een dergelijke stabiele opbouw van de waterkolom vindt heel weinig uitwisseling plaats tussen de waterlagen. Wel is er door de zwaartekracht bezinking. Hierdoor verliest de bovenste waterlaag voortdurend materiaal, waaronder nutriënten, die met uitwerpselen en stoffelijke resten van dieren naar beneden zinken. Door dit proces is de bovenlaag van thermostabiele wateren gewoonlijk extreem arm aan nutriënten. Dat er desondanks met gespecialiseerde methoden toch plaatselijk verrassend hoge waarden voor de primaire produktie gemeten zijn, moet worden toegeschreven aan een zeer snelle omzetting

van de aanwezige nutriënten, die niet slechts één keer per seizoen gebruikt worden, maar tientallen, zo niet honderden keren. Dit is mogelijk door de zeer geringe afmetingen van het plantaardige plankton in dergelijke gebieden en hun korte levensduur die veroorzaakt wordt door intensieve begrazing door eveneens zeer kleine protozoën en ander dierlijk plankton. De kleine afmetingen maken niet alleen een zeer snelle opname en afgifte van nutriënten bij lage concentraties mogelijk (door de grote oppervlakte-inhoud-verhouding), maar reduceren ook de zinksnelheid tot vrijwel nul (zie voor een uitvoerige uiteenzetting Beukema, 1975).

Zeer produktieve zeegebieden vinden we bij bepaalde kusten. Hier kan het water rijk zijn aan nutriënten die door rivieren van land aangevoerd worden of door naar de kust gerichte onderstromen uit diepere waterlagen. Dit laatste verschijnsel doet zich voor waar de overheersende windrichting van het land af gericht is en het oppervlaktewater dus van de kust wordt weggestuwd. Het oppervlaktewater aan zulke kusten wordt aangevuld met dieptewater dat rijk is aan nutriënten. Dergelijke kustzeeën noemen we opwellingsgebieden. Ze liggen aan de westkusten van de grote continenten in de gebieden met NO- en ZO-passaten, zoals aan de kusten van Californië, Peru, Marokko en Namibië. De jaarlijkse fytoplanktonproduktie bereikt er gemakkelijk waarden rond de 1000 gram organische stof per m<sup>2</sup>. Naar oppervlak gemeten beslaan deze hoog-produktieve opwellingsgebieden echter nog niet 1 % van de wereldzeeën, zodat hun bijdrage aan de totale wereldproduktie bescheiden is. Als visserijgebied zijn ze echter van buitengewoon belang.

Riviermondingen en estuariën worden gekenmerkt door hoge nutriëntenconcentraties, die de laatste tientallen jaren in dichtbevolkte gebieden tot extreme waarden gestegen zijn (het eutrofiëringsverschijnsel, dat plaatselijk op het land en in nog sterkere mate in het zoete water tot problemen leidt). Plaatselijk treden langs kusten met mondingen van nutriëntenrijke rivieren algenwoekeringen op in de vorm van waterbloei door eencellige soorten of het verschijnen van grote massa's zwevende of drijvende algen van het zeesla-type. Er kan dan overlast ontstaan voor de visserij (dichtslaan van netten), toerisme (stankhinder) of volkgezondheid (als giftige algesoorten tot bloei komen). Bij het afsterven en verrotten van de grote algenmassa's kan in het water op grote schaal zuurstofgebrek optreden, wat plaatselijk tot het massaal afsterven van de hele levensgemeenschap

kan leiden. Een hoge primaire produktie is niet altijd een voordeel voor een oecosysteem!

Deze problemen in extreem nutriëntenrijke kustwateren zouden ongetwijfeld groter zijn als het water er helderder was. Veel rivieren voeren echter naast de nutriënten ook grote hoeveelheden slib naar zee af, die het kustwater troebel maken, waardoor er onvoldoende licht in het water kan doordringen om voortdurend een excessieve algengroei mogelijk te maken.

De allerhoogste waarden voor produktie in zee zijn gemeten in helder water met voldoende nutriënten en met vastzittende algen. Deze worden niet steeds door turbulentie van het water naar diepe en donkere waterlagen getransporteerd, waar fotosynthese geremd of onmogelijk is. Dichte gordels van grote bruinwieren en ook koraalriffen zijn voorbeelden van oecosystemen met een jaarlijkse primaire produktie, die tot rond de 2000 gram organische stof per  $m^2$  kan oplopen, terwijl plaatselijk nog wel hogere waarden zijn gevonden (De Vooys, 1979).

Op het land vinden we de hoogste waarden voor primaire produktie in vochtige en warme gebieden waar voldoende nutriënten beschikbaar zijn door voortdurende aanvoer of doordat het oecosysteem ze goed kan vasthouden en hergebruiken. Voorbeelden zijn tropische regenwouden, voedselrijke moerassen, meertjes en vijvers en zoutmoerassen. Ook hier zijn waarden rond de 2000 gram organische stof per  $m^2$  per jaar gevonden.

In de meeste oecosystemen op het land bedraagt de jaarlijkse produktie echter rond de 500-1000 gram organische stof per  $m^2$  (Van der Drift, 1975; Whittaker, 1975). Ook gemiddelde akker- en weidegebieden leveren een dergelijke produktie, al is er bij intensieve bemesting en drainage of irrigatie wel een hogere opbrengst haalbaar (zie de bijdrage van Boeringa). Tabel 2 geeft voor een aantal belangrijke typen oecosystemen waarden voor zowel hun oppervlak als voor produktie per  $m^2$  en de daaruit te berekenen bijdrage aan de totale jaarproduktie op aarde. We zien dan dat de grootste bijdrage aan de totale produktie wordt geleverd door de bossen (vooral door hun hoge produktiviteit) en de zeeën (vooral door hun grote oppervlakte). In cultuur gebrachte landstroken spelen door hun relatief kleine oppervlak (ongeveer 3 % van de aarde, nog geen 10 % van het landoppervlak) geen hoofdrol en voor het zoete water geldt dit in nog versterkte mate.

Tabel 2. Gemiddelde netto primaire produktie en biomassa voor een aantal typen oecosystemen en voor de hele aarde per m<sup>2</sup>, bijbehorende oppervlakken en totale produktie, uitgedrukt in resp. grammen organische stof, miljoenen km<sup>2</sup> en milliarden tonnen organische stof en 10<sup>17</sup> kJ. (Naar Whittaker & Likens, 1975)

| Type               | Oppervlakte<br>(10 <sup>12</sup> m <sup>2</sup> ) | Primaire produktie   |                                   | Biomassa           |                                       |
|--------------------|---------------------------------------------------|----------------------|-----------------------------------|--------------------|---------------------------------------|
|                    |                                                   | per m <sup>2</sup>   | totaal                            | per m <sup>2</sup> | totaal                                |
|                    |                                                   | (g.j <sup>-1</sup> ) | 10 <sup>9</sup> t.j <sup>-1</sup> | (g)                | 10 <sup>9</sup> t 10 <sup>17</sup> kJ |
| tropisch regenwoud | 17                                                | 2200                 | 37                                | 6                  | 45000 765 140                         |
| andere bossen      | 40                                                | 1100                 | 43                                | 8                  | 23000 935 180                         |
| grasland, savannen | 24                                                | 800                  | 19                                | 3                  | 3000 74 12                            |
| toendra's          | 8                                                 | 140                  | 1                                 | 0,2                | 600 5 1                               |
| droogtegebieden    | 42                                                | 50                   | 2                                 | 0,3                | 300 14 2                              |
| cultuurland        | 14                                                | 650                  | 9                                 | 2                  | 1000 14 2                             |
| moerassen, vennen  | 2                                                 | 3000                 | 6                                 | 1                  | 15000 30 5                            |
| zoetwater          | 2                                                 | 400                  | 1                                 | 0,2                | 20 0,1 0,02                           |
| totaal land        | 149                                               | 800                  | 118                               | 21                 | 12200 1837 342                        |
| totaal zee         | 360                                               | 155                  | 55                                | 10                 | 10 4 1                                |
| totaal aarde       | 510                                               | 335                  | 173                               | 31                 | 3600 1841 343                         |

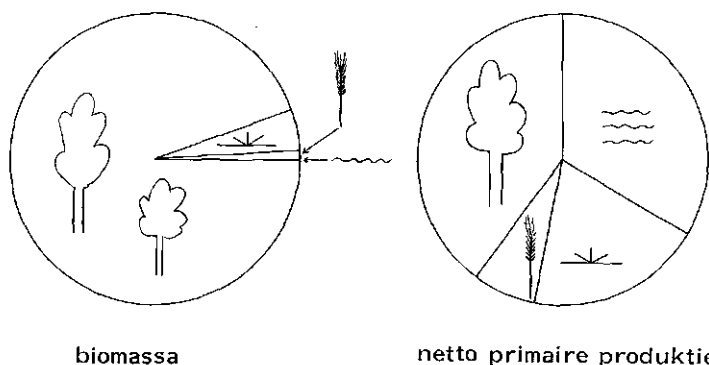
Bij het produktieproces wordt biomassa gevormd die enige tijd bestaan blijft, zodat er in een oecosysteem steeds een voorraad levend plantaardig materiaal aanwezig is. Deze voorraad heeft een gemiddelde energietische waarde van circa 20 kJ per gram droge organische stof, afhankelijk van de chemische samenstelling (koolhydraten bevatten namelijk slechts circa 18 kJ . g<sup>-1</sup>, eiwitten circa 24 en oliën en vetten zijn het energierijkst met circa 40 kJ . g<sup>-1</sup>). Globaal over de hele aarde is zo de produktie van circa 10 jaar in levende organische stof aanwezig: 3-4 . 10<sup>19</sup> kJ (tabel 2). Daarnaast is naar voorzichtige schatting ook nog eens een tien keer zo grote hoeveelheid op aarde aanwezig in de vorm van dood organisch materiaal als humus, veen, bruinkolen, steenkool, gas, olie etc. Dit dode materiaal rekenen we niet meer tot de biomassa.

Tussen de verschillende typen oecosystemen bestaan grote en karakteristieke verschillen in de mate waarin binnen het systeem biomassa wordt opgeslagen, zonder dat er daarbij een duidelijke relatie met hun produktiviteit is. Tabel 2 geeft min of meer nauwkeurige schattingen van zowel produktiviteit als biomassa. Bij een ongeveer gelijke produktiviteit (g.m<sup>-2</sup>. j<sup>-1</sup>) bezitten bossen per m<sup>2</sup> een tien tot honderdmaal zo grote biomassa als lage vegetaties (graslanden, akkers, toendra's) en een duizenden keren zo grote biomassa als open water (fytoplankton in zee en grote meren). Anders gezegd: in bossen blijft een groot deel van de jaarproduktie als levend materiaal gedurende tientallen jaren in stand, in lage vegetaties maandenlang en in open water slechts dagenlang. De verhouding tussen produktie en biomassa en de omzettingssnelheden is klein in bossen (in de orde van 0,1 per jaar), matig in lage vegetaties (in de orde van 1 per jaar) en groot in open water (10 of meer per jaar).

De totale plantaardige biomassa op aarde treffen we dan ook voor het overgrote deel (zo'n 95 %) aan in de vorm van bomen en struiken in bossen en bosachtige biotopen, terwijl minder dan 1 % zich in zee bevindt, hoewel de zeeën 70 % van het aardoppervlak uitmaken (figuur 1).

## Successie

Het planktonstelsel in open water houdt bij de karakteristieke snelle



Figuur 1. De globale verdeling van plantaardige biomassa en netto primaire produktie over verschillende typen vegetatie op aarde. Van de biomassa (linker diagram) bevindt meer dan 90 % zich in bossen, de rest zijn lage kruidachtige gewassen en cultuurland, terwijl de biomassa in zee en in zoetwater relatief zeer klein is. De primaire produktie (rechter diagram) is evenwichtiger verdeeld, met ongeveer even grote bijdragen van bossen en wateren en ook een aanzienlijke produktie in lage vegetaties. De bijdrage van het in cultuur gebrachte land blijft relatief klein. Vergelijk tabel 2 voor meer gedetailleerde schattingen in getalvorm.

omzettingssnelheid weinig materiaal vast, noch als organische stof, noch in de vorm van nutriënten. Zo kan met weinig stof in een snelle kringloop veel energie verwerkt worden, kan flexibel gereageerd worden op veranderende instroom van energie of nutriënten, maar komt ook snelle afbraak van het systeem frequent voor. Seizoensfluctuaties in de hoeveelheid organische stof en dus in de hoeveelheid gebonden energie zijn groot, een factor 10-100.

Een bosoecosysteem daarentegen heeft veel materiaal geaccumuleerd. Energie van jaren is in de vorm van organische stof vastgelegd en de nutriënten zijn beschermd tegen uitspoeling. Er is als het ware een groot vast kapitaal, waaraan de seizoensfluctuaties maar weinig veranderen. Een veel stabielere en gestructureerdere systeem dus dan het planktonsysteem.

Natuurlijke oecosystemen 'streven' naar een dergelijke vastlegging van de winst (produktie) in kapitaal (biomassa). Een kaal stuk land raakt

eerst begroeid met lage éénjarige pionierplanten. Deze worden geleidelijk opgevolgd door meerjarige planten, waarna struiken en jonge bomen volgen, tot tenslotte de niet meer sterk veranderende climaxvegetatie in de vorm van een volwassen bos volgt. Alleen in extreme klimaten (te koud, te droog) wordt een dergelijke gesloten en hoge climaxvegetatie niet bereikt. Ook in water, dat ondiep genoeg is om wortelen van planten mogelijk te maken (eventueel door toenemende verlanding door accumulatie van dood plantemateriaal), treedt een dergelijke successie op: beginnend met zwevende waterplanten, via wortelende waterplanten en oevergewas (riet, biezten) naar moerasbossen.

### *Trends*

Leidt de natuurlijke successie tot ophoping van biomassa bij een ongeveer gelijkblijvende of door veroudering van de organismen wat dalende produktie, de trends die momenteel in de wereld zijn waar te nemen onder de invloed van de activiteiten van de mens gaan juist in tegenovergestelde richting.

Vooral door ontbossing - ten behoeve van houtgebruik als brandstof, bouw materiaal en grondstof voor de papierfabricage en ter vergroting van het landbouwareaal - worden volwassen bossen met in hoofdzaak oude bomen omgezet in jonge bossen of lage vegetaties. Bovendien kunnen bij ondeskundig beheer door wegspoelen van de vruchtbare grond geheel kale gebieden ontstaan. Omzetting van oud bos in lagere vegetaties gaat altijd gepaard met verkleining van de biomassa, waarbij echter de produktie onder goed beheer niet hoeft af te nemen.

De schattingen van de afname van de totale plantaardige biomassa op aarde onder invloed van de mens zijn niet erg nauwkeurig. De in tabel 2 gegeven schatting van de wereldvoorraad van  $1,8 \cdot 10^{12}$  ton (de genoemde  $1837 \cdot 10^9$  ton is een veel te precies getal) slaat op de tijd rond 1950 (Whittaker & Likens, 1975). In de tijd daarvoor kan deze voorraad wat groter geweest zijn, maar anno 1984 is er wellicht niet meer dan circa  $1,6 \cdot 10^{12}$  ton organische stof als levende plantenbiomassa aanwezig. De afname van  $0,1$  à  $0,2 \cdot 10^{12}$  ton komt vrijwel geheel op rekening van de achteruitgang van de bossen, waarbij de afname van het oppervlak aan tropisch regenwoud de hoofdrol speelt (Hampicke, 1979; Ajtay et al., 1979; Bramryd,

1979). Er zijn voor de ontboste gebieden vooral graslanden in de plaats gekomen, met een tientallen keren kleinere biomassa. Tezelfder tijd is er grasland verloren gegaan door droogte en overbeweiding en zijn de dunbegroeide droogtegebieden in oppervlak toegenomen. Ook akkerland en schaarsbegroeide stedelijke gebieden zijn steeds meer oppervlak gaan beslaan.

Is de totale biomassa op aarde dus sterk afgenomen door vervanging van langlevende planten (bomen) door kortlevende (vooral grassen) en door vermindering van het begroeide oppervlak, de jaarlijkse produktie lijkt minder veranderd en is mogelijk zelfs enigszins aan het toenemen. Veranderingen in de jaarlijkse energievastlegging door fotosynthese kan positief zijn beïnvloed door uiteenlopende factoren als het toegenomen koolzuurgehalte van de lucht (met 10-20 % in de laatste eeuw), door het steeds grootschaliger gebruik van kunstmest, door verbeterde irrigatie en drainage en door toepassing van sneller groeiende rassen in de landbouw. Daar staan negatieve factoren tegenover als toenemende milieuvervuiling en oprukken van woestijnen, asfalt en steen. Lokaal leidt dit zeker tot vermindering van de produktie, maar het effect op wereldschaal lijkt slecht te schatten. Al met al laten de voorhanden cijfers geen eenduidige conclusie toe over een af- of toename van de primaire produktie op wereldschaal.

## OXYDATIE

### *Het lot van organische stof*

De energie van de zon, die door fotosynthese in organische stof van planten is vastgelegd, blijft niet voor altijd in deze vorm bestaan. Uiteindelijk wordt (nagenoeg) alles weer geoxydeerd tot koolzuur, water en nutriënten, waarbij de vastgelegde energie als warmte vrijkomt, zij het voor een deel met een omweg, zoals via dierlijke organische stof en verrichtte arbeid.

Een deel van het plantaardige materiaal wordt al in levende vorm opgegeten door herbivore consumenten: boombladeren door rupsen, gras door herkauwers, fytoplankton door zoöplankton. Een ander deel krijgt de tijd om eerst af te sterven en wordt pas in dode vorm (als detritus) gegeten

door detritivoren (bijvoorbeeld wormen die afgevallen blad eten) of aange-  
 tast door saprofytten als schimmels en allerlei micro-organismen. Aldus  
 komt de bij fotosynthese in plantaardig materiaal vastgelegde energie te-  
 recht in voedselketens en wordt daar uiteindelijk - voor een deel pas na  
 doorgifte langs één of meer schakels - gebruikt voor allerlei activiteiten  
 om tenslotte geheel in warmte over te gaan..

De totale consumptie door herbivoren van levend plantenmateriaal op  
 aarde wordt geschat op  $8 \cdot 10^9$  ton organische stof per jaar op het land en  
 een wat grotere hoeveelheid in zee (Whittaker, 1975). Vooral op het land  
 wordt dus maar een relatief klein deel, zo'n 5 à 10 % van de planten al bij  
 leven opgegeten. De jaarlijkse primaire produktie op het land wordt ge-  
 schat op  $118 \cdot 10^9$  ton (tabel 3).

De consumptie van levend plantenmateriaal is relatief het kleinst in bos-  
 sen met circa 5 % van de produktie, is wat groter in graslanden en savan-  
 nen dank zij de aanwezigheid van kudden grote herbivoren en is alleen in  
 het open water werkelijk aanzienlijk. Daar wordt naar schatting wel de

Tabel 3. Produktie en biomassa van de groene planten en de dieren in de  
 belangrijkste typen oecosystemen en de consumptie van deze planten door  
 deze dieren, alles uitgedrukt in droge organische stof in  $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ .  
 (Naar Whittaker, 1975)

| Type            | Planten   |          | Dieren    |          |            |
|-----------------|-----------|----------|-----------|----------|------------|
|                 | produktie | biomassa | produktie | biomassa | consumptie |
| bossen          | 1500      | 30000    | 10        | 15       | 100        |
| lage vegetaties | 500       | 2000     | 10        | 10       | 100        |
| droge gebieden  | 40        | 300      | 0,2       | 0,2      | 1          |
| cultuurland     | 650       | 1000     | 0,5       | 0,5      | 5          |
| land totaal     | 800       | 12000    | 6         | 7        | 52         |
| zee totaal      | 200       | 10       | 9         | 3        | 56         |
| aarde totaal    | 350       | 4000     | 8         | 4        | 55         |

helft van de primaire produktie meteen als levende algecel geconsumeerd. In grote lijnen dus: hoe kleiner de plant, hoe groter de kans om al bij leven opgegeten te worden.

Op het land wordt het overgrote deel van het geproduceerde materiaal in dode toestand verkleind en ontleed, processen die zich in hoofdzaak in de bovenste bodemlaag in het strooisel afspelen. Van de afbraakorganismen hebben de grotere detritivoren vooral een functie als verkleiners van het materiaal, terwijl verreweg de meeste energie verademd wordt door de micro-organismen.

Doordat de afbraak in de bodem een vrij langzaam verlopend proces is, wordt er in de meeste oecosystemen nogal wat organische stof in de bodem opgehoopt. Totaal is er op aarde in de bovenste meter van de bodem op land een hoeveelheid dode organische stof aanwezig die ongeveer gelijk is aan de totale biomassa op het land of mogelijk zelfs nog wat groter is. Voor het overgrote deel wordt dit materiaal verteerd en geoxydeerd. Slechts een geringe fractie blijft tenslotte over en kan na afsluiting van de lucht fossiliseren. Er zijn weliswaar op aarde grote voorraden fossiele brandstof, in de orde van wel 100 jaarprodukties door fotosynthese, maar deze zijn over een zo lang tijdsverloop ontstaan, dat van de jaarlijkse primaire produktie in feite toch maar een zeer kleine fractie (minder dan een duizendste) voor lange tijd opgeslagen werd.

### *Voedselketens*

Zowel consumenten van levende planten als detritivoren worden op hun beurt weer gegeten door roofdieren (carnivoren), welke zelf weer slachtoffer worden van topcarnivoren. Zo ontstaan in alle oecosystemen voedselketens met in principe dezelfde opbouw van: groene plant - herbivoor - carnivoor - topcarnivoor. In een bos bijvoorbeeld: boomblad - rups - zangvogel - roofvogel, in een grasland: grashalm - sprinkhaan - spitsmuis - velduil en in het water: algecel - slak - voorn - snoek.

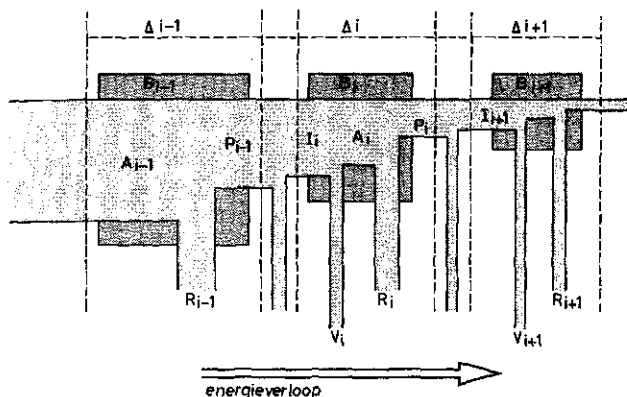
Een consument, of het nu een herbivoor of een carnivoor is, gebruikt het opgenomen voedsel voor een aantal verschillende doeleinden. Voorzover het niet weer onverteerd als faeces het lichaam verlaat, wordt het voedsel gebruikt voor groei en onderhoudsstofwisseling en het verrichten van arbeid. Groei leidt tot vorming van dierlijke organische stof, die weer

verder in de voedselketen kan worden doorgegeven. Energie verbruikt voor metabolische activiteiten gaat voor verder gebruik in het oecosysteem verloren, verdwijnt als warmte de lucht in. De vorming van dierlijke organische stof wordt wel secundaire produktie genoemd, maar eigenlijk is het helemaal geen produktie, maar slechts omvorming van reeds geproduceerde organische stof in andere, bijvoorbeeld plantaardige in dierlijke. Netto gaat er dus in iedere schakel van de voedselketens energie voor verder gebruik in het oecosysteem verloren, omdat het ontwijkt in de vorm van warmte.

Kwantitatief is altijd het metabolisch geoxydeerde deel van het gegeten voedsel het belangrijkste. Voor groei blijft zelden meer dan enkele tientallen procenten over, bij nog maar langzaam groeiende oudere dieren gaat dit percentage zelfs naar nul. Alleen in de vorm van geslachtsprodukten wordt dan nog een zeker percentage van het opgenomen voedsel in andere organische stof omgezet. Koudbloedigen zetten in het algemeen hun voedsel met een hoger rendement om in groei dan warmbloedigen, omdat deze veel energie verbruiken om hun lichaamstemperatuur op peil te houden. Ook zijn trage dieren efficiënter dan actieve. Al met al rekent men met een gemiddeld groeirendement van 10-20 % in natuurlijke oecosystemen, wat betekent dat in elke schakel van een voedselketen minstens 80 % van de inkomende energie in de vorm van warmte voor het systeem verloren gaat (Gulati, 1975).

Een zo gering rendement heeft belangrijke consequenties voor de opbouw van een oecosysteem. Op een brede basis van primaire produktie, honderden grammen organische stof per  $m^2$  per jaar, kunnen slechts tientallen grammen aan dierlijke organische stof geproduceerd worden en in de vorm van roofdieren slechts grammen. De aan organische stof gebonden energiestroom door een oecosysteem droogt dus snel op (figuur 2). Energetisch gezien is een voedselketen te vergelijken met een zeer snel zijn top bereikende pyramide.

In oecosystemen op het land is het aandeel van de dieren in feite nog kleiner, omdat het grootste deel van de primaire produktie daar afsterft en door rottingsbacteriën in de bodem verteerd wordt. De dierlijke produktie in bossen bedraagt dan ook gemiddeld niet meer dan ongeveer 1 % van de primaire produktie. In natuurlijke graslanden is dit doorgaans enkele procenten, om in het open water op te lopen tot circa 10 % (tabel 3).



Figuur 2. Een diagram van de energiestroom door een oecosysteem. Links ( $i-1$ ) de groene planten met een bruto productie van  $A_{i-1}$ , waarvan het deel  $R_{i-1}$  verademd wordt en de overblijvende  $P_{i-1}$  de netto primaire productie voorstelt. Hiervan wordt door de herbivoren (niveau  $i$ ) het deel  $I_i$  opgegeten, de rest wordt in dode vorm gemineraliseerd door ontleders, evenals het onverteerbare deel  $V_i$  van  $I_i$ . Het verteerbare deel  $A_i$  van het door de herbivoren opgenomen plantaardige materiaal wordt deels verademd ( $R_i$ ) bij onderhoudsstofwisseling en arbeid, terwijl het overblijvende deel  $P_i$  de vermeerdering van de biomassa van de herbivore dieren voorstelt, de secundaire productie.  $P_i$  is dus veel kleiner dan  $P_{i-1}$ , in de praktijk meestal een nog veel kleinere fractie dan hier aangegeven, doordat in het algemeen  $I_i$  slechts een gering deel is van  $P_{i-1}$ . Evenzo is de energiestroom in de volgende schakel van de voedselketen ( $i+1$ , de carnivoren) weer kleiner. Een energiestroom in een oecosysteem is altijd een snel afnemende stroom, hier voorgesteld als een steeds smallere band. In het algemeen worden ook de waarden voor de biomassa ( $B_{i-1}$ ,  $B_i$  en  $B_{i+1}$ ) in de opeenvolgende schakels van de voedselketen steeds kleiner, maar hier zijn uitzonderingen op mogelijk (zie tekst). (Naar Ringelberg, 1976)

Een dergelijk oecologisch rendement (secundaire productie/primaire productie) is natuurlijk altijd kleiner dan het eerder genoemde groeiende-ment, zelfs in het water, omdat ook daar nog een deel van de primaire productie niet als voedsel genuttigd wordt, maar ten offer valt aan verrotting.

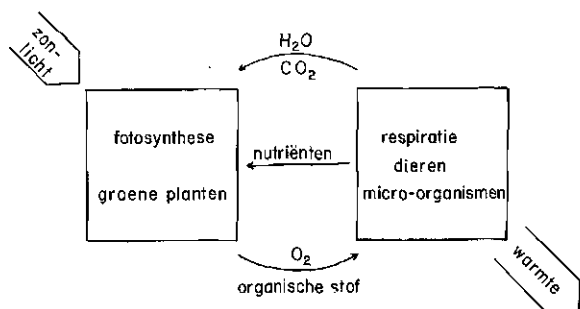
Net al bij planten is ook bij dieren de biomassa niet gelijk aan de jaarlijkse produktie en ook weer net als we boven al gezien hebben bij de behandeling van de planten neemt de verhouding produktie/biomassa toe naarmate de betrokken organismen korter leven (en in het algemeen kleiner worden). Grote zoogdieren produceren jaarlijks net als bomen maar een klein deel van hun biomassa, dieren met een ongeveer eenjarige levenscyclus ongeveer evenveel en kortlevende soorten een aantal malen hun biomassa.

In oecosystemen - waarin de primaire producenten gemiddeld groot en oud zijn, zoals in bossen, en dieren van allerlei afmetingen en levensduur voorkomen - bedraagt de dierlijke biomassa slechts een kleine fractie, in de orde van 0,1 %, van de plantaardige. In open water daarentegen, waar de primaire producenten gemiddeld heel klein zijn, kan de dierlijke biomassa heel goed de plantaardige overtreffen en zal er gemiddeld niet veel van verschillen (tabel 3). De biomassapyramide kan in open water dus een omgekeerde vorm hebben. Alleen stroomt er dan wel door de basis per tijdseenheid veel meer energie - in de orde van honderden keren per jaar de energiewaarde van de biomassa - dan door de tweede laag, die zich slechts enkele keren per jaar vermenigvuldigt.

### *Kringlopen*

De van de zon afkomstige energie wordt na de vastlegging in planten doorgegeven naar verdere schakels in de voedselketens, waarbij het bruikbare deel snel vermindert door overgang in warmte. Energie volgt dus geen kringloop, de tijdelijke stoffelijke dragers van de energie in het oecosysteem wel (figuur 3). In het bijzonder is de energiestroom in voedselketens sterk gebonden aan de koolstofcyclus. Opname van koolstof als koolzuur uit de atmosfeer of uit het water bij de fotosynthese wordt afgewisseld met de afgifte van koolzuur bij de ademhaling.

Ook de kringlopen van nutriënten als fosfaten, stikstofverbindingen en in zee ook kiezelzuur, zijn sterk verbonden met de cyclus van produktie en afbraak van organische stof. In het groeiseizoen zijn de in een oecosysteem aanwezige nutriënten vrijwel geheel in de planten opgenomen en zijn dan in veel gevallen de limiterende factor voor de snelheid van primaire produktie. Buiten het groeiseizoen zijn de gehalten in het water veel ho-

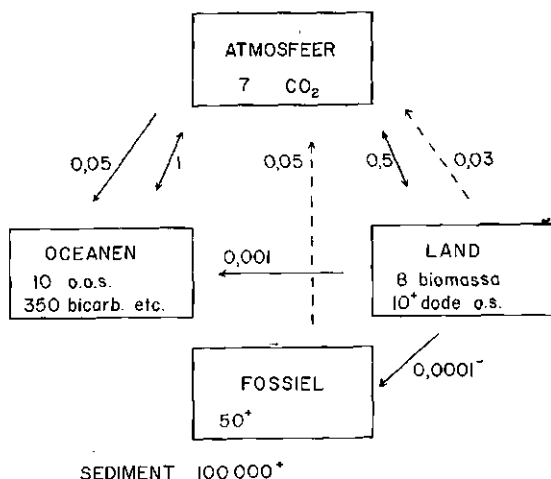


Figuur 3. Diagram van de kringloop van stof en doorstroming van energie in een oecosysteem. Energie van de zon wordt door het fotosyntheseproces in groene planten vastgelegd in organische stof, die door respiratieprocessen in dieren en micro-organismen in warmte wordt omgezet en als zodanig uit het oecosysteem weglekt. Door deze energiestroom blijft een kringloopsysteem draaien, waarbij organische stof (met ingebouwde fosfor, stikstof, etc.) van planten naar dieren en micro-organismen gaat, om daar weer in eenvoudiger componenten te worden afgebroken, die weer opnieuw door groene planten kunnen worden gebruikt (de kringloop van stof).

ger, in land-oecosystemen houden de planten een groot deel van de nutriënten vast. Door verrotting (mineralisatie) van afgevallen blad en andere afgestorven plantendelen komt steeds een deel van de nutriënten vrij, om in het algemeen weer snel door de wortels van de planten te worden opgenomen. Vooral de climax-oecosystemen hebben een nagenoeg gesloten nutriëntencircuit.

#### *De koolstofkringloop nader beschouwd*

Van de voorraden koolstof in verschillende compartimenten op aarde (als oceanen-, atmosfeer- en land-biota) en van de onderlinge uitwisseling daartussen zijn veel schattingen gemaakt. Figuur 4 vat de meest aannemelijke samen. In de levende planten (als organische stof en praktisch geheel in landplanten) en in de atmosfeer (als koolzuur) is ongeveer evenveel koolstof aanwezig. Ertussen is door fotosynthese en respiratie een



Figuur 4. Sterk vereenvoudigde voorstelling van de voorraden (getallen binnen blokken) en jaarlijkse stromen (getallen bij pijlen, die de richting aangeven) van koolstof op aarde, alles in  $10^{17}$  gram koolstof (= 0,45 maal hoeveelheid organische stof). De grote inerte voorraad koolstof in kalksteensedimenten is buiten beschouwing gelaten, de in water opgeloste carbonaat (en bicarbonaat) is wel binnen een blok vermeld, evenals de koolzuur ( $\text{CO}_2$ ) en de opgeloste en vaste organische stof (o.o.s. en o.s.). Alle getallen berusten op schattingen, waarvan de nauwkeurigheid helaas sterk verschilt. De met een + aangegeven getallen zijn als minimumschattingen te beschouwen, die met een - als maximumschattingen. (Naar Bolin et al., 1979)

jaarlijkse uitwisseling in de orde van 10 % van de voorraad in elk compartiment. Deze uitwisseling komt tot uiting in de tegen elkaar ingaande seizoensfluctuaties van het koolzuurgehalte in de onderste laag van de atmosfeer en de biomassa van de planten. Naast deze uitwisseling is er momenteel een ongeveer 20 keer zo kleine nettostroom van de landbiota naar de atmosfeer, vooral veroorzaakt door het al genoemde verschijnsel van toenemende ontbossing. Nog wat groter is de nettostroom van koolzuur naar de atmosfeer ten gevolge van de verbranding van fossiele brandstoffen, die momenteel extreem veel sneller gaat dan de fossilisatie van organische stof.

Beide genoemde nettostromen hebben in de afgelopen eeuw in de orde van één tot enkele malen  $10^{11}$  ton koolstof in de atmosfeer gebracht. Dat de hoeveelheid koolzuur in de atmosfeer niet in die mate is toegenomen danken we aan de opname van koolzuur door de oceanen. Bij een totale jaarlijkse uitwisseling van koolzuur tussen atmosfeer en zeewater van circa  $10^{11}$  ton blijft er netto ongeveer 5 % achter in zee, waarmee bovengenoemde snelheid van de toename van het koolzuurgehalte in de atmosfeer tot ongeveer de helft getemperd wordt. Niettemin is het koolzuurgehalte van de atmosfeer in de afgelopen eeuw met 10-20 % gestegen.

Omdat koolzuur bij de fotosynthese van de landplanten als beperkende factor (hoewel geen belangrijke) kan optreden (Goudriaan & Ajtay, 1979), kan deze stijging van het koolzuurgehalte van de atmosfeer de primaire produktie op aarde enigszins vergroot hebben. Bedacht moet echter worden, dat de toenemende verbranding van fossiele brandstoffen ook de uitstoot van giftige stoffen als zwaveldioxyde en stikstofdioxyde heeft vergroot, resulterend in de zogenaamde zure regen, die de primaire produktie over grote gebieden juist remt en lokaal al ernstige gevolgen voor bossen en meren heeft. Het netto-effect van de toenemende verbranding van fossiele brandstoffen is onbekend. Maar zelfs al zou de primaire produktie op wereldschaal wat zijn toegenomen, dan zal dit door de recente groot-schalige ontbossingen zeker niet hebben geresulteerd in een vergroting van de hoeveelheid langdurig in plantaardige biomassa vastgelegde koolstof. Alleen een toename van de hoeveelheid langlevende planten als bomen kan het koolzuurgehalte in de atmosfeer blijvend verkleinen, vergroting van de primaire produktie door kortlevende planten zal slechts de seizoensfuctuaties van het koolzuurgehalte wat vergroten.

De oceanen bevatten zeer grote hoeveelheden aan koolstof in de vorm van opgelost koolzuur, bicarbonaten en carbonaten, waartussen ingewikkelde evenwichten bestaan (Wagener, 1979), evenals met het koolzuurgehalte van de atmosfeer (Björkström, 1979; Crane & Liss, 1983). In dit bestek kan daarop niet dieper worden ingegaan, hoe interessant ook in verband met het velen verontrustende koolzuurprobleem. Verder bevatten de oceanen nog een flinke hoeveelheid opgeloste koolstofverbindingen, naar aard en hoeveelheid vergelijkbaar met de humus in de landbiota.

## OOGSTMOGELIJKHEDEN

Een toenemend deel van de produktie van organische stof door fotosynthese wordt door de mens voor eigen gebruik geoogst. Voor zijn eigen voedselbehoefte heeft de mens jaarlijks ongeveer  $10^9$  ton organische stof nodig, overeenkomend met circa  $2 \cdot 10^{16}$  kJ (de uitkomst van de som  $(4,8 \cdot 10^9 \text{ mensen}) \times 3,5 \cdot 10^2 \text{ dagen}) \times 10^4 \text{ kJ} = 1,8 \cdot 10^{16} \text{ kJ}$ ). Dit betreft alleen de eetbare delen, niet het stro en dergelijke. Verder bestaat een deel van het menselijke voedsel uit vlees. Voor de produktie hiervan moet het vee een enkele tot vele malen grotere hoeveelheid aan primaire produktie eten (Van Es, 1975; Vervelde, 1975). De totale primaire produktie die aldus min of meer direct naar de mens geleid wordt bedraagt  $10 \cdot 10^9$  ton per jaar. Daarbij komt nog een jaarlijks houtverbruik van circa  $2 \cdot 10^9$  ton. De totale jaarlijkse oogst is dus een  $12 \cdot 10^9$  ton of ruim  $2 \cdot 10^{17}$  kJ. Van de totale jaarlijkse primaire produktie op aarde van circa  $30 \cdot 10^{17}$  kJ gaat dus ongeveer 6 % naar de mens. Van de primaire produktie op het land is dit 10 % (tabel 2). Dit laatste percentage geeft een betere indruk, omdat slechts een heel kleine fractie van het voedsel van de mens uit zee betrokken wordt.

De zeeën leveren de mens slechts ongeveer  $0,02 \cdot 10^9$  ton organische stof als voedsel op, overeenkomend met de schamele fractie van 0,03 % van de primaire produktie in zee. Het grote verschil met de 10 % op het land is wel te verklaren. Op het land oogst de mens vooral direct van de primaire producenten (granen, peulvruchten, knollen) en maar voor een klein deel van de secundaire producenten (vlees van herbivoren als vee en pluimvee), terwijl land-roofdieren nauwelijks worden gegeten.

Heel anders is de situatie in zee: daar oogst de mens vrijwel uitsluitend vis, die in het oecosysteem de plaats van carnivoor of top-carnivoor inneemt en dus een aantal sterk verliesgevende schakels in de voedselketens verwijderd is van de primaire producenten.

Erg veel zal hier niet aan te verbeteren zijn. De planten in zee zijn nu eenmaal in overgrote meerderheid zeer klein en niet op een rendabele manier te oogsten. Ook de meeste herbivoren zijn erg klein (dierlijk plankton) en alleen een minderheid in de vorm van dieren als mosselen, oesters en krill (planktonkreeftjes) is plaatselijk rendabel te oogsten. Voor het grootste deel blijft de mens op zee toch aangewezen op vis, die op zijn

best tot de tertiaire producenten behoren, maar meestal nog verder van de primaire producenten afstaan. Vooral in de oceanen, 90 % van het zeeoppervlak, zijn de primaire producenten zó klein, dat er wel 4 of 5 tussenschakels nodig zijn voor er een oogstbaar produkt bereikt is. Dit komt dan in dermate lage dichtheden voor, dat rendabel vangen niet meer mogelijk is. Het is nu al zo, dat de energiebalans van de moderne zeevisserij negatief is: de verbrandingswaarde van de door vissersschepen verstookte olie is groter dan die van de gevangen vis. Voor de Nederlandse visserij bijvoorbeeld bijna twee keer (Swennen, 1975). Alleen zolang de prijsverhogingen sterk ten gunste van de vis blijven, kan een dergelijke energieverblindende voedselwinning stand houden.

Men moet niet te veel verwachten van de mogelijkheden meer voedsel uit zee te winnen (Korringa, 1975). Kweekvijvers voor vis en schelpdieren langs de kust lijken betere perspectieven te bieden dan de volle zee, waar het vangen van vis maar moeizaam boven het primitieve stadium van een jacht op vis zal uitgroeien. Voor kwekerijen langs de kust is de voortdurende beschikbaarheid van schoon water een belangrijke voorwaarde. Ook de techniek van het opkweken van jonge stadia in grote aantallen tegen een aanvaardbare prijs en de bestrijding van ziekten levert voor verscheidene soorten nog problemen op. Kwekerijen blijken zo kostenintensief, dat in een moderne maatschappij alleen de kweek van hooggewaardeerde soorten als zalm-achtigen, tong, aal en oester rendabel zal zijn.

Ter vergroting van de winning van biomassa uit zee wordt wel de gedachte geopperd om zeewier grootschalig te gaan kweken om deze algen vervolgens te vergisten tot methaan (Luyben, 1984). Voor een dergelijke ocean-farming zijn gigantische onderwaterconstructies nodig om de grote algen stormvast te bevestigen. Ook zal nutriëntenrijk dieptewater omhooggepompt moeten worden, omdat in het belichte oppervlaktewater de nutriëntenconcentraties te laag zijn voor een hoge produktie, die gedurende maanden in biomassa wordt vastgelegd, waarbij de nutriënten aan de recycling onttrokken worden. Een probleem kan worden, hoe de aangevoerde nutriënten te leiden naar de gewenste algen en ze niet ten goede te laten komen aan ongewenste 'onkruiden', die vervolgens het water zullen kleuren en het licht wegvangen vóór het de gewenste algensoorten kan bereiken. Al met al verkeren deze plannen nog in het studeerkamerstadium.

Met de vergroting van de produktie van nuttige planten op het land is

men verder gevorderd. In de afgelopen eeuw is de produktie op akkers en weilanden verveelvoudigd door allerlei cultuurmaatregelen als betere waterbeheersing, bemesting, bestrijding van concurrenten (onkruiden), plagen en ziekten. Ook zijn de gekweekte soorten en rassen genetisch verbeterd, waardoor ze sneller groeien, een hogere opbrengst geven en minder vatbaar zijn voor ziekten. Over grote delen van de wereld zijn al deze of de meeste van deze produktieverhogende maatregelen nog niet in optimale vorm gerealiseerd. Ook zonder het areaal van de landbouwgronden uit te breiden, moet de produktie nog aanzienlijk te vergroten zijn. Bij een produktieniveau als in de Nederlandse landbouw zou op het huidige wereldareaal (circa  $3 \cdot 10^{12} \text{ m}^2$ ) een veelvoud van de huidige wereldvoedselbehoefte (inclusief die van het vee) gedekt kunnen worden. Een flinke besparing in de benodigde landbouwproduktie zou verder mogelijk zijn door een - uit het oogpunt van de volksgezondheid geheel verantwoorde - verschuiving van het dieet van het welvarende deel van de mensheid in de richting van het vegetarisme. De verspillende omweg van ook voor de mens eetbare akkerbouwprodukten via vee naar de mens kan dan grotendeels vermeden worden. Dit betekent overigens helemaal niet, dat ook de veeteelt op weilanden zou moeten worden teruggedrongen, want deze koeien eten gras, een voor de mens oneetbare plantengroep (zie Vervelde, 1975, voor een uitvoeriger beschouwing).

Voor wat betreft de plantaardige produktie op land voor brandstofvoorziening kan in de eerste plaats verwezen worden naar de bijdrage van Boeringa. Realisering van werkelijke grootschalige energy-farming zal onvermijdelijk betekenen, dat meer land in cultuur genomen moet worden, ten koste van min of meer natuurlijke oecosystemen. Gezien het dan te verwachten gebrek aan voor de landbouw geschikte gronden zou een dergelijke ontwikkeling waarschijnlijk leiden tot verdere ontbossing. Dit is niet alleen uit het oogpunt van natuur- en landschapsbeheer (vermindering van diversiteit, erosiegevaar) bedenkelijk.

Verdergaande ontbossing betekent een nog sterkere verkleining van de in plantaardige biomassa vastgelegde hoeveelheid koolstof en vergroting van de hoeveelheid koolzuur in de atmosfeer (Bramryd, 1979; Houghton et al., 1983). Omzetting van volwassen bos in akkers of jong bos voor biomassawinning hoeft bij zorgvuldig beheer weliswaar niet de produktie aan te tasten, maar versnelt wel de omlooptijd van de koolstof en verkleint

daarmee het aantal jaren produktie dat in biomassa wordt vastgelegd. Een rekenvoorbeeld ter verduidelijking, dat het hierbij niet om onbetekenende hoeveelheden gaat. Als 10 % van de bossen op aarde door afbranden (of uitgesteld verbranden via brandstof of bouw materiaal) wordt omgezet in akkerland met in hoofdzaak kortlevende gewassen, dan wordt aan de atmosfeer  $1-2 \cdot 10^{17}$  g koolstof toegevoegd uit biomassa (tabel 2) plus nog eens een dergelijke hoeveelheid uit sneller verteerd strooisel. Als de helft van deze koolzuur door de oceanen wordt opgenomen, zal toch het koolzuurgehalte van de atmosfeer nog met 10-15 % toenemen. Bij het huidige tempo van ontbossing gebeurt dit overigens al in enkele tientallen jaren. Ontbossing draagt dus in aanzienlijke mate bij aan de huidige bedenkelijke toename van het koolzuurgehalte in de atmosfeer (Bolin et al., 1979).

Zou nu deze ontbossing kunnen worden omgebogen tot een even snelle bebossing, dan kan daarmee in een ongeveer even snel tempo koolzuur worden vastgelegd in plantaardige biomassa en strooisel. Aan de stijging van het koolzuurgehalte van de atmosfeer zou bij een uitbreiding van het beboste oppervlak met ongeveer 1 % per jaar vrijwel een einde kunnen komen bij gelijkblijvend verbruik van fossiele brandstoffen. Vergelijk tabel 2 en figuur 4: de jaarlijkse koolzuuremissie ten gevolge van de verbranding van fossiele energiedragers wordt geschat op  $5 \cdot 10^{15}$  g koolstof en is niet groter dan ongeveer 1 % van de in bossen vastgelegde hoeveelheid koolstof. In principe is het koolzuurprobleem op deze wijze dus voor tientallen jaren beheersbaar. Wel zal er na een dergelijke periode een eind moeten komen aan het huidige tempo van verbranding van fossiele brandstoffen. Het moet echter mogelijk zijn om over een periode van tientallen jaren alternatieve energiebronnen (zie o.m. de bijdrage van Slater) in voldoende mate tot toepassing te brengen.

Ter vermindering van grote risico's als ingrijpende klimaatsveranderingen en stijging van de zeespiegel zal op langere termijn een beter evenwicht tussen koolzuurproduktie en -opname onvermijdelijk zijn. In stand houden van het vegetatiedek op aarde met overwegend langlevende planten en langzaam verterend strooisel levert daaraan een belangrijke en vermoedelijk onmisbare bijdrage.

## LITERATUUR

- Ajtay, G.L., P. Ketner & P. Duvigneaud, 1979. Terrestrial primary production and phytomass. In: B. Bolin, E.T. Degens, S. Kempe & P. Ketner (Eds): Scope 13, The global carbon cycle. John Wiley Sons, Chichester etc. p. 129-181.
- \*Beukema, J.J., 1975. Biologische produktie in zee. In: G.J. Vervelde (red.): Produktiviteit in biologische systemen. Biologische Raad Reeks. Pudoc, Wageningen. p. 243-262.
- Björkström, A., 1979. A model of CO<sub>2</sub> interaction between atmosphere, oceans, and land biota. In: B. Bolin, E.T. Degens, S. Kempe & P. Ketner (Eds): Scope 13, The global carbon cycle. John Wiley Sons, Chichester etc. p. 403-457.
- Bolin, B., E.T. Degens, P. Duvigneaud & S. Kempe, 1979. The global biogeochemical carbon cycle. In: B. Bolin, E.T. Degens, S. Kempe & P. Ketner (Eds): Scope 13, The global carbon cycle. John Wiley Sons, Chichester etc. p. 1-56.
- Bramryd, T., 1979. The effects of man on the biogeochemical cycle of carbon in terrestrial ecosystems. In: B. Bolin, E.T. Degens, S. Kempe & P. Ketner (Eds): Scope 13, The global carbon cycle. John Wiley Sons, Chichester etc. p. 183-218.
- Crane, A.J. & P.S. Liss, 1983. Roles of the oceans in the CO<sub>2</sub> question. Marine Pollution Bulletin 14 : 441-447.
- \*Drift, J. van der, 1975. Produktie op het land. In: G.J. Vervelde (red.): Produktiviteit in biologische systemen. Biologische Raad Reeks. Pudoc, Wageningen. p. 197-220.
- Es, A.J.H. van, 1975. Heterotrofe produktie bij dieren. In: G.J. Vervelde (red.): Produktiviteit in biologische systemen. Biologische Raad Reeks. Pudoc, Wageningen. p. 105-127.
- Goudriaan, J. & G.J. Ajtay, 1979. The possible effects of increased CO<sub>2</sub> on photosynthesis. In: B. Bolin, E.T. Degens, S. Kempe & P. Ketner (Eds): Scope 13, The global carbon cycle. John Wiley Sons, Chichester etc. p. 237-249.
- Gulati, R.D., 1975. Voedselketens en energiestromen. In: G.J. Vervelde (red.): Produktiviteit in biologische systemen. Biologische Raad Reeks. Pudoc, Wageningen. p. 171-196.

- Hampicke, U., 1979. Net transfer of carbon between the land biota and the atmosphere, induced by man. In: B. Bolin, E.T. Degens, S. Kempe & P. Ketner (Eds): Scope 13, The global carbon cycle. John Wiley Sons, Chichester etc. p. 219-236.
- Houghton, R.A., J.E. Hobbie, J.M. Melillo, B. Moore, B.J. Peterson, G.R. Shaver & G.M. Woodwell, 1983. Changes in the carbon content of terrestrial biota and soils between 1860 en 1980: a net release of CO<sub>2</sub> to the atmosphere. Ecological Monographs 53: 235-262.
- \*Korringa, P., 1975. Voedselwinning uit water. In: G.J. Vervelde (red.): Produktiviteit in biologische systemen. Biologische Raad Reeks. Pudoc, Wageningen. p. 263-277.
- Luyben, K.C.A.M., 1984. Produktie van biomassa. In: Bioenergie conversie.
- \*Ringelberg, J., 1976. Aquatische oecologie, in het bijzonder van het zoete water. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht. 240 p.
- Swennen, C., 1975. Aspecten van voedselproductie in Waddenzee en aangrenzende zeegebieden in relatie met de vogelrijkdom. Het Vogeljaar 23: 141-156.
- \*Vervelde, G.J., 1975. Beleidsvragen bij de voedselproductie. In: G.J. Vervelde (red.): Produktiviteit in biologische systemen. Biologische Raad Reeks. Pudoc, Wageningen. p. 278-289.
- Vooyo, C.G.N. de, 1979. Primary production in aquatic environments. In: B. Bolin, E.T. Degens, S. Kempe & P. Ketner (Eds): Scope 13, The global carbon cycle. John Wiley Sons, Chichester etc. p. 259-292.
- Wagener, K., 1979. The carbonate system of the ocean. In: B. Bolin, E.T. Degens, S. Kempe & P. Ketner (Eds): Scope 13, The global carbon cycle. John Wiley Sons, Chichester etc. p. 251-258.
- Wassink, E.C., 1975. Autotrofe produktie. In: G.J. Vervelde (red.): Produktiviteit in biologische systemen. Biologische Raad Reeks. p. 18-53.
- \*Whittaker, R.H., 1975. Communities and ecosystems. Macmillan, New York, 2nd ed. 385 p.
- Whittaker, R.H. & G.E. Likens, 1975. The biosphere and man. In: H. Lieth & R.H. Whittaker (Eds): Primary productivity of the biosphere. Springer, Berlin etc. p. 305-328.

---

\* Met een ster aangegeven referenties worden als eerste voor verdere studie aanbevolen.

# Energie uit mineralen

J.G. Kuenen

## INLEIDING

De zon is de primaire energiebron voor het leven op aarde. De zonne-energie wordt in het proces van de fotosynthese vastgelegd in levend organisch materiaal (biomassa) dat behalve koolstof, waterstof en zuurstof ook stikstof, zwavel en fosfor bevat (zie de bijdrage van Amesz). Het door deze primaire produktie geleverde organische materiaal kan op zijn beurt als energiebron gaan dienen voor alle niet-fotosynthetische (micro-) organismen. In de bijdrage van Beukema is uiteengezet dat het organische materiaal vaak in voedselketens wordt opgenomen, en tenslotte in het milieu belandt als dood organisch materiaal. Dit wordt dan meestal door micro-organismen 'gemineraliseerd', dat wil zeggen tot de oorspronkelijke bouwstenen, de anorganische grondstoffen zoals  $\text{CO}_2$ ,  $\text{NO}_3^-$  en  $\text{SO}_4^{2-}$ , teruggebracht. Schematisch staat dit aangegeven in tabel 1. In levend organisch materiaal komen de elementen koolstof, stikstof en zwavel voornamelijk voor in gereduceerde vorm, zoals koolhydraat ( $\text{'CH}_2\text{O}$ ), aminozuren ( $-\text{NH}_2$ ) of zwavelhoudende aminozuren ( $-\text{SH}$ ). Tijdens de mineralisatie ontstaat hieruit  $\text{CO}_2$  en vaak ook  $\text{CH}_4$ , en voorts  $\text{NH}_4^+$  ( $\text{NH}_3$ ) en  $\text{H}_2\text{S}$ . Methaan en de gereduceerde anorganische verbindingen  $\text{NH}_4^+$  en  $\text{H}_2\text{S}$  worden tenslotte door bacteriën weer geoxydeerd tot  $\text{CO}_2$ ,  $\text{NO}_3^-$  en  $\text{SO}_4^{2-}$ , waarmee de kringloop gesloten is. Aldus worden de bouwstenen in een cyclisch proces steeds van de anorganische geoxydeerde vorm naar de organische gereduceerde vorm gebracht en vice versa. Aangezien organisch materiaal meestal de elementen C, H, O, N, P en S bevat, is het duidelijk dat de cycli van de elementen gekoppeld zijn en nauwelijks onafhankelijk kunnen verlopen (Kuenen, 1980).

Er is bovendien nog een andere reden waarom de cycli gekoppeld zijn.

Tabel 1. Vereenvoudigd beeld van de kringloop der elementen, waarbij de bouwstenen voor de fotosynthese uiteindelijk weer worden gerege-  
neerd.

| Assimilatie                        | -                                       | Mineralisatie      |
|------------------------------------|-----------------------------------------|--------------------|
| $\text{CO}_2 \longrightarrow$      | $(\text{CH}_2\text{O}) \longrightarrow$ | $\text{CO}_2$      |
| $\text{NO}_3^- \longrightarrow$    | $\text{NH}_4^+ \longrightarrow$         | $\text{NO}_3^-$    |
|                                    | $(-\text{NH}_2)$                        |                    |
| $\text{SO}_4^{2-} \longrightarrow$ | $\text{S}^{2-} \longrightarrow$         | $\text{SO}_4^{2-}$ |
|                                    | $(-\text{SH})$                          |                    |
| geoxydeerd                         | gereduceerd                             | geoxydeerd         |
| anorganisch                        | organisch                               | anorganisch        |
|                                    | en/of                                   |                    |
|                                    | gereduceerd                             |                    |
|                                    | anorganisch                             |                    |

Raakt tijdens de verademing (verbranding) van organisch materiaal de zuurstof op, dan kunnen, althans in bacteriën, andere sterk geoxydeerde anorganische verbindingen de rol van zuurstof als terminale elektronacceptor overnemen (tabel 2). Hiervoor komen successievelijk  $\text{NO}_3^-$  ( $\text{NO}_2^-$ ),  $\text{SO}_4^{2-}$  ( $\text{SO}_3^-$ ,  $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ ), en zelfs  $\text{HCO}_3^-$  in aanmerking, die daarbij respectievelijk in  $\text{N}_2$  (of  $\text{NH}_4^+$ ),  $\text{H}_2\text{S}$  en  $\text{CH}_4$  worden omgezet. Deze processen die uitsluitend door prokaryoten worden gekatalyseerd, staan bekend als respectievelijk 'denitrificatie' (of in het geval van  $\text{NH}_4^+$ -vorming als 'dissimilatorische nitraatreductie'), 'dissimilatorische sulfaatreductie' en 'methaangisting'. De processen leveren in de genoemde volgorde, uitgaande van hetzelfde oxydeerbare substraat, steeds minder energie op en in de natuur vinden deze processen ook in deze opeenvolging plaats door steeds weer andere groepen van gespecialiseerde bacteriën (Kuenen, 1980). Op deze wijze is de koolstofcyclus (c.q. mineralisatie) verbonden met de stikstof- en de zwavelcyclus. De analoge zwavel- en stikstofcyclus staan weergegeven in figuur 1.

Het blijkt dat in de natuur de processen van oxydatie en reductie redelijk met elkaar in evenwicht zijn, hoewel zich lokaal grote hoeveelheden

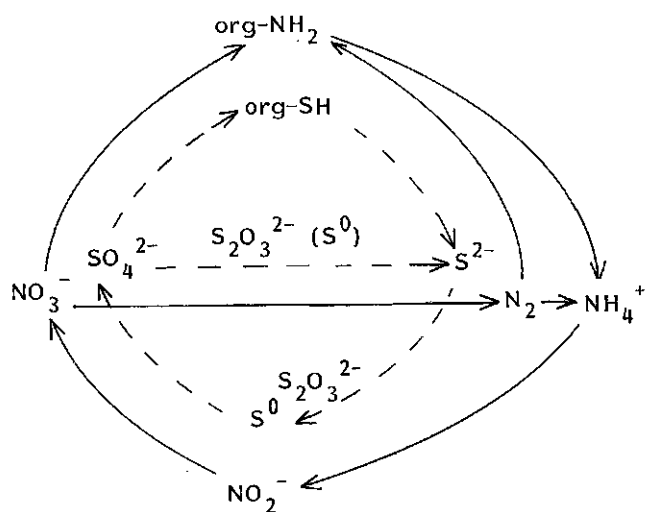
Tabel 2. Aërobe en anaërobe oxydatie van organische en gereduceerde anorganische verbindingen (elektronendonoren) met anorganische elektronenacceptoren.

| Elektronendonor                                                     | Elektronenacceptor | Produkt       | Proces                                                  |
|---------------------------------------------------------------------|--------------------|---------------|---------------------------------------------------------|
| organische verbindingen                                             | $O_2$              | $H_2O$        | aërobe ademhaling                                       |
| gereduceerde anorganische verbinding b.v. $H_2$ , $H_2S$ , $NH_4^+$ | $O_2$              | $H_2O$        | aërobe ademhaling                                       |
| organische verbinding                                               | $NO_3^-$           | $N_2, NH_4^+$ | denitrificatie*<br>dissimilatorische<br>nitraatreductie |
| gereduceerde anorganische verbinding (zwavelverbindingen, $H_2$ )   | $NO_3^-$           | $N_2$         | denitrificatie*                                         |
| organische verbinding, $H_2$                                        | $SO_4^{2-}$        | $H_2S$        | dissimilatorische<br>sulfaatreductie*                   |
| organische verbinding, $H_2$                                        | $HCO_3^-$          | $CH_4$        | methaangisting                                          |

\*Ook wel anaërobe ademhaling genoemd.

van de verschillende elementen aan de cycli kunnen onttrekken. Zo kan er humus, steenkool of  $CaCO_3$  ontstaan dat aan de koolstofcyclus onttrokken wordt (zie de bijdrage van Beukema). In marine milieus kan onder anaërobe condities het onoplosbaar pyriet ( $FeS_2$ ) gevormd worden dat zich aldus aan de zwavelkringloop onttrekt. Zolang het sediment anaëroob blijft, is het pyriet onaantastbaar. Ontstaan later aërobe condities, dan kan het pyriet weer geoxydeerd worden tot sulfaat en zo in de kringloop terugkomen.

Uit het bovenstaande blijkt dat in het milieu tal van gereduceerde anorganische verbindingen worden geproduceerd die weer teruggeoxydeerd



Figuur 1. De sterke analogie tussen de stikstof- (—) en de zwavelcyclus (---). (Naar Kuenen, 1980)

moeten worden tot de geoxydeerde vorm (figuur 1). Deze essentiële processen worden in de natuur vrijwel uitsluitend door prokaryoten uitgevoerd en met name door de zogenaamde chemolitho(auto)trofe bacteriën. Een overzicht van oxydatiereacties die door deze bacteriën worden gekatalyseerd staat in tabel 3. De meeste van deze reacties verlopen onder aërobe condities. Waterstof kan ook onder anaërobe condities worden geoxydeerd met  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$  of  $\text{HCO}_3^-$  als elektronenacceptor. Zwavelverbindingen kunnen aëroob of anaëroob met nitraat worden geoxydeerd. Waterstof en gereduceerde anorganische zwavelverbindingen kunnen tenslotte ook door fototrofe bacteriën worden geoxydeerd. Deze elektronendonoren nemen dan de rol over die water in de met zuurstofontwikkeling gepaard gaande fotosynthese speelt.

Op mondiale schaal gaat het om gigantische hoeveelheden. Men schat dat bij de oxydatie van  $\text{NH}_4^+$  tot nitriet en nitraat, de zogenaamde nitrificatie, minstens honderd miljoen ton stikstof per jaar is betrokken (Delwiche & Likens, 1977). Dat komt overeen met een 1 cm dikke laag ammoniumchloride uitgespreid over heel Nederland (50 000 km<sup>2</sup>). Bij de oxydatie van  $\text{H}_2\text{S}$  moet men denken aan een hoeveelheid van ongeveer 30 miljoen ton per jaar.

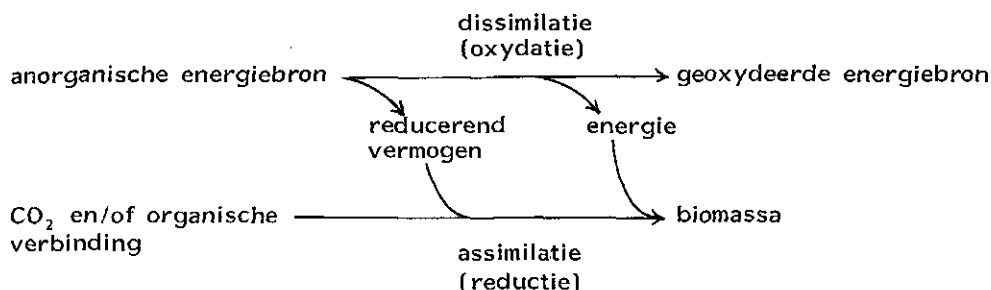
Tabel 3. Bio-energie leverende oxydaties door chemolithotrofe bacteriën.  
Boven de pijl staan geschikte anorganische elektronenacceptoren.

|                                                                                                                       | Voorbeeld bacteriegeslacht                   |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------|
| $\text{H}_2 \xrightarrow{\text{O}_2, \text{NO}_3^-} \text{H}_2\text{O}$                                               | <i>Alcaligenes</i>                           |
| $\text{H}_2 \xrightarrow{\text{SO}_4^{2-}} \text{H}_2\text{O}$                                                        | <i>Desulfovibrio</i>                         |
| $\text{H}_2 \xrightarrow{\text{CO}_2} \text{H}_2\text{O}$                                                             | <i>Methanobacterium</i>                      |
| $\text{H}_2\text{S} (\text{S}^0, \text{S}_2\text{O}_3^{2-}) \xrightarrow{\text{O}_2, \text{NO}_3^-} \text{SO}_4^{2-}$ | <i>Thiobacillus</i><br><i>Thiomicrospira</i> |
| $\text{NH}_4^+ \xrightarrow{\text{O}_2} \text{NO}_2^-$                                                                | <i>Nitrosomonas</i>                          |
| $\text{NO}_2^- \xrightarrow{\text{O}_2} \text{NO}_3^-$                                                                | <i>Nitrobacter</i>                           |
| $\text{Fe}^{2+} \xrightarrow{\text{O}_2} \text{Fe}^{3+}$                                                              | <i>Thiobacillus</i><br><i>Sulfolobus</i>     |
| $\text{Mn}^{2+} \xrightarrow{\text{O}_2} \text{MnO}_2$                                                                | <i>Pseudomonas*</i>                          |
| $\text{Sb}^{2+} \xrightarrow{\text{O}_2} \text{Sb}^{3+}$                                                              | <i>Stibiobacter*</i>                         |
| $\text{CH}_4 \xrightarrow{\text{O}_2} \text{CO}_2$                                                                    | <i>Methylococcus</i>                         |

\*Voor nadere informatie zie Nealson (1983) en Lyalikova (1974).

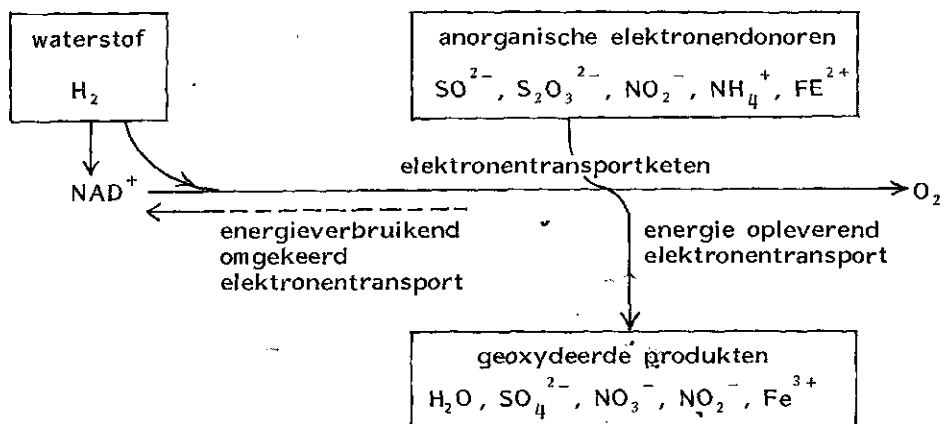
## CHEMOLITHOTROFE BACTERIËN

De oxydatie van gereduceerde anorganische materialen levert de chemolithotrofe bacteriën over het algemeen energie op voor de produktie van biomassa (figuur 2). Vaak zijn de organismen sterk gespecialiseerd en uitsluitend op deze vorm van energiewinning aangewezen: vele chemolithotrofen zijn niet in staat organische stoffen als energiebron te gebruiken. Tegelijkertijd zijn deze organismen autotroof, dat wil zeggen dat kooldioxyde fungeert als koolstofbron. Men spreekt vaak van 'obligaat' chemolitho-autotrofen.



Figuur 2. Principe van de stofwisseling van chemolithotrofe bacteriën.

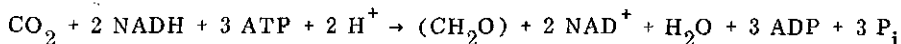
De hoeveelheid biologisch bruikbare energie die de bacteriën ter beschikking krijgen uit de oxydatie van de anorganische verbindingen is vaak veel minder dan die verkregen wordt uit de oxydatie van organische verbindingen. Dit is direct gerelateerd aan de vrije-energieverandering ( $\Delta G^0$ , de standaard vrije-energieverandering bij pH 7) van deze reacties. Voor de oxydatie van zwavel met zuurstof ( $\rightarrow \text{SO}_4^{2-}$ ) is deze bijvoorbeeld  $-587$  en voor  $\text{NO}_2^-$  ( $\rightarrow \text{NO}_3^-$ )  $-174$  kJ/mol (Thauer et al., 1977). Het blijkt dat de elektronen die vrijkomen bij de oxydatie van deze verbindingen op verschillende redoxniveau's in de ademhalingsketen worden ingevoerd (figuur 3). Elektronen die vrijkomen bij de waterstofoxydatie worden meestal op een hoger niveau ingevoerd (via NADH of FADH), dan die afkomstig van de andere elektronendonoren. De oxydatie van de meeste anorganische verbindingen levert dan ook minder energie op dan de oxydatie van waterstof of NADH. Een tweede energetisch probleem voor deze chemolithotrofen ligt in het feit dat deze organismen energie moeten investeren in de productie van reducerend vermogen (NADH) voor de biosynthese. Aangezien de elektronendonoren anders dan waterstof  $\text{NAD}^+$  niet direct kunnen reduceren (figuur 3), moet het organisme de elektronen tegen de thermodynamische potentiaal in naar  $\text{NAD}^+$  transporteren voor de NADH-productie. Dit energievragende proces, dat bekend staat als 'omgekeerd elektrontransport', gecombineerd met relatief lage energieopbrengst van de oxydatieprocessen, draagt er toe bij dat de chemolithotrofe organismen zeer veel van de anorganische energiebron moeten oxyderen voor een geringe groei. Tegenwoordig verklaart men de ATP-productie en het tegengestelde elektronentransport met de 'Mitchell-theorie' betreffende



Figuur 3. Elektronentransportketen van chemolithotrofen die gebruikt wordt zowel voor energieproductie als voor tegengesteld elektronentransport t.b.v. NADH-productie.

de 'proton motive force' (p.m.f.) (Schlegel, 1982).

Een minstens even belangrijke oorzaak van de geringe aanwas per hoeveelheid geoxydeerd substraat, ligt in het feit dat vele chemolithotrofen autotroof zijn. Zij fixeren CO<sub>2</sub> in de ook uit planten bekende Calvin-Bensoncyclus, waarbij ribulosebifosfaat als acceptormolecuul voor de CO<sub>2</sub>-fixatie optreedt (zie figuur 9 in de bijdrage van Amesz). De 'overall' reactievergelijking is



Als men bedenkt dat de productie van NADH via het tegengesteld elektronentransport minsten 2 ATP-equivalenten kost, dan is duidelijk dat de celopbrengst laag moet zijn in vergelijking met heterotrofe bacteriën die op bijvoorbeeld glucose groeien. Dit wordt ook bevestigd door berekeningen die aantonen dat bij groei op glucose de theoretische opbrengst per geproduceerde mol ATP ongeveer 28 g celmateriaal is. Bij groei op CO<sub>2</sub> als koolstofbron is de theoretische celopbrengst 4-6 g celmateriaal per mol ATP geproduceerd, al naar gelang men wel of niet rekening houdt met de kosten voor tegengesteld elektronentransport. Dit betekent niet dat men

hier van een inefficiënt proces mag spreken. In termen van efficiency doen chemolithotrofe niet onder voor de heterotrofe bacteriën. In de meeste gevallen vindt men tussen de 25-30 % van de oorspronkelijk beschikbare energie terug in de vorm van biomassa.

Hiervoor werd reeds opgemerkt dat veel van de chemolithoautotrofen sterk gespecialiseerd zijn en niet in staat om te groeien op organische verbindingen. Ze zijn weliswaar in staat om kleine hoeveelheden extern aangeboden organische verbindingen op te nemen en in te bouwen in celkoolstof, maar  $\text{CO}_2$  blijft de belangrijkste koolstofbron onder alle kweekcondities. Extern aangeboden organische koolstof kan niet als energiebron dienen. Het metabolisme van deze 'obligaat' chemolithoautotrofen is dan ook geheel gericht op autotrofe groei.

De citroenzuurcyclus-enzymen dienen in deze organismen uitsluitend voor de biosynthese en niet voor de oxydatie van acetylCoA (d.w.z. NADH c.q. energieproductie) (Kelly, 1971).

Nader onderzoek naar de reden waarom deze specialisten geen organische verbindingen kunnen gebruiken heeft aangetoond dat hun membranen erg weinig of geen transporteiwitten ('carriers') voor organische verbindingen bezitten. Een verbinding als glucose kan intracellulair wel gemaakt en afgebroken worden, maar kan niet uit het externe milieu worden opgenomen.

Naast de sterk gespecialiseerde obligaat chemolithoautotrofen komen er in de natuur ook vele 'facultatief' chemolithoautotrofe bacteriën voor. Zij kunnen anders dan de specialisten ook organische verbindingen als koolstofbron en energiebron gebruiken. Tabel 4 geeft hiervan een indruk. Naast deze veelzijdige organismen komen er ook nog zogenaamde chemolithoheterotrofen voor, die weliswaar niet autotroof kunnen groeien, maar de anorganische verbindingen wel als additionele energiebron kunnen benutten. Men kan zich afvragen hoe het mogelijk is dat al deze types, zelfs soms naast elkaar, in de natuur voorkomen. Bij vergelijking van deze verschillende organismen blijkt bijvoorbeeld dat de maximale specifieke groeisnelheid van de veelzijdige organismen zeker een factor 3-5 lager ligt dan die van de specialisten. Dit is met name voor de zwaveloxyderende bacteriën in detail onderzocht. Daaruit bleek dat de facultatief chemolithotrofe sulfideoxydeers een oecologisch voordeel hebben ten opzichte van de specialisten wanneer in het milieu groeibeperkende concentraties van een mengsel van de

Tabel 4. Stofwisselingstypen bij de chemolithotrofe bacteriën.

|                                                                                | Energiebron                  |                          | Koolstofbron    |                          |
|--------------------------------------------------------------------------------|------------------------------|--------------------------|-----------------|--------------------------|
|                                                                                | anorganische<br>verbindingen | organische<br>verbinding | CO <sub>2</sub> | organische<br>verbinding |
| obligaat chemolithoautotroof<br>(specialist)                                   | +                            | -                        | +               | -                        |
| facultatief chemolithoautotroof<br>(generalist d.w.z. veelzijdig<br>organisme) | +                            | +                        | +               | +                        |
| chemolithoheterotroof                                                          | +                            | +                        | -               | +                        |

anorganische energiebron en van organische verbindingen beschikbaar zijn. Gedurende de simultane consumptie van deze beide substraten (ook wel mixotrofie genoemd) blijken de veelzijdigen het van de specialisten te winnen. Uit het onderzoek, waarin diverse modelorganismen die de verschillende types vertegenwoordigen betrokken waren, volgde een hypothese over de ecologische niches van de verschillende stofwisselingstypen, zoals weergegeven in figuur 4 (Kuenen & Beudeker, 1982). Specialisten zouden op de voorgrond treden zolang er een hoge omzettingssnelheid mogelijk is van een beschikbare anorganische energiebron en een lage omzettingssnelheid van organische verbindingen. Wanneer die omzettingssnelheid van beide verbindingen in dezelfde orde van grootte ligt, zouden veelzijdige organismen op de voorgrond treden. Verschuift het patroon nog meer naar de 'organische' kant, dan krijgt men chemolithoheterotrofen die geen CO<sub>2</sub> meer kunnen fixeren. Indien alleen organische stof beschikbaar is, krijgt men organismen die in een heterotrofe groeiwijze gespecialiseerd zijn. In figuur 4 staan ook als type de zogenaamde 'incidentele' oxydeerders aangegeven. Dit is een grote groep van micro-organismen, ook schimmels omvattend, die weliswaar in staat is anorganische verbindingen te oxyderen, maar daaruit geen metabolisch bruikbare energie

Diagram illustrating the relationship between different types of chemotrophic bacteria based on their ability to oxidize sulfur compounds. The scale ranges from 0 (heterotrophs) to 1 (obligate chemolithotrophs).

- obligaat chemolithotrofen**: Located at the extreme end of the scale (1).
- facultatief chemolithotrofen**: Located between 0 and 1.
- chemolithoheterotrofen**: Located between 0 and 1.
- heterotrofen die zwavelverbindingen kunnen oxyderen**: Located between 0 and 1.
- heterotrofen**: Located at the extreme end of the scale (0).

weet te winnen. De oecologische betekenis van deze oxydaties is onduidelijk (Kuenen, 1975, 1980).

Een ietwat academische puzzel ligt in de vraag of de methaan( $\text{CH}_4$ )oxyderende bacteriën en in het algemeen methylotrofen (bacteriën die groeien op koolstofverbindingen die géén C-C-binding bezitten) tot de chemolithotrofen moeten worden gerekend. Formeel wordt  $\text{CH}_4$ , en zeker methanol ( $\text{CH}_3\text{OH}$ ), als een organische verbinding beschouwd. Toch zijn er vele overeenkomsten met de chemolithotrofen. Het blijkt dat er bijvoorbeeld vele *obligaat* methylotrofen zijn. Zij zijn evenzeer gespecialiseerd als de *obligaat chemolitho*autotrofen. Weliswaar gebruiken de organismen niet de Calvin-cyclus voor koolstofassimilatie, maar de hiervoor gebruikte route is wel analoog. Met name is de zogenaamde ribulosemonofosfaat-route een nage-noeg hieraan parallelle route waarin formaldehyde (i.p.v.  $\text{CO}_2$ ) wordt ge-

fixeerd. Een alternatieve route voor formaldehydefixatie in methylotrofen is de serineroute, die sterk van de twee andere stofwisselingswegen afwijkt. (Voor details wordt verwezen naar de literatuur, zoals Whittenbury & Kelly, 1977). De oorzaak van de obligate methylotrofie moet in zijn algemeenheid weer gezocht worden in de beperkte opnamecapaciteit voor organische stof. Deze beperkte opname zou, op dezelfde wijze als dat is gepostuleerd voor de obligaat chemolithoautotrofen, kunnen leiden tot het onvermogen organische verbindingen als koolstof- en energiebron te benutten.

Uit het voorafgaande is duidelijk geworden dat chemolithotrofe bacteriën een essentiële schakel in de recycling vormen, en dat men in de natuur een grote diversiteit van stofwisselingstypen kan aantreffen. In het hier-na volgende zullen we de verschillende types bacteriën kort bespreken. Daarbij zal niet getracht worden een uitputtend overzicht te geven, maar zal de nadruk liggen op een aantal voorbeelden die moeten demonstreren dat de verschillende organismen die bio-energie uit mineralen kunnen putten van groot belang zijn in ons milieu, voor voedselketens, en niet in de laatste plaats in een aantal toepassingen.

## NITRIFICERENDE BACTERIËN

Nitrificerende bacteriën treft men overal in de natuur aan waar zuurstof en gereduceerde anorganische stikstofverbindingen worden gevonden. Dus daar waar onder aërobe condities  $\text{NH}_4^+$  vrijkomt bij mineralisatieprocessen.

Voor nitrificeerders gunstige milieucondities treft men verder ook aan in de aërobe toplaag van sedimenten waar door de anaërobe mineralisatie  $\text{NH}_4^+$  vrij wordt gemaakt. Dit diffundeert omhoog en komt daar in contact met zuurstof. De tot nu toe bekende marine soorten en zoetwatersoorten hebben een relatief hoge zuurstofspanning (meer dan 10 % luchtverzadiging) voor de groei nodig. Micro-aërofiële soorten die bij lage zuurstofspanning nitrificeren zijn nog niet beschreven, hoewel het proces van nitrificatie bij lage zuurstofspanning wel optreedt in natuurlijke milieus.

Het proces van de nitrificatie loopt in twee stappen, die door verschillende bacteriën worden gekatalyseerd. De omzetting van  $\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_2^-$  wordt onder meer door *Nitromonas*-soorten bewerkstelligd. Andere geslachten

die hiertoe in staat zijn, zijn *Nitrosocystis*, *Nitrosospira* en *Nitrosolobus*. Zij bezitten een complex membraansysteem dat uit lamellen is opgebouwd. Dit wordt waarschijnlijk door instulpingen vanuit de celmembraan gevormd. Men neemt aan dat het enorme membraanoppervlak dient om een zo hoog mogelijke oxydatiesnelheid per cel te bereiken. Ook de nitrietoxyderende bacteriën, die de laatste stap van de nitrificatie uitvoeren, bezitten een dergelijk membraansysteem. Het bekendste geslacht is *Nitrobacter*. Andere geslachten zijn *Nitrococcus* en *Nitrospira*.

De (autotrofe) groeisnelheid van de nitrificeerders is laag en hun maximale specifieke groeisnelheid ( $\mu_{\max}$ ) ligt in de buurt van  $0,05 \text{ h}^{-1}$ , dat wil zeggen een verdubbelingstijd van 10-13 uur. De meeste bekende soorten zijn obligaat chemolithoautotroof. Eén soort, *Nitrobacter hamburgensis*, is facultatief en groeit het snelst in een mengsel van  $\text{NO}_2^-$  en organische stof. Van dit organisme is de autotrofe  $\mu_{\max}$   $0,015 \text{ h}^{-1}$ , en de 'mixotrofe'  $\mu_{\max} = 0,06 \text{ h}^{-1}$  (Bock et al., 1983).

Heterotrofe nitrificatie is bekend van een aantal *Arthrobacter*-soorten. Deze organismen zetten  $\text{NH}_4^+$  om in  $\text{NO}_2^-$  in aanwezigheid van een organische koolstofbron. Zeer onlangs is op ons laboratorium een facultatief chemolithoautotrofe sulfideoxyderende bacterie, *Thiosphaera pantotropha*, geïsoleerd. Het organisme vormt nitriet uit ammonium in aanwezigheid van acetaat. Evenals voor de *Arthrobacter*-soorten is het vooralsnog onduidelijk of het organisme de energie uit deze oxydatiereacties benut.

De nitrificeerders spelen in ons milieu een essentiële rol in de recycling van stikstofverbindingen. Zij produceren nitraat dat door de plant bij voorkeur als stikstofbron kan worden opgenomen. Het gevormde nitriet of nitraat kan, in plaats van zuurstof, ook door denitrificerende bacteriën gebruikt worden voor de oxydatie van organische verbindingen. Aangezien bij de denitrificatie gasvormige stikstof wordt gevormd, wordt hiermee stikstof aan de normale oxydatie/reductie-cyclus onttrokken (figuur 5). Mondiaal wordt dit weliswaar weer gecompenseerd door stikstofbindende bacteriën, die al of niet in symbiose met planten leven, maar lokaal kan door denitrificatie een ernstige aanslag op het stikstofbudget worden gedaan (Woldendorp, 1980).

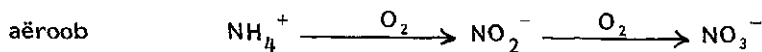
In de landbouw treden gevoelige stikstofverliezen op, vooral wanneer de grond door langdurige regenval anaëroob wordt, en denitrificatie kan gaan optreden. Hoewel planten vaak de voorkeur geven aan  $\text{NO}_3^-$  in plaats

van  $\text{NH}_4^+$  als stikstofbron, wordt soms toch met  $\text{NH}_4^+$ -stikstof bemest in plaats van met  $\text{NO}_3^-$ , omdat  $\text{NH}_4^+$  beter aan de negatieve kleideeltjes wordt geadsorbeerd dan het negatief geladen  $\text{NO}_3^-$ , en dus minder snel uitgeloozd wordt. Door nitrificatie wordt ammoniak echter geleidelijk omgezet in  $\text{NO}_3^-$ , waardoor dit toch kan worden uitgespoeld of door denitrificatie kan verdwijnen. Ook op deze wijze berokkent het proces van de nitrificatie/denitrificatie (figuur 5) belangrijke schade aan de landbouw. Er zijn daarom een aantal giften ontwikkeld (o.a. ethyleen-(of allyl-)thioureum) die dit proces specifiek remmen. Ook andere giften worden gebruikt ('N-serve'). Deze verbindingen worden zelf uiterst langzaam in de grond afgebroken, waardoor inderdaad een effectieve remming kan worden bereikt. Heterotrofe nitrificatie wordt echter niet geremd door deze verbindingen.

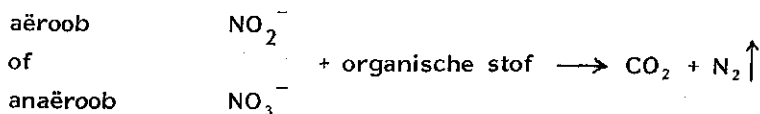
In dit verband is het interessant te vermelden dat de eerder genoemde heterotrofe nitrificeerder *Thiosphaera pantotrophica* ook in staat is tot denitrificatie. Een merkwaardige eigenschap van dit organisme is bovendien dat zuurstof de denitrificatie niet stillegt, zoals bij de meeste denitrificerende bacteriën. Het gevolg is dat dit organisme onder aërobe condities in aanwezigheid van acetaat een nitrificatie/denitrificatie kan uitvoeren, waardoor de totale stikstof in de cultuur afneemt tijdens de groei van dit organisme in een medium dat alleen  $\text{NH}_4^+$  bevat (ongepubliceerd werk L.A. Robertson, TH Delft).

Nitrificeerders zijn juist van groot belang bij de afvalwaterzuivering, omdat men dan het stikstofgehalte van het afvalwater wil verlagen. Men

#### nitrificatie



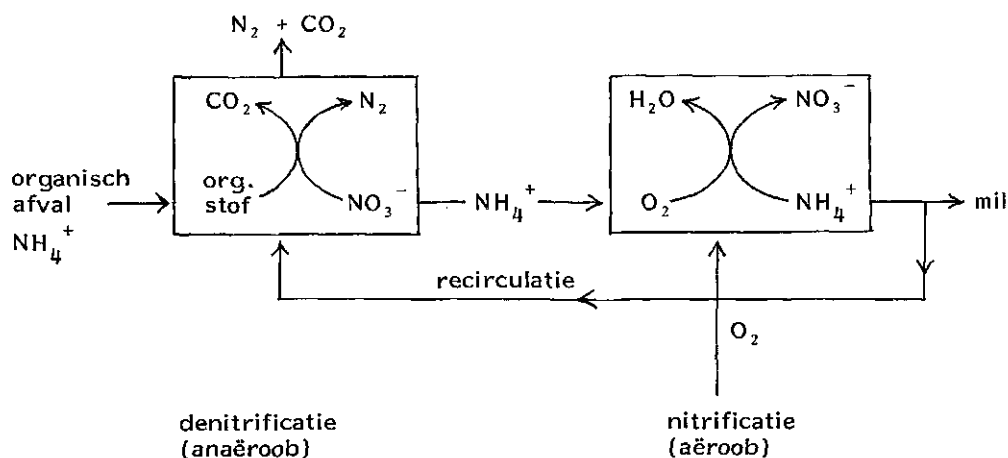
#### denitrificatie



Figuur 5. Nitrificatie en denitrificatie.

maakt gebruik van het hierboven beschreven proces van denitrificatie/nitrificatie. Onder aërobe omstandigheden wordt ammonium geoxydeerd tot  $\text{NO}_2^-$  of  $\text{NO}_3^-$ . Onder anaërobe condities wordt vervolgens  $\text{NO}_2^-$  of  $\text{NO}_3^-$  gebruikt om organische stof te oxyderen. Men maakt het systeem anaëroob omdat men in dit soort systemen altijd mengcultures van facultatief anaërobe bacteriën krijgt die de denitrificatie (anders dan in *T. pantotropha*) onderdrukken onder aërobe condities, omdat de groei op zuurstof sneller en produktiever is.

In figuur 6 wordt aangegeven hoe men dit in de praktijk kan realiseren in twee trappen. In de eerste anaërobe trap wordt organische stof met behulp van nitraat geoxydeerd. Ammoniak wordt onder deze condities niet afgebroken. Deze gaat samen met het nog niet verbruikte organische materiaal naar de tweede stap, waar de eventueel resterende organische stof wordt geoxydeerd met zuurstof. Hierbij wordt uit stikstofverbindingen nog extra  $\text{NH}_4^+$  vrijgemaakt. Alle ammoniak wordt nu aëroob door nitrifi-ceerders omgezet tot  $\text{NO}_3^-$  (of  $\text{NO}_2^-$ ), dat wordt teruggevoerd naar de eerste trap. Het voordeel van deze methode is evident en leidt bovendien tot verminderde beluchtungskosten omdat men het oxyderend vermogen van



Figuur 6. Procesgang voor denitrificatie-nitrificatie in een afvalwaterzuiveringsinstallatie, die dient ter verwijdering van ammonium en stikstofxydes uit de afvalstroom.

de zuurstof die voor nitrificatie wordt gebruikt, als het ware voor de tweede maal gebruikt in de vorm van  $\text{NO}_2^-$  of  $\text{NO}_3^-$ . Is de verhouding stikstof/organische stof laag, dan kan met dit proces alle stikstof verwijderd worden. Is de verhouding hoog, dan wordt in de praktijk soms het relatief goedkope methanol toegevoegd om het nitraat volledig tot  $\text{N}_2$  om te zetten. In het laatste geval maakt men dus niet alleen de kosten voor beluchting ten behoeve van ammoniumoxydatie, maar ook die van de methanolsuppletie.

## ZWAVELOXYDERENDE BACTERIËN

De reacties die door de zwavel(sulfide)oxyderende bacteriën worden uitgevoerd staan in tabel 5. Men ziet dat in een aantal reacties protonen ( $\text{H}^+$ ) ontstaan, die aanleiding kunnen geven tot een sterke pH-daling in het milieu. Vele zwaveloxyderende bacteriën zijn dan ook zuurtolerant of zelfs acidofiel. De best beschreven organismen behoren vooral tot het geslacht *Thiobacillus*. Thermofiele (60-90 °C) organismen behoren tot het geslacht *Sulfolobus* en *Thermothrix*, terwijl enkele *Thiobacillus*-soorten thermotolerant (40-45 °C) zijn.

Terwijl de meeste zwaveloxyderende bacteriën onder het microscoop niet of nauwelijks middels hun morfologie te herkennen zijn, zijn er enkele geslachten die door hun spectaculaire vorm direct onder het microscoop te identificeren zijn. Dit zijn organismen die behoren tot *Beggiatoa*, *Thiothrix*, *Thiovulum* en *Thioploca*. Al deze prokaryoten zijn zeer groot (vaak 10  $\mu\text{m}$  (of langer) en meestal gevuld met kleine, makkelijk te herkennen, zwavelbolletjes (Winogradski, 1888).

Zwaveloxyderende bacteriën komen evenals de ammoniumoxyderende bacteriën overal in de natuur voor. Het primaire substraat voor deze organismen, sulfide, reageert echter spontaan met zuurstof en daarom is hun voorkomen meer gebonden aan plaatsen waar het sulfide wordt gevormd. Dit vindt plaats in anaërobe sedimenten, in het bijzonder marine sedimenten waar een overvloedige dissimilatorische sulfaatreductie plaatsvindt. Daar waar het omhoog diffunderende sulfide de zuurstof ontmoet kunnen deze organismen gedijen. Door middel van chemotaxis zijn zij in staat optimale condities van coëxisterende lage concentraties zuurstof en sulfide te vinden. Bij lage concentraties van zuurstof en sulfide is de spontane

Tabel 5. Oxydatie van anorganische zwavelverbindingen door thiobacilli en andere kleurloze zwavelbacteriën. (Naar Kuenen, 1975)

---

|                                                                            |                                                                                                     |
|----------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|
| $\text{H}_2\text{S} + 2 \text{O}_2$                                        | $\rightarrow \text{H}_2\text{SO}_4$                                                                 |
| $2 \text{H}_2\text{S} + \text{O}_2$                                        | $\rightarrow 2 \text{S}^0 + 2 \text{H}_2\text{O}$                                                   |
| $2 \text{S}^0 + 3 \text{O}_2 + 2 \text{H}_2\text{O}$                       | $\rightarrow 2 \text{H}_2\text{SO}_4$                                                               |
| $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3 + 2 \text{O}_2 + \text{H}_2\text{O}$      | $\rightarrow \text{Na}_2\text{SO}_4 + \text{H}_2\text{SO}_4$                                        |
| $4 \text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3 + \text{O}_2 + 2 \text{H}_2\text{O}$    | $\rightarrow 2 \text{Na}_2\text{S}_4\text{O}_6 + 4 \text{NaOH}$                                     |
| $2 \text{Na}_2\text{S}_4\text{O}_6 + 7 \text{O}_2 + 6 \text{H}_2\text{O}$  | $\rightarrow 2 \text{Na}_2\text{SO}_4 + 6 \text{H}_2\text{SO}_4$                                    |
| $2 \text{KSCN} + 4 \text{O}_2 + 4 \text{H}_2\text{O}$                      | $\rightarrow (\text{NH}_4)_2\text{SO}_4 + \text{K}_2\text{SO}_4 + 2 \text{CO}_2$                    |
| $5 \text{H}_2\text{S} + 8 \text{KNO}_3$                                    | $\rightarrow 4 \text{K}_2\text{SO}_4 + \text{H}_2\text{SO}_4 + 4 \text{N}_2 + 4 \text{H}_2\text{O}$ |
| $5 \text{S}^0 + 6 \text{KNO}_3 + 2 \text{H}_2\text{O}$                     | $\rightarrow 3 \text{K}_2\text{SO}_4 + 2 \text{H}_2\text{SO}_4 + 3 \text{N}_2$                      |
| $5 \text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3 + 8 \text{NaNO}_3 + \text{H}_2\text{O}$ | $\rightarrow 9 \text{Na}_2\text{SO}_4 + \text{H}_2\text{SO}_4 + 4 \text{N}_2$                       |

---

oxydatiesnelheid gering en kunnen de bacteriën de oxydatie katalyseren met snelheden die vele ordes van grootte hoger liggen dan de spontane chemische reactie. Bij een concentratie van sulfide en zuurstof van minder dan  $10^{-6}$  mol/l verloopt de bacteriële oxydatiesnelheid zeker  $10^4$  maal zo snel als de 'chemische'.

In een vorige paragraaf is reeds opgemerkt dat men onder de sulfideoxyderende bacteriën een spectrum van fysiologische types kan aantreffen, dat loopt van specialisten via veelzijdige tot incidenteel sulfideoxyderende bacteriën. Men kan de verschillende types betrekkelijk gemakkelijk isoleren als men over de juiste technieken beschikt. De specialisten kan men ophopen in een batchcultuur met mineraal medium dat thiosulfaat als energiebron bevat. (Een batchcultuur is een gesloten cultuursysteem, waarin zich een zekere hoeveelheid kweekmedium bevindt. Om voldoende hoge concentraties aan bacteriën te krijgen moet men concentraties van substraat gebruiken die verzadigend zijn. Dit betekent dat het organisme groeit met maximale specifieke groeisnelheid ( $\mu_{\text{max}}$ )). Veelzijdige bacteriën kan men niet ophopen in batchcultures met mengsels van organische substraten en thiosulfaat, omdat beide substraten dan in overmaat beschikbaar zijn. Onder dergelijke omstandigheden krijgt men een mengcultuur van specialistische zwaveloxydeerders en specialist-heterotrofen, die in over-

maat substraat een veel hogere maximale specifieke groeisnelheid bezitten. Om de veelzijdigen op te hopen maakt men gebruik van continu-cultures, waarin beide substraten groeibeperkend zijn. Alléén onder die condities kan de veelzijdige bacterie de beide substraten tegelijkertijd metaboliseren waardoor 'mixotrofie' mogelijk is. Door een geschikte keuze van de verhoudingen tussen beide stoffen - in overeenstemming met figuur 3 - kan men dan de veelzijdigen of de chemolithoheterotrofen ophopen.

Dat dit principe van selectie niet alleen in het laboratorium opgaat, maar ook in complexe oecosystemen, kan fraai worden gedemonstreerd met een voorbeeld uit de afvalwaterzuivering waar de zwaveloxyderende bacteriën zo'n belangrijke rol spelen. Het meeste rioolwater bevat aanzienlijke concentraties sulfide, zeker in de Nederlandse situatie waar rioolwater in persleidingen na langere tijd anaëroob wordt. Het in het rioolwater aanwezige sulfaat wordt omgezet in sulfide, dat weer uit het water dient te worden verwijderd. Het probleem van ongewenste sulfide(productie) doet zich in nog veel sterkere mate voor wanneer men met bepaalde industriële afvalwaterstromen te maken heeft, die niet alleen veel organische stof maar ook veel sulfaat (of sulfide) bevatten. In een samenwerkingsproject met een grote microbiologische industrie bestuderen wij in het Laboratorium voor Microbiologie van de TH Delft op het moment één van de stappen in een anaërobe afvalwaterzuivering. Het afvalwater wordt eerst zonder zuurstof vergist en in een tweede stap produceert men anaëroob methaan. In de bijdrage van Vogels wordt hierop in detail ingegaan. Om methaan te krijgen moet men de condities strikt anaëroob houden en het is dan onvermijdelijk dat ook sulfaatreductie optreedt. In dit geval ontstaat op deze wijze tijdens de twee eerste stappen een hoeveelheid sulfide van 5-6 mmol/l. Deze concentratie is buitengewoon toxisch en bovendien in een tienduizendvoudige verdunning nog te ruiken, reden waarom het sulfide uit het afvalwater verwijderd dient te worden. Een tweede probleem dat zich aandient is de hoge concentratie ammonium in het afvalwater. Zoals in de vorige paragraaf is uiteengezet kan men dit door de combinatie van nitrificatie en denitrificatie verwijderen. Het probleem van sulfide en ammoniak wordt nu opgelost in een afvalwaterzuiveringssysteem dat analoog is aan dat van figuur 6. Men moet zich voorstellen dat dan behalve organische stof ook zwavelwaterstof ( $H_2S$ ) in de eerste reactor wordt gevoerd. Deze wordt in de denitrificatiereactor tot sulfaat ( $SO_4^{2-}$ ) geoxydeerd met nitraat dat af-

komstig is uit de nitrificatiestap. Door deze combinatie beperkt men het zuurstofverbruik tot het absoluut noodzakelijke, namelijk alleen voor de nitrificatiestap. In de sulfideoxyderende, denitrificerende stap bleek zich een dominante populatie van facultatief chemolitotrofe sulfideoxydeerders te bevinden. Dit is geheel in overeenstemming met de voorspellingen (figuur 4) aangezien de denitrificatiestap niet alleen sulfide en nitraat ontvangt, maar ook enkele millimolen organische verbindingen (zoals acetaat en propionaat) per liter. Eén van de organismen die uit de denitrificatiestap werd geïsoleerd is de eerder genoemde *Thiosphaera pantotropha*. Dit organisme kan autotroof groeien op sulfide of waterstof als energiebron en zuurstof of nitraat als elektronenacceptor. Daarnaast kan de bacterie groeien op een scala van organische verbindingen, die ook tijdens mixotrofe groei op sulfide gebruikt kunnen worden.

Het bovenstaande demonstreert het belang van de sulfideoxyderende bacteriën in het in stand houden van de zwavelcyclus en onderstreept het nut van dit soort organismen in afvalwaterzuiveringen. Men moet bedenken dat sulfaat alleen zonder risico's in zee kan worden geloosd, omdat deze zeer rijk is aan sulfaat. Loost men echter sulfaat in zoetwater, dan kan dat tot ongewenste effecten leiden, omdat in de meeste (anaërobe) zoetwatersystemen de sulfideproductie beperkt wordt door sulfaat. Ongecontroleerde sulfaatlozing zou dan tot overmatige sulfideproductie kunnen leiden.

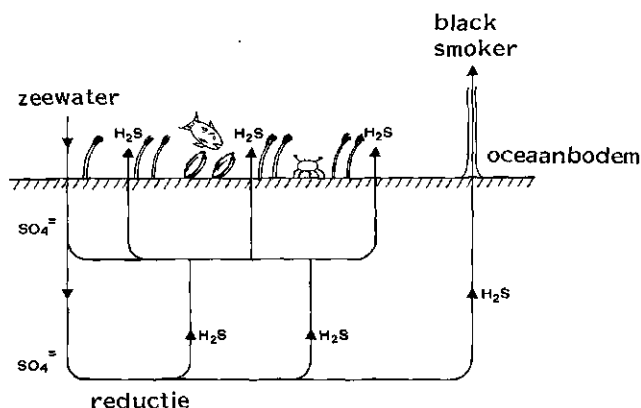
Hiervoor werd reeds opgemerkt dat in marine milieus door dissimilatorische sulfaatreductie (anaërobe mineralisatie) een aanzienlijke sulfideproductie optreedt. Dit is ook op mondiale schaal kwantitatief van belang voor de zwavelcyclus. In marine milieus kunnen sulfideoxyderende bacteriën een aanzienlijke hoeveelheid biomassa produceren en daarom ook van belang zijn in voedselketens. Zij kunnen met name aan het oppervlak van marine sedimenten tot voor het oog zichtbare bloei komen. Men kan daar ook direct waarnemen dat deze bacteriën weer als voedsel dienen voor nieuwe voedselketens. Men ziet onder andere protozoën die gevuld zijn met zwavelhoudende *Beggiatoa*-soorten. Aldus kan de energie die besloten ligt in het sulfide weer geretourneerd worden in voedselketens.

In alle gevallen die we tot nu toe hebben besproken, betreft de activiteit van de sulfideoxyderende bacteriën de reoxydatie van sulfide die direct of indirect afkomstig is uit de fotosynthese. Het gaat hier immers om

sulfide uit organische materialen, of sulfide dat is ontstaan uit sulfaat door reductie met elektronen afkomstig uit organisch materiaal. Dit is dus duidelijk een *secundaire* produktie van organisch materiaal, die te vergelijken is met de secundaire produktie in voedselketens, zoals dat is uiteengezet in de bijdrage van Beukema. Zelfs wanneer de organismen *autotroof* groeien, is er sprake van secundaire produktie, omdat alle elektronen nodig voor de  $\text{CO}_2$ -reductie in oorsprong afkomstig zijn van organisch materiaal dat in eerste instantie in de primaire produktie (c.q. fotosynthese) is ontstaan.

In enkele bijzondere gevallen is er wel degelijk sprake van primaire produktie, namelijk in (vulkanische) sulfide- of zwavelbronnen. In terrestrische milieus is de omvang daarvan betrekkelijk gering. Bekend zijn bijvoorbeeld hete zwavelbronnen in IJsland, Italië, Nieuw-Zeeland, en de Verenigde Staten (zoals Yellowstone Spring-Park, zie Brock, 1978). In deze zwavelbronnen komen veel types zwaveloxyderende bacteriën voor die, vanwege de extreme condities die er heersen (pH 1,5, 85 °C), meestal niet of nauwelijks dienen als voedsel voor hogere organismen. Een heel andere situatie treft men aan in pas zeer onlangs ontdekte vulkanische zwavelbronnen in de oceanen. In de Stille Oceaan bevinden zich namelijk honderden kilometers lange ruggen van onderzeese vulkanische activiteit, die te maken hebben met de verschuiving van de continenten ten opzichte van elkaar ('drifting continents'). Onder meer in de buurt van de Galapagos-eilanden (ten westen van Zuid-Amerika) heeft men uitgestrekte gebieden van deze vulkanische activiteit aangetroffen op 2-3 km diepte in de oceanen (Edmond & von Damm, 1983).

Met een speciaal daarvoor ontwikkeld onderzeebootje is men afgedaald tot deze diepte. In de absolute duisternis trof men daar een zeer rijk oecosysteem aan, waarvan men kon vaststellen dat het onmogelijk gevoed kan worden door fotosynthese (Cavanaugh et al., 1981). Het meest opvallend waren de velden van reuzewormen van ongeveer 2 meter lengte die recht op groeiden aan de rand van scheuren en gaten in de oceaانبodem, waaruit lauw water stroomde. Dit water bleek zeer rijk aan sulfide te zijn. Behalve wormen, trof men er reuzeschelpen en zelfs krabben en vissen aan. De vraag was op welke energiebron dit oecosysteem gebaseerd is. Het bleek dat sulfide de primaire produktie (koolzuurassimilatie) mogelijk maakte. Figuur 7 geeft een schematische weergave van de situatie. Door stol-



Figuur 7. Schematische weergave van de onderzeese sulfidebronnen. Door vulkanische activiteit wordt in een kilometers diepe basaltlaag sulfaat gereduceerd tot sulfide. Het sulfide wordt omhoog geperst en mengt zich met zeewater dat dan aan het oceaanooppervlak naar buiten treedt. Autotrofe sulfideoxydatie leidt tot primaire produktie waarop een compleet ecosysteem in het absolute donker kan functioneren. (Naar Cavanaugh et al., 1981)

lende (krimpde) lava op grote diepte (enkele kilometers) wordt zeewater naar binnen gezogen. De componenten van het zeewater worden door de basaltlaag bij hoge temperatuur ( $> 350\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) gereduceerd, waarbij onder andere sulfaat in sulfide wordt omgezet (voor details zie Edmond & von Damm, 1983). Het sulfiderijke water wordt omhoog geperst en ontmoet vlak onder de oceanbodem zeewater dat de hoger gelegen poreuze lavalaag is binnengedrongen. Het nu sulfiderijke zeewater wordt op sommige plaatsen weer omhoog gedrukt en komt dan boven de oceanbodem in contact met het aërobe zeewater. Snelheden van het uitstromende water liggen in de orde van enkele centimeters per seconde. De temperatuur is dan  $8\text{--}23\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Op andere plaatsen wordt het oververhitte zeewater rechtstreeks in de oceaan geperst. Er is daar dan sprake van een soort submarine geysers, die 'black smokers' worden genoemd, omdat ze enorme wolken van zwarte neerslagen in de zee produceren. Het water van de 'black smokers' heeft een temperatuur van  $350\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Dat geen stoom wordt gevormd komt omdat de druk op

2500 meter diepte 200 atmosfeer ( $\approx 20\,000$  kPa) is. Dit water bevat behalve sulfides ook vele gereduceerde metalen die rond de geyser neerslaan. Aldus wordt een schoorsteen gevormd van vele meters hoogte, waaruit de wolken van metaalsulfides en -hydroxydes te voorschijn komen. Direct om of op de 'smokers' treft men wegens de hoge temperatuur alleen thermofiel microbieel leven aan.

Uitvoerig onderzoek van vele groepen, onder andere door die van Jannasch van het Woods Hole Oceanographic Institution (Verenigde Staten) heeft thans aan het licht gebracht dat het oecosysteem rond sulfidebronnen met een lage temperatuur functioneert dank zij bacteriële autotrofe  $\text{CO}_2$ -fixatie ('chemosynthese'). In het water treft men grote hoeveelheden aërobe autotrofe sulfideoxyderende bacteriën aan, onder andere *Thiomicrospira* en de draadvormige *Beggiatoa*-soorten. *Thiomicrospira* werd geïsoleerd en in reïncultuur gebracht (Ruby & Jannasch, 1982). Dit is een obligaat chemolithoautotroof (specialist) die bijzonder goed gedijt in sulfiderijk water. Het organisme bleek ook bij 200 atmosfeer nog goed  $\text{CO}_2$  te fixeren. Men neemt aan dat deze bacteriën als voedsel dienen voor filterfeeders zoals de reuzemossels. Een raadsel was hoe de reuzewormen (*Riftia pachyptila*) leven, daar deze geen mondopening hebben en evenmin een darmkanaal. Onderzoek maakt aannemelijk dat deze organismen in symbiose leven met sulfideoxyderende bacteriën (Cavanaugh et al., 1981). In het lichaam van deze wormen treft men een sponsachtig weefsel (trofosoom) aan dat zeker 70 % van het totale volume beslaat. In de cellen ziet men duidelijke structuren die karakteristiek voor prokaryoten zijn. In het weefsel kan men ook typische bacteriecelwandcomponenten aantonen (zoals peptidoglycan). Het weefsel is goed doorbloed en wordt van zuurstof en sulfide voorzien via een soort kieuwen, die zich als grote rode pluimen aan de top van de wormen bevinden. Het hemoglobine in het bloed is ongevoelig voor sulfide en heeft een hoge affiniteit voor zuurstof. Men neemt aan dat de symbionten in het weefsel het aangevoerde sulfide en zuurstof gebruiken voor autotrofe  $\text{CO}_2$ -fixatie. Het definitieve bewijs is hiervoor nog niet gevonden, omdat de bacteriën nog niet in reïncultuur zijn gebracht. De aanwijzingen zijn sterk gezien de enzymanalyses van het trofosoomweefsel. Tabel 6 laat zien dat hoge concentraties van ribulosebifosfaatcarboxylase (RuBPCase) aanwezig zijn, evenals een aantal enzymen die nodig zijn voor sulfideoxydatie. De aanwezigheid van RuBPCase, dat uniek is voor de Calvin-

Tabel 6. Enzymen van de Calvincyclus en van het zwavelmetabolisme in marine dieren die in de sulfidezuurstof-grenslaag leven (activiteiten als micromolen per minuut per gram nat weefsel). (Naar Felbeck et al., 1981)

| Species en habitat                       | RuBPcase | Ru-5Pkinase | ATP-sulfurylase | APS-reductase | Rhodanese |
|------------------------------------------|----------|-------------|-----------------|---------------|-----------|
| Onderzeese sulfide bronnen               |          |             |                 |               |           |
| <i>Riftia pachyptila</i> (worm)          | 0,22     | 19,0        | 74,0            | 23,3          | 7,6       |
| <i>Riftia</i> sp. (worm)                 | 1,13     | -           | 133,0           | 30,1          | 5,2       |
| Rioolafvoer                              |          |             |                 |               |           |
| <i>Solemya panamensis</i> (tweekleppige) | 2,4      | 4,4         | 77,0            | 4,1           | 0,7       |

cyclus, en alleen in autotrofe (bacteriën en planten) voorkomt, is voorlopig het sterkste bewijs voor de rol van de symbiontische prokaryoten in het weefsel. Voor verdere details wordt verwezen naar de literatuur (Boss & Turner, 1980; Jannasch & Nelson, 1983; Fellbeck, 1981; Fellbeck et al., 1981; Arp & Childress, 1983; Cavanaugh, 1983).

Toen men eenmaal het concept van de symbiontische sulfideoxyderende bacteriën had geformuleerd, realiseerden enkele onderzoekers zich dat ook in normale marine sedimenten bepaalde mossels of andere schelpdieren voorkomen die niet of nauwelijks een darmsysteem bezitten en dat deze wellicht ook symbionten zouden kunnen bevatten. Dat is inmiddels bevestigd voor onder andere *Solemya* (tabel 6) (Cavanaugh, 1983).

De belangrijkste conclusie is dat sulfide een belangrijke rol speelt als drager van de thermische energie in onze aardbodem. Op deze wijze fungeert het als de bron voor primaire produktie van organisch materiaal, waardoor complete oecosystemen kunnen functioneren.

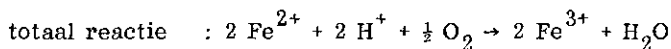
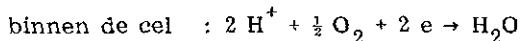
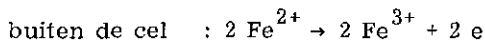
Een laatste activiteit van zwaveloxyderende activiteit die kort genoemd dient te worden is de rol van deze organismen bij corrosie. Door de pro-

duktie van zwavelzuur (tabel 5) kunnen deze organismen direct of indirect een rol spelen bij het (ontstaan van) corrosie. In zwavelhoudend cement of beton kan de produktie van zuur tot directe aantasting van de carbonaten leiden. Hierdoor kan niet alleen ernstige esthetische schade ontstaan (aantasting van monumenten), maar kunnen ook constructies op gevaarlijke wijze worden beschadigd. Indirect spelen de zwaveloxyderende bacteriën een rol bij metaalcorrosie, omdat ze door de produktie van zuur aantasting van metalen sterk kunnen bevorderen. Zo is bekend dat door de activiteit van *Thiobacillus ferrooxidans* in kolenschepen de scheepswand ernstig kan worden aangetast.

### IJZEROXYDERENDE BACTERIËN

Van de ijzeroxyderende bacteriën zijn de acidofiele *Thiobacillus*-soorten en *Sulfolobus* het best onderzocht. Research aan ijzeroxyderende bacteriën, die leven in neutraal milieu, wordt ernstig gehinderd door de snelle chemische oxydatie van ferro-ijzer. Dit maakt de interpretatie van al of niet chemolithotrofe groei moeilijk. Vast staat dat een aantal van deze soorten in ieder geval heterotroof kan groeien, waarbij grote hoeveelheden ijzerhydroxyde rond de cellen neerslaan. Of deze organismen energie winnen uit de reactie is onduidelijk. Tabel 7 geeft een aantal van deze organismen. Geochemisch in hun activiteit in ieder geval wel van belang omdat ze als 'kern' fungeren voor het neerslaan van ijzer.

In zuur milieu is ferro-ijzer in aanwezigheid van zuurstof stabiel. Onder deze condities kunnen zich acidofiele ijzeroxydeerders ontwikkelen. De bekendste vertegenwoordiger van dit type bacteriën is *Thiobacillus ferrooxidans*, een obligaat chemolithoautotroof die ferro- in ferri-ijzer kan omzetten en daaruit energie voor autotrofe groei kan betrekken. Men veronderstelt dat de oxydatie als volgt verloopt:



Ijzeroxydatie vindt vermoedelijk buiten de celmembraan plaats. Elektro-

Tabel 7. Enige ijzerbacteriën en hun habitats. (Naar Nealson, 1982)

|              |                                | pH voor groei |
|--------------|--------------------------------|---------------|
| I            | Zuurtolerante vormen           |               |
|              | <i>Thiobacillus</i>            | 2-4           |
|              | <i>Sulfolobus</i>              | 2-4           |
| II           | Neutrale pH-vormen             |               |
| Bacteriën in | <i>Sphaerotilus-Leptothrix</i> | 6-8           |
| 'schede'     | <i>Clonothrix</i>              | 6-8           |
| Knopvormen-  | <i>Hyphomicrobium</i>          | 6-8           |
| de bacteriën | <i>Pedomicrobium</i>           | 6-8           |
|              | <i>Gallionella</i>             | 6-8           |
|              | <i>Mycoplasma</i>              | 6-8           |
|              | <i>Metallogenium*</i>          | 6-8           |

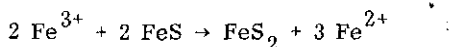
\*Status van genus onzeker; één zuurtolerante vorm bekend.

nen worden via de elektronentransportketen naar binnen gebracht en reageren intracellulair met zuurstof. Deze reactie is ook qua werkingsmechanisme erg interessant. De bacterie heeft een intracellulaire pH van ongeveer 6-6,5 terwijl buiten de cel een pH van 1,5-4,0 heerst. Er staat dus een permanente pH-gradiënt over de membraan die als 'proton motive force' voor ATP-synthese kan fungeren. Tijdens ATP-synthese worden waterstof-ionen naar binnen gebracht. Deze waterstof-ionen worden geneutraliseerd door de ijzeroxydatie waarbij, zoals uit deze reactievergelijking blijkt, juist protonen worden geconsumeerd. Aldus kan de pH in de cel constant blijven. Zoals de naam reeds aangeeft is *T. ferrooxidans* ook in staat zwavel te oxyderen. Deze oxydatie loopt via een normale ademhalingsketen, zoals aangegeven in figuur 2.

Het proces van ijzeroxydatie levert weinig energie en, gecombineerd met het feit dat ook dit organisme autotroof is, hoeft het niet te verbazen dat de celopbrengst per geoxydeerd ijzer of per geconsumeerde zuurstof zeer

laag is. Toch groeien deze organismen nog met specifieke groeisnelheden van 0,1 per uur (dit komt overeen met een verdubbelingstijd van 7 uur). Om deze snelheid te realiseren, zijn de oxydatiesnelheden van ijzer indrukwekkend hoog. Deze zuurstofconsumptiesnelheden liggen soms 10-20 maal zo hoog als voor normale heterotrofen.

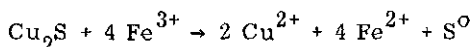
De ijzeroxyderende autotrofen kunnen vrijwel allen ook zwavelverbindingen oxyderen. Hun natuurlijke substraat is pyriet ( $\text{FeS}_2$ ), dat zeer overvloedig in de aardbodem voorkomt. Het komt veel voor in ertslagen. Het is vaak van vulkanische oorsprong of afkomstig van biologische sulfaatreductie. Vooral marine sedimenten zijn zeer rijk aan pyriet dat ontstaat door reacties van ferri-ionen met ijzersulfide:



Wanneer *T. ferrooxidans* pyriet oxydeert, verlopen de reacties als gegeven in tabel 8.

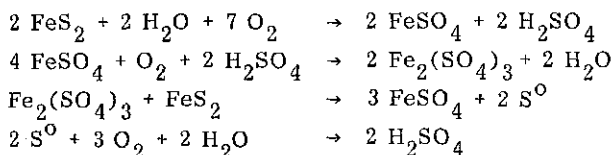
Men ziet dat in de totaalreactie ferri-ionen en zwavelzuur ontstaan. De pH kan hierdoor tot tegen de één dalen. Dit voorkomt dat ferro-ionen spontaan met zuurstof zullen gaan reageren. Pyriet wordt vervolgens chemisch (d.w.z. spontaan) door het ferri-ijzer geoxydeerd. Het hierbij gevormde zwavel wordt weer door *T. ferrooxidans* geoxydeerd. Er bestaat nog steeds geen sluitend bewijs dat de bacteriën ook zonder de tussenkomst van ferri-ionen het pyriet kunnen aantasten. In het natuurlijke milieu, waar we natuurlijk meestal met mengcultures te maken hebben, wordt de zwavel vaak ook geoxydeerd door een andere acidofiel, *Thiobacillus thiooxidans*. Dit organisme kan echter geen ijzer oxyderen.

Al vele eeuwen wordt van de pyrietoxyderende eigenschappen van *T. ferrooxidans* gebruik gemaakt voor het verbeteren van de kwaliteit van ijzer of voor het winnen van koper. Ijzer- en kopererts bestaat veelal uit sulfides van diverse samenstelling, die tijdens de groei van *T. ferrooxidans* geleidelijk aangetast worden. Het blijkt dat de ferri-ionen in staat zijn andere aanwezige sulfides in oplossing te brengen.



de ferro-ionen en de elementaire zwavel worden door de bacteriën weer te-

Tabel 8. Reacties van de pyrietoxydatie.



ruggeoxydeerd tot respectievelijk ferri-ionen en zwavelzuur. Zo gaat geleidelijk het kopersulfide preferentieel in oplossing en wordt het ijzerhoudende erts geleidelijk koperarm. In de oudheid had men al ontdekt dat men ijzererts in kwaliteit kon verbeteren door het in hopen te laten liggen voordat men het tot ijzer verwerkte. We weten nu dat door percolatie met regenwater en de daaropvolgende uitlogingsprocessen (in het Engels 'leaching' genoemd) het ijzererts zijn koper verloor, waardoor het in kwaliteit verbeterde.

Op industriële schaal wordt heden ten dage op deze wijze koper gewonnen uit sulfidische ertsen die te weinig koper bevatten om dit rendabel te winnen met normale metallurgische processen. In de Verenigde Staten wordt langs microbiële weg zeker 15 % van het totale koper gewonnen. Men percoleert daartoe grote kunstmatige hopen of velden van koperhoudende ertsen met water. Dit betreft vaak het (soms gemalen) 'uitschot' (of afval) van de normale koperwinning dat niet geschikt is voor normale koperwinning. De procesvloeistof wordt met behulp van wijdvertakte buizen netten over het gestorte afval gespreid en dan weer opgepompt. Als de vloeistof de ertsen passeert beginnen de bacteriën te groeien, nadat de pH door spontane oxydatie voldoende is gedaald, en geleidelijk aan gaat het koper in oplossing. De koperhoudende procesvloeistof wordt vervolgens in aanraking gebracht met ijzerschroot. Hierbij zal het koper zich, gezien de plaats waar het zich in de spanningsreeks der metalen bevindt, als metaal afzetten, terwijl het ijzer in oplossing gaat. De van koper ondane vloeistof wordt weer teruggepompt naar de hoop op het afvalveld. In bepaalde gevallen wordt het geheel belucht. Het is niet noodzakelijk de bacteriën te enten in deze materialen, aangezien van nature altijd reeds geringe populaties aanwezig zijn. In andere, analoge, processen wordt de

ferro-houdende oplossing bovengronds door de bacteriën tot ferri-ijzer geoxydeerd, waarna de oplossing ondergronds wordt gepompt, nadat deze met behulp van explosieven poreus is gemaakt. Men noemt dit proces 'remote leaching' (Kelly et al., 1979; Brierly, 1982).

Microbiële uitlogingsprocessen zijn vooral economisch aantrekkelijk voor ertsen met lage concentraties aan winbare metalen. Indien conventionele metallurgische technieken hierop zouden worden toegepast, zouden de hoge energie- en transportkosten in geen verhouding staan tot de toch al geringe opbrengst. Omdat bij microbiële uitloging noch een hittebehandeling, noch transport nodig is, kan de winning toch lucratief zijn. Een bijkomend voordeel boven tal van conventionele metallurgische technieken is de geringere en beter beheersbare milieuproblematiek. Het roosten van sulfidische ertsen is namelijk een belangrijke bron van zwavelemissies in de atmosfeer.

De uitlogingsoperaties worden vaak over uitgestrekte gebieden van vele vierkante kilometers uitgevoerd. Daarbij werkt men in gebieden die qua natuurlijke gesteldheid zodanig liggen dat het grondwater niet verontreinigd kan worden met het proceswater. Daarvoor zijn bepaalde valleien in bergachtig gebied bijvoorbeeld erg geschikt.

Voor de microbiële uitloging is het essentieel dat de ertsen niet te veel carbonaten of andere zuurneutraliserende gesteenten bevatten, omdat anders de lage pH, die essentieel is voor het bacteriële proces, niet gehandhaafd kan worden. Verder moet men er op toe zien dat voldoende nutriënten zoals stikstof en fosfaat voor de bacteriën beschikbaar zijn ten einde continue groei mogelijk te maken.

Een interessante andere toepassing van microbiële uitloging is de winning van uranium. Daarbij wordt via 'remote leaching' uranium gewonnen uit  $\text{UO}_2$ -houdende erts dat daarbij door de ferri-ionen tot het oplosbare  $\text{UO}_3^-$  wordt geoxydeerd.

De activiteit van *Thiobacillus ferrooxidans* kan ook leiden tot het ernstige milieuprobleem van zuur mijnwater ('acid mine drainage water') in de mijnbouw en verzuurd drainagewater uit steenkoolopslagplaatsen en steenkoolafvalbergen. Steenkool bevat namelijk naast ganggesteente vaak veel pyriet, dat met de conventionele kolenwastechniek uit de kool verwijderd is. De in de steenkool, ertsen of in de afvalbergen aanwezige pyriet zal, hetzij door drainage, hetzij door regenwater, bevochtigd kunnen worden.

Eerst zal een spontane chemische oxydatie optreden en de pH dalen. Op een bepaald moment wordt de pH bereikt (circa 4-5) die de altijd in dergelijke systemen aanwezige pyrietoxyderende microflora (met daarin o.a. *Thiobacillus ferrooxidans*) de gelegenheid geeft zich te ontwikkelen. De pH kan zelfs tot circa 1 dalen. Het water zal vervuild worden met de oxydatieprodukten van het pyriet: ferri-ijzer en zwavelzuur. Dit vervuilde water zal, indien geen adequate maatregelen genomen worden, vroeg of laat in het natuurlijke afwateringssysteem geraken. Dit kan dan een ongewenste vervuiling veroorzaken, niet alleen vanwege de lage pH, maar ook omdat het zure mijnwater in contact met water van neutrale pH een neerslag van basisch ferrisulfaat geeft (bijvoorbeeld jarosiet,  $K_2Fe(OH)(SO_4)_2$ ). Dit bruine neerslag kan tot verstopping van afvalwater- en drainagesystemen leiden en is zelfs bij neutrale pH schadelijk voor het aquatische leven. Het zure mijnwater bevat vaak ook nog metalen die van nature in sulfidische vorm naast en in het pyriet voorkomen, waardoor het milieuprobleem vergroot wordt. Bij Nederlandse en Duitse steenkool bestaat dit probleem niet, omdat deze van nature voldoende carbonaten bevat om het eventueel uit pyriet te vormen zuur te neutraliseren. Hierdoor komt de uitloging in feite nooit op gang, omdat de pH ongeschikt blijft voor de activiteit van *T. ferrooxidans*.

Toch kan men de eigenschap van *T. ferrooxidans* om op de pyriet uit kool te groeien ook weer uitbuiten voor een nuttig proces, namelijk de gedeeltelijke ontzwaveling van kool. Eén van de grote problemen bij de toekomstige toepassing van grote hoeveelheden steenkool als brandstof is de daaruit voortkomende luchtverontreiniging met zwaveldioxyde, die bijdraagt tot de beruchte zure regen. Zwavel komt in steenkool voor in twee vormen, namelijk als organische zwavel homogeen verdeeld in de kool, en als pyriet. Gemiddeld is de helft organische zwavel en de andere helft pyriet. Wanneer het pyriet in de vorm van grove kristallen in de kool aanwezig is, kan de al eerder genoemde reiniging, waarbij tevens ganggesteente verwijderd wordt, de zogenaamde kolenwassing toegepast worden. Deze zuivering, die op een dichtheidsscheiding neerkomt, verwijdert echter niet het fijn verdeelde pyriet in de kool. Pyriet in deze vorm is vaak in aanzienlijke concentraties in de kool aanwezig. Zoals hiervoor werd gemeld bevat kool naast pyriet bovendien zware metalen die bij verbranding in de vliegast terecht komen. Vliegastverwerking is een groot technisch

probleem, omdat men bang is dat de zware metalen daar vroeg of laat weer uit tevoorschijn kunnen komen.

Nu zijn de installaties om zwavel tijdens of na de verbranding te verwijderen zeer kostbaar en bovendien richten deze methodes zich alle op de verwijdering van zwavel en niet op de verwijdering van zware metalen. Eén van de alternatieven die nu bekeken wordt, is de reiniging vooraf van steenkool door microbiologische behandeling. Nu blijkt dat een aantal nieuwe kolenverbrandingsprocessen gebruik zal gaan maken van fijngemalen kool die wellicht als 'slurry' naar de plaats van bestemming zal worden gevoerd, dit is volgens het principe van een zand-water-mengsel zoals dat bij opspuiten van zand wordt gebruikt. Als de kool gemalen is tot deeltjes die kleiner zijn dan 0,1 mm, zijn vrijwel alle pyrietkristallen bereikbaar geworden voor bacteriën. De maakfijnheid komt goed overeen met die voor poederkoolverbruikende verbrandingsinstallaties. In de gecreëerde kolen-water-mengsels kan men nu de pyriet in oplossing brengen als sulfaat, terwijl ook de zware metalen in oplossing gaan. Na het proces, dat ongeveer 10-15 dagen duurt, wordt de kool gewassen en gefiltreerd. In vochtige toestand kan deze daarna gebruikt worden voor verbranding.

In een samenwerkingsproject van het Laboratorium voor microbiologie met de vakgroep Bioprocesstechnologie van de TH Delft en het Instituut voor Toegepaste Chemie van TNO verrichten wij op dit moment een onderzoek naar de haalbaarheid van een dergelijk proces (Huber et al., 1983, 1984; Kos et al., 1983; Doddema, 1983).

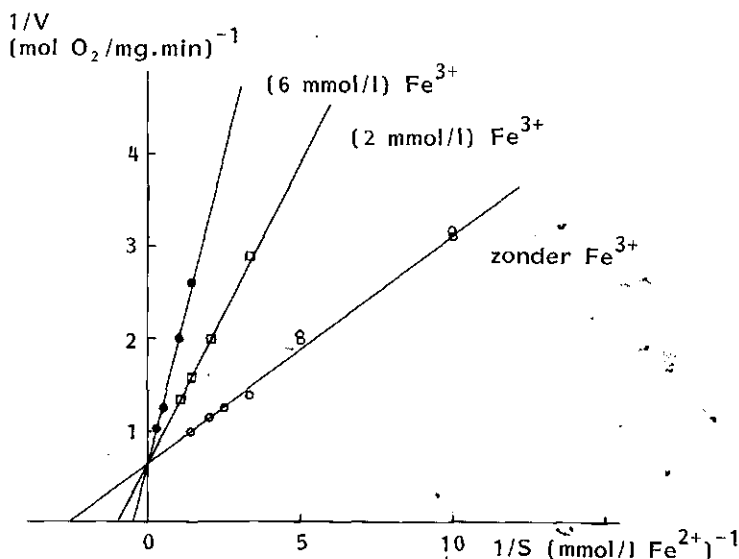
Voorlopig is de keuze gevallen op *Thiobacillus ferrooxidans*, hoewel ook alternatieven mogelijk zijn. Om een optimale groei te garanderen, wordt onder meer gekeken naar geschikte kweekcondities, optimale temperatuur etc. Hiervoor worden niet alleen reïncultures van *T. ferrooxidans* bestudeerd, maar ook de mengcultures zoals die in de praktijk van de kolenontzwaveling gebruikt zullen worden. De condities die optimaal zijn voor de groei van *T. ferrooxidans* staan samengevat in tabel 9. Daaruit blijkt dat men met een grote diversiteit van problemen rekening dient te houden, inclusief de mogelijke toxiciteit van metalen. *T. ferrooxidans* heeft een enorme tolerantie voor de meeste zware metalen zoals koper, die tot concentraties van 0,15 mol/l worden getolereerd, maar molybdaat en zilver zijn bijvoorbeeld wel toxisch. Uit het microbiologische onderzoek is nu ook gebleken dat de oxydatie van de ferro-ionen sterk geremd wordt door ferri-ionen

Tabel 9. Belangrijke parameters die de snelheid van pyrietafbraak in koolslurries door *Thiobacillus ferrooxidans* beïnvloeden.

|                           | Gebied                                                                                                                             | Optimum  |
|---------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------|
| Zuurgraad                 | 1-5                                                                                                                                | 2        |
| Slurriedichtheid          | 5-20 %                                                                                                                             | 20 %     |
| Deeltjesgrootte           |                                                                                                                                    | < 100 µm |
| Aanwezigheid heterotrofen | Bespoedigt afbraak.                                                                                                                |          |
| Zware metalen             | Tolerantie sterk variabel, molybdaat is toxisch bij lage concentratie, koper wordt verdragen tot concentraties van 0,15 mol/liter. |          |
| Temperatuur               | 30-35 °C                                                                                                                           |          |
| pO <sub>2</sub>           | > 10 % Luchtverzadiging                                                                                                            |          |
| pCO <sub>2</sub>          | Verhoogde concentratie bevordert proces                                                                                            |          |
| Nutriënten                | Toevoegen van fosfaat (en soms ammonium) is noodzakelijk en afhankelijk van de gebruikte kool die zelf reeds nutriënten bevat.     |          |

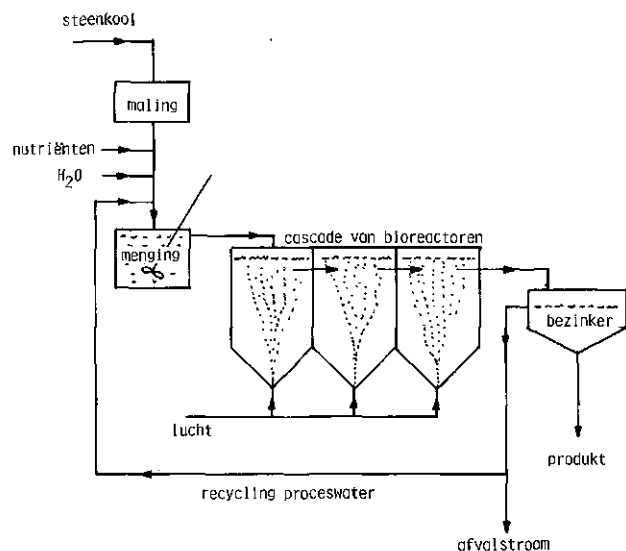
(figuur 8). Dat is van groot belang omdat de concentraties daarvan in de kool inderdaad remmende niveau's zullen bereiken. Bij het beoogde hergebruik van het proceswater zullen deze concentraties dus steeds verder stijgen. Als de ferri-ionenconcentratie en de zuurgraad een bepaald niveau hebben bereikt, zal het proceswater met kalkmelk worden geneutraliseerd. Hierbij slaan ferrihydroxyde en calciumsulfaat (gips) neer en de zware metalen zullen coprecipiteren. Het is dus wenselijk deze metalen van te voren uit het proceswater te verwijderen. Dit is op het moment in studie.

Het totale reinigingsproces zoals dat door Huber et al. (1984) is ontwor-



Figuur 8. Remming van de ferro-ionenoxydatie door ferri-ionen in intacte cellen van *Thiobacillus ferrooxidans*. (Naar ongepubliceerd werk van Schmedding et al.) Snelheid van de ferro-ionenoxydatie ( $V$ , gemeten als zuurstofopname) als functie van de concentratie van de ferro-ionen ( $S$ ), in aanwezigheid van remmende concentraties ferri-ionen. In de grafiek is een zogenaamde Lineweaver-Burk-plot gebruikt. Door het uitzetten van de reciproke waarden van de bovengenoemde parameters  $V$  en  $S$  verkrijgt men dan een lineair verband, waaruit men de remming direct kan aflezen. Er is hier sprake van competitieve remming van de ferro-ionenoxydatie door de ferri-ionen, omdat men door verhogen van de ferro-ionenconcentratie de remming door ferri-ionen weer te niet kan doen.

pen, staat weergegeven in figuur 9. Kool wordt na het vernalen in een aantal enorme tanks gevoerd. Aangezien het proces goedkoper wordt met toenemende schaal, is de ontwikkeling er op gericht om minimaal een miljoen ton kolen per jaar te verwerken. Gegeven het feit dat het proces minimaal 10 dagen duurt, is het totale oppervlak van de tanks zelfs bij 10 meter diepte toch nog zeker dat van een voetbalveld. In feite zijn de tanks lange goten van 5 meter breed met een doorsnede zoals die is getekend in figuur 9. De inhoud van de tanks worden door het aëratiesysteem tevens



Figuur 9. Het totale proces voor ontzwaveling van steenkool.

geroerd. Als de kool is uitgeloozd, wordt deze ontwaterd, gewassen, vervolgens weer ontwaterd. Een gedeelte van het proceswater wordt direct teruggevoerd, en een kwart wordt geneutraliseerd en dan weer teruggevoerd. Ruwe berekeningen laten zien dat de ontzwaveling in een installatie van  $10^6$  ton/jaar ongeveer f 20 per ton gaan kosten, hetgeen concurrerend zou kunnen zijn met alternatieven zoals rookgasontzwaveling (circa f 40 per ton).

Het is belangrijk te onderstrepen dat bij dit proces geen organisch gebonden zwavel uit de kool wordt verwijderd. De grote hinderpaal is dat de organische zwavel niet zoals het pyriet in kristalletjes van minimaal enkele micrometers voorkomt, maar volledig homogeen in de kolenmatrix aanwezig is. Hierdoor kan men de organische zwavel door malen van de kool onvoldoende bereikbaar maken voor aantasting door bacteriën.

In de tot nu toe besproken processen is *T. ferrooxidans* het verantwoordelijke micro-organisme. Een nadeel van dit organisme is het lage temperatuuroptimum (30–35 °C) en de relatief geringe snelheid van oxydatie. In een aantal praktijksituaties van de koperwinning kan de temperatuur tot boven de 50 °C oplopen door het vrijkomen van de warmte bij de bacterië-

le oxydatie. Datzelfde kan ook gebeuren in de steenkoolsuspensies, wanneer het pyrietgehalte boven de 1 % stijgt. Men wil de recentelijk ontdekte thermofiele *Thiobacillus*-soorten gebruiken. Wil men het proces nog sneller laten verlopen en heeft men goedkope warmte beschikbaar (bijvoorbeeld koelwater), dan kan men de temperatuur van het proces nog verder verhogen (60-70 °C) en gaan uitlogen met behulp van *Sulfolobus*-soorten die ook pyriet kunnen oxyderen. Het voordeel is dat men dan de grootte van de reactor kan terugbrengen, wat kostenverlagend werkt. Voorwaarde is dus wel dat men het proces goedkoop kan opwarmen.

Een vraag die zich meer en meer opdringt is in hoeverre men door 'genetic engineering' stammen van *Thiobacillus* of andere soorten zou kunnen verbeteren. Van belang zou onder meer kunnen zijn de tolerantie voor zware metalen, zoals die in bepaalde ertsen voorkomen, te verbeteren. Een bijzondere moeilijkheid hierbij is dat *T. ferrooxidans* bijzonder lastig te muteren is en erg langzaam groeit op agarplaten, en bovendien niet op organische verbindingen, waardoor selectie praktisch zeer lastig is. Pogingen hiertoe worden in diverse laboratoria ondernomen en de toekomst zal moeten leren of dit succes zal hebben.

## METHYLOTROFEN

In een uiteenzetting over energie mag een korte uiteenzetting over de relatie tussen methylotrofen en chemotrofen niet ontbreken. De overeenkomst qua fysiologie tussen beide typen van organismen werd reeds genoemd. De parallel gaat nog verder, omdat vele methaanoxyderende bacteriën ook  $\text{NH}_4^+$  tot nitriet kunnen oxyderen, zij het dat daarvoor relatief hoge concentraties nodig zijn en de snelheid gering is. Omgekeerd kunnen ammoniumoxyderende bacteriën ook met een geringe snelheid methaan oxyderen. De organismen verkrijgen uit deze bijreactie (coöxydatie) vermoedelijk geen energie. Methaanoxyderende bacteriën spelen in de natuur evenzeer een cruciale rol in de koolstofcyclus als de chemolithotrofen in bijvoorbeeld de zwavel- of de stikstofcyclus. De verbreiding van deze organismen is groot, en hun oecologische niche moet men zoeken in het gebied waar de overgang van aëroob naar anaëroob plaatsvindt en waar het eindprodukt van de methanogenese (zie bijdrage van Vogels) zuurstof ontmoet. Gezien de lage  $\text{NH}_4^+$ -oxyderende activiteit van de methaanoxyderende bac-

teriën, speelt deze activiteit in de natuur waarschijnlijk geen rol. Behalve bacteriën kunnen ook een aantal eukaryoten, namelijk schimmels (vooral gisten), methanol oxyderen. Dit is met name van belang omdat in terrestrische milieus bij afbraak van houtachtige materialen door hydrolyse van de methoxygroepen ( $\text{CH}_3\text{-O-}$ ) methanol kan ontstaan.

Toch is de  $\text{NH}_4^+$ -oxyderende activiteit niet alleen van academisch belang. Wanneer namelijk methaanoxyderende bacteriën voor industriële doeleinden op grote schaal en in hoge concentraties worden gekweekt, kunnen zich voor het organisme toxische nitrietconcentraties ophopen. Men dient dit soort organismen dan ook bij lage  $\text{NH}_4^+$ -concentratie op te kweken om dit te voorkomen. De industriële belangstelling voor methylotrofen heeft zich aanvankelijk vooral geconcentreerd op het maken van biomassa die rijk is aan bacterieel eiwit en geschikt is voor de dierlijke voeding. Dit produkt staat bekend als 'single cell protein'. Met de stijgende prijs op de wereldmarkt van plantaardig eiwit (bijvoorbeeld uit sojabonen) leek de produktie hiervan op methaan (aardgas) concurrerend te kunnen worden gemaakt. Dit is echter door de sterk gestegen prijzen van methaan (of methanol) nu vrijwel van de baan, en voorzover bekend bestaat er maar één producent die op het moment op grote schaal bacterieel eiwit uit methanol op de markt brengt als veevoeder.

Het kweken van methaanoxyderende bacteriën op methaan is technisch moeilijker gebleken dan het kweken van methanoloxyderende bacteriën. Daarom wordt thans methaan chemisch tot methanol geoxydeerd en daarna als substraat gebruikt. Op het eerste gezicht lijkt een dergelijk proces oneconomisch omdat de energie die vrijkomt bij de methaanoxydatie op deze wijze verloren gaat. Het blijkt echter dat bij de methaanoxydatie door bacteriën deze eerste stap óók verloren gaat, en zelfs reducerend vermogen kost. Voor de oxydatie van methaan is namelijk een 'mixed function' oxygenase nodig, waarbij methaan samen met reducerende equivalenten direct met moleculaire zuurstof reageert, zonder tussenkomst van de elektronentransportketen, waardoor de oxydatie-energie afkomstig uit methaan niet benut kan worden. In de praktijk blijkt dan ook dat de celopbrengst per mol methaan ongeveer gelijk is aan die op methanol.

## WATERSTOF- EN KOOLMONOXYDE-OXYDERENDE BACTERIËN

Zoals reeds in tabel 3 werd aangegeven bestaat er een grote diversiteit van waterstofoxyderende bacteriën, variërend van aëroob tot strikt anaëroob. De tot nu toe beschreven aërobe en denitrificerende waterstofoxyderende bacteriën gebruiken vrijwel alle de Calvin-cyclus voor  $\text{CO}_2$ -fixatie. De route in autotroof groeiende waterstofoxyderende sulfaatreducerende bacteriën is nog niet definitief opgehelderd. In de methaanproducerende autotroof *Methanobacterium thermoautotrophicum* is de route evenmin in detail opgehelderd, maar vast staat dat deze route specifiek is voor methaanproduceerders, en via  $\text{C}_1$ -intermediairen verloopt.

De aërobe, of facultatief aërobe, waterstofoxyderende bacteriën bestrijken een groot aantal geslachten en soorten. Voorbeelden zijn *Alcaligenes eutrophus* en *Paracoccus denitrificans*, die beide zowel  $\text{O}_2$  als  $\text{NO}_3^-$  kunnen gebruiken voor de oxydatie van waterstof, vele *Pseudomonas*-soorten, *Xantobacter autotrophicus*, *Nocardia opaca* en *Pseudomonas carboxidovorans*, die naast  $\text{H}_2$  ook  $\text{CO}$  kunnen gebruiken als energiebron. Het vermogen tot waterstofoxydatie is zeer wijd verspreid. Pas zeer onlangs zijn er aanwijzingen verkregen dat er zelfs obligaat chemolithoautotrofe waterstofoxydeerders zijn. Maar de meeste zijn facultatief chemolithoautotroof of chemolithoheterotroof. Waterstof is een zeer veel voorkomend eindproduct van de anaërobe fermentatie van suikers, en waterstofoxydeerders treft men dan ook wederom aan in de grenslaag van aëroob en anaëroob. Interessant is dat een aantal autotrofe waterstofoxyderende bacteriën kunnen groeien op koolmonoxyde. De energie die vrijkomt bij oxydatie van deze verbinding is vergelijkbaar met die van de waterstofoxydatie.

Waterstofoxyderende bacteriën spelen zeer vaak een rol in futuristische beschouwingen. Als men fotolytisch water kan hydrolyseren (hetzij via een voltaïsch chemisch proces, hetzij biochemisch, zie de bijdrage van Slater), dan zou men over knalgas beschikken dat door de 'knalgasbacteriën' kan worden gebruikt. Een uitvoerig onderzochte mogelijkheid is het kweken van knalgasbacteriën in ruimtevaarttoestellen voor de voeding van astronauten. Men zou dan op bovengenoemde wijze waterstof kunnen produceren en vervolgens 'single cell protein' kunnen kweken. In de praktijk blijkt echter dat bacterieel celmateriaal niet erg geschikt is voor de menselijke consumptie, met name door het hoge gehalte aan nucleïnezuren.

De koolmonoxydebacteriën spelen mogelijk een belangrijke rol bij de verwijdering van koolmonoxyde uit onze atmosfeer. Zij worden collectief als carboxydebacteriën aangeduid. Hun substraat, koolmonoxyde, is afkomstig van onvolledige verbrandingsprocessen (uitlaatgassen) maar ook van de atmosferische oxydatie van methaan (Vogels, 1979). Zowel voor deze organismen als ook voor de waterstofoxyderende bacteriën geldt dat de tot nu toe bekende stammen een onvoldoende oxydatiesnelheid bezitten om bij de in de atmosfeer gemeten concentraties van  $H_2$  en CO de verdwijning van deze gasen te kunnen verklaren (Conrad, 1984).

## CONCLUSIES

De bacteriën die in staat zijn energie te verkrijgen uit de oxydatie van anorganische verbindingen spelen een essentiële rol in de kringloop der elementen. Mondiaal worden bijvoorbeeld tonnen ammonium en zwavelwaterstof omgezet. Omdat vele van deze chemolithotrofe organismen ook autotroof zijn, treedt tijdens deze oxydatie koolzuurassimilatie op, resulterende in de produktie van biomassa. Deze biomassa kan dienen als voedsel in voedselketens ('secundaire produktie'). Een bijzonder geval is de primaire produktie van biomassa door sulfideoxyderende microben in onderzeese zwavelbronnen. Op deze produktie blijken complete oecosystemen in het absolute donker te kunnen functioneren.

De economisch belangrijke aspecten van chemolithotrofe bacteriën zijn zeer divers. Ammonium- en nitrietoxyderende bacteriën spelen enerzijds een schadelijke rol in de landbouw omdat ze nitraat produceren, dat dan verloren kan gaan door denitrificatie. Anderzijds zijn de nitrificerende microben essentieel bij de verwijdering van ammonium uit afvalwater, omdat daar het proces van nitrificatie/denitrificatie juist gewenst is om ammonium in stikstofgas te kunnen omzetten. De rol in detoxificatie van het giftige sulfide ( $H_2S$ ) van de sulfideoxyderende bacteriën is in afvalwaterzuiveringsinstallaties zeker net zo belangrijk als in het milieu. Problematisch is dat deze organismen vaak zwavelzuur produceren, waardoor milieuverontreiniging, en ook corrosie, kan optreden.

De economisch belangrijke activiteiten van pyrietoxyderende bacteriën zijn eveneens zeer verschillend. Aan de ene kant zijn deze organismen verantwoordelijk voor het ontstaan van het zeer schadelijke zure mijnwa-

ter. Aan de andere kant levert de toepassing van deze organismen bij de koperwinning belangrijke energiebesparingen op. Een toekomstige toepassing van hetzelfde principe zou tot een economisch aantrekkelijke voorreiniging van zwavelhoudende steenkool kunnen leiden.

In vrijwel alle toepassingen van chemolithotrofe bacteriën hebben we niet te maken met reïncultures van deze bacteriën doch met complexe oecosystemen waarvan deze organismen een essentieel deel uitmaken.

Fundamentele kennis nodig voor de toepassing moet zich dan ook niet alleen uitstrekken tot de biochemie en fysiologie van deze bacteriën, maar ook tot hun oecologie in min of meer complexe microbenpopulaties.

#### WOORD VAN DANK

De auteur dankt dr.ir. P. Bos voor zijn kritisch commentaar.

#### LITERATUUR

- Arp, A.G. & J.J. Childress, 1983. Sulfide binding by the blood of the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila*. *Science* 219: 295-297.
- Bock, E., H. Sundermeyer-Klinger & E. Steckbrandt, 1983. New facultative lithoautotrophic nitrite-oxidizing bacteria. *Archives of Microbiology* 136: 281-284.
- Boss, K.J. & R.D. Turne, 1980. The giant white clam from the Galapagos Rift *Calymene magnifica* species novum. *Malacologia* 20: 161-194.
- \*Brierly, C.L., 1982. Microbiological mining. *Scientific American* 247: 44-51.
- Brock, T.D., 1978. Thermophilic micro-organisms and life at high temperatures. Springer, New York.
- Cavanaugh, C.M., 1983. Symbiotic chemotrophic bacteria in marine invertebrates from sulfide-rich habitats. *Nature* 302: 58-61.
- Cavanaugh, C.M., L. Gardiner, M.L. Jones, H.W. Jannasch & J.B. Waterbury, 1981. Procaryotic cells in the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* Jones: possible chemoautotrophic symbionts. *Science* 213: 340-341.
- Conrad, R., 1984. Capacity of aerobic microorganisms to utilize and grow on atmospheric trace gases ( $H_2$ , CO,  $CH_4$ ). In: M.J. Klug & C.A. Reddy (Eds): *Current Perspective in Microbial Ecology*, American Society of

- Microbiology. Washington D.C. p. 461-467.
- Delwiche, C.C. & G.E. Likens, 1977. Biological response to fossil fuel combustion products. In: W. Stumm (Ed.): Global chemical cycles and their alteration by man. Dahlem Konferenzen, Berlin. p. 73-88.
- Doddema, H.J., 1983. Partial microbial oxidation of pyrite in coal followed by oil agglomeration. In: G. Rossi & A.E. Torma (Eds): Recent progress in biohydrometallurgy. Associazione Mineraria Sarda, Iglesias, Italië. p. 467-478.
- Edmond, J.M. & K. von Damm, 1983. Hot spring on the ocean floor. Scientific American 248: 70-85.
- Felbeck, H., 1981. Chemoautotrophic potentials of the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* (Vestimentifera). Science 213: 336-338.
- Felbeck, H., J.J. Childress & G.N. Somero, 1981. Calvin-Benson cycle and sulfide oxidation enzymes in animals from sulfide-rich habitats. Nature 293: 291-293.
- Gottschal, J.C. & J.G. Kuenen, 1980. Selective enrichment of facultatively chemolithotrophic thiobacilli and related organisms in the chemostat. FEMS Microbiology Letters 7: 241-247.
- \*Huber, T.F., N.W.F. Kossen, P. Bos & J.G. Kuenen, 1983. Modelling design and scale up of a reactor for microbial desulphurization of coal. In: G. Rossi & A.E. Torma (Eds): Recent progress in biohydrometallurgy. Mineraria Sarda, Iglesias, Italië. p. 279-289.
- Huber, T.F., N.W.F. Kossen, P. Bos & J.G. Kuenen, 1984. Design and scale up of a reactor for microbial desulphurization of coal: a regime analysis. In: R.A. v.d. Meer et al. (Eds): Innovations in biotechnology. Progress in industrial microbiology, Vol. 20, Elsevier, Amsterdam. p. 179-189.
- \*Kelly, D.P., 1971. Autotrophy: concepts of lithotrophic bacteria and their organic metabolism. Annual Reviews in Microbiology, 25: 177-210.
- \*Kelly, D.P., P.R. Norris & C.L. Brierly, 1979. Microbiological methods for the extraction and recovery of metals. In: Bull, Ellwood & Ratledge (Eds): Microbial recovery. Cambridge University Press, Cambridge. p. 263-308.
- Kos, C.H., W. Bijleveld, T. Grotenhuis, P. Bos, J.G. Kuenen & R.P.E. Poorter, 1983. Composition of mineral salts medium for microbial desulphurization of coal. In: G. Rossi & A.E. Torma (Eds): Recent progress

- in biohydrometallurgy. *Mineraria Sarda, Iglesias, Italië*. p. 479-490.
- Kuenen, J.G., 1975. Colourless sulfur bacteria and their role in the sulfur cycle. *Plant Soil* 43: 49-76.
- \*Kuenen, J.G., 1980. 'Recycling' door micro-organismen. In: H. Veldkamp (red.): *Oecologie van micro-organismen*. Biologische Raad Reeks, Pudoc, Wageningen. p. 51-85.
- \*Kuenen, J.G. & R.F. Beudeker, 1982. Microbiology of thiobacilli and other sulphur-oxidizing autotrophs, mixotrophs and heterotrophs. *Philosophical Transactions Royal Society London* 298: 473-497.
- Lyalikova, N.N., 1974. *Stibiobacter senarmontii* - A new antimony-oxidizing microorganism. *Mikrobiologiya* 43: 941-948.
- \*Jannasch, H.W. & D.C. Nelson. Recent progress in the microbiology of hydrothermal vents. In: C.A. Reddy & M.J. Klug (Eds): *Current perspectives in microbial ecology*, American Society of Microbiology. Washington D.C. p. 170-176.
- \*Nealson, K.H., 1982. Microbiological oxidation and reduction of iron. In: H.D. Holland & M. Schidlowski (Eds): *Mineral deposits and the evolution of the biosphere*, Springer Verlag, Berlin. p. 51-65.
- \*Nealson, K.H., 1983. The microbial manganese cycle. In: W. Krumbein (Ed.): *Microbial geochemistry*. Blackwell Scientific Publ. Oxford. p. 159-221.
- Ruby, E.G. & H.W. Jannasch, 1982. Physiological characteristics of *Thiomicrospira* sp. isolated from deep sea hydrothermal vents. *Journal of Bacteriology* 149: 161-165.
- Schlegel, H.G., 1981. *Allgemeine Mikrobiologie*. 5<sup>e</sup> ed. Thieme Verlag, Stuttgart, New York. p. 227-240.
- Thauer, R.K., K. Jungermann & K. Decker, 1977. Energy conservation in chemotrophic anaerobic bacteria. *Bacteriological Reviews* 41: 100-180.
- Vogels, G.D., 1979. The global cycle of methane. *Antonie van Leeuwenhoek* 45: 347-352.
- Whittenbury, R. & D.P. Kelly, 1977. Autotrophy: a conceptual phoenix. In: B.A. Haddock & W.A. Hamilton (Eds): *Microbial energetics*. University Press, Cambridge. p. 121-149.
- Winogradski, S., 1888. Contribution à la morphologie et à la physiologie des sulfobactéries. In: *Microbiologie du Sol, oeuvres complètes*. Masson et Cie, Paris. p. 83-126 (1949).

\*Woldendorp, J.W., 1980. Micro-organismen in de bodem en hun relatie tot planten. In: H. Veldkamp (red.): Oecologie van micro-organismen. Biologische Raad Reeks. Pudoc, Wageningen. p. 107-138.

---

\* Met een ster aangegeven referenties worden als eerste voor verdere studie aanbevolen.

# Bio-energie uit organisch afval

*G.D. Vogels*

## INLEIDING

In eerdere hoofdstukken is de vorming van plantaardige verbindingen bij de fotosynthese aan de orde geweest. De gevormde biomassa blijft niet onbeperkt bestaan, maar wordt via de voedselketens uiteindelijk weer ge-oxydeerd tot koolzuur en water.

De reacties waarbij het plantaardige materiaal in de fotosynthese wordt vastgelegd zijn uiterst complex, maar zij laten zich wel beschrijven als eenduidige en in één organisme te lokaliseren energie- en koolstofbronnen.

Aan de afbraak van het plantaardig materiaal neemt een zeer groot aantal heterotrofe organismen deel. In de meeste gevallen vindt de afbraak bovendien stapsgewijs plaats, waarbij meerdere groepen van organismen betrokken zijn, die elk een deel van het proces uitvoeren,

Men kan drie afbraakroutes onderscheiden:

(1) De geblokkeerde route, waarbij organisch materiaal na een gedeeltelijke afbraak, die meestal in afwezigheid van zuurstof verloopt, uiteindelijk als fossiel materiaal opgeslagen wordt. Beukema heeft er in zijn bijdrage op gewezen dat slechts een zeer kleine fractie van het organisch materiaal aldus aan het hergebruik onttrokken wordt. De conclusie die hieruit getrokken moet worden, is dat vrijwel al het plantaardige materiaal afgebroken wordt.

(2) Dierlijke voedselketen. De herbivoren eten plantaardig materiaal; een gedeelte van het voedsel wordt als organisch materiaal in het lichaam van het dier opgeslagen en dient eventueel als voedsel voor de carnivoren. In het spijsverteringskanaal van al deze dieren wordt het voedsel tijdelijk in een nat milieu gestapeld en anaërobe micro-organismen voeren daar samen met de spijsverteringsenzymen een afbraakproces uit. De gastheer neemt

afbraakprodukten van deze microbiële stofwisseling tot zich. Deze vormen het voedsel van het dier, de rest is afval en wordt als uitwerpselen uitgescheiden.

(3) Directe microbiële afbraak. Afgestorven plantaardig materiaal wordt door schimmels, ééncellige eukaryoten en bacteriën omgezet. Daarbij moet een belangrijk onderscheid gemaakt worden tussen het aërobe en het anaërobe proces.

Bij de drie routes is sprake van een tijdelijke produktie van afval in de vorm van fossiel materiaal, dierlijke uitwerpselen of dood plantaardig materiaal. Maar dit afval is in principe slechts een fase in het volledige afbraakproces en in het natuurlijke systeem verdient het de naam 'afval' niet.

Anders wordt het wanneer de mens en vooral de samenlevende mens gaat ingrijpen in het natuurlijk systeem. De afvalstoffen die dan ontstaan, leveren problemen door:

- opeenhoping van de eigen uitwerpselen en die van de dieren die hij fokt,
- teelt van planten, waarvan hij slechts een gering gedeelte benut voor de directe consumptie of voor de bereiding van kleding, gebruiksvoorwerpen, genotmiddelen of biochemicalïën,
- produktie van materialen, zoals plastics en andere organische componenten, uit fossiele grondstoffen.

De afvalstoffen zijn hinderlijk door hun volume en vereisen een vervoer via de natte weg van de rioolsystemen en oppervlaktewateren dan wel via de droge weg naar het land, de stortplaatsen en verbrandingsovens.

Het afvalmateriaal is slechts gedeeltelijk afgebroken en vormt het voedsel voor ongedierte en micro-organismen. Deze veroorzaken rotting en stank, en zijn een mogelijke bron voor infectieziekten. De afbraak van de afvalstoffen dient door de mens verzorgd te worden. Naast zijn verdere afbreekbaarheid is organisch afval gekenmerkt door een negatieve economische waarde. De negatieve economische waarde komt onder meer tot uitdrukking in de vorm van zuiveringslasten, reinigingsrechten en andere belastingen die we betalen voor de verwijdering van het afval.

Hierbij moet wel aangetekend worden dat:

- wat bij ons tuin- en plantsoenafval is, in Tanzania als sprokkelhout een relatief hoge economische waarde vertegenwoordigt en de energiebehoefte voor 96 % dekt,

Tabel 1. Organisch vast afval van Nederland in 1975.

|                                   | Miljoen ton<br>per jaar |
|-----------------------------------|-------------------------|
| rundveemest                       | 33,3                    |
| varkensmest                       | 11,2                    |
| kippenmest                        | 1,3                     |
| organisch huishoudelijk afval     | 1                       |
| organisch materiaal in afvalwater | 2                       |

- wat bij ons een mestprobleem geeft, in India als de brandstof fungeert voor de bereiding van de dagelijkse maaltijd.

Hergebruik van organisch afval voor energiedoelinden moet daarom in relatie met de plaatselijke economie bezien worden. De omvang van het afvalprobleem in Nederland is in tabel 1 kort samengevat.

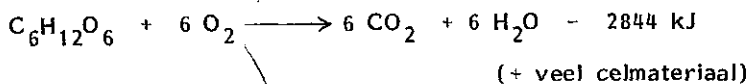
#### WAARDEVOLLE PRODUKTEN UIT ORGANISCH AFVAL

Organisch afval bevat nog een gedeelte van de structurele elementen van het plantaardige uitgangsmateriaal en in de meeste gevallen een zeer aanzienlijk gedeelte van de energie die bij de fotosynthese vastgelegd is. Hergebruik van de structurele elementen van het afval vindt plaats bij gebruik van oud papier, kleding en dergelijke.

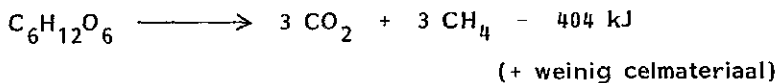
Beoogt men de afbraak van het organisch materiaal of het gebruik van de energie-inhoud van het afval, dan kan men het materiaal verbranden of omzetten door middel van een microbieel proces. Afhankelijk van het feit of bij de afbraak al dan niet zuurstof gebruikt wordt spreken we over een aëroob of anaëroob proces (figuur 1).

In het aërobe proces wordt het organisch materiaal omgezet in  $\text{CO}_2$  en water. Deze produkten zijn niet interessant voor verder gebruikt door de mens en de opgeslagen energie gaat grotendeels als warmte verloren, waarbij een klein gedeelte door de afbrekende organismen benut wordt om zich te vermenigvuldigen. Deze organismen kunnen op hun beurt, als gevolg

aëroob



anaëroob



Figuur 1. Aërobe en anaërobe afbraak.

van deze groei, een afvalprobleem geven als overtollig slib dat ontstaat bij aërobe afbraakprocessen.

Veel meer perspectieven biedt in het algemeen het anaërobe proces. Het anaërobe proces is in de evolutie het oudste (zuurstof is pas laat ontstaan!) en is ook momenteel nog, gemeten naar de omvang van de koolstofstroom, vergelijkbaar met het aërobe systeem. Het anaërobe proces is het natuurlijke proces van de spijsverteringsstelsels van de dieren en het is zeer belangrijk in het verloop van de afbraak in organisch zwaar belaste oppervlaktewateren, sedimenten, toendra's en moerassen. Bij de anaërobe afbraak ontstaan uit de polymeren van het organisch materiaal allereerst de monomeren, die op hun beurt de substraten vormen voor de gistingprocessen, waarbij zuren en alcoholen gevormd worden. In het spijsverteringskanaal van de dieren worden deze tussenprodukten van de anaërobe afbraak via de darm- of penswand weggevangen. Maar ook elders in de natuur hopen zich de zure en alcoholische eindprodukten van de anaërobe gistingen vrijwel niet of slechts zeer tijdelijk op. Zij worden namelijk omgezet in azijnzuur en waterstof, die op hun beurt de substraten vormen van de methaanbacteriën (figuur 2).

De gecombineerde werking van de gistende en methaanvormende bacteriën resulteert in een volledige afbraak van het organische materiaal tot methaan en  $\text{CO}_2$  (Vogels, 1983). De methaanvormende bacteriën spelen hierbij een zeer wezenlijke rol. De natuurlijke neiging van het anaërobe systeem tot verzuring wordt tegengegaan door de omzetting van het - bij de gisting gevormde - relatief sterke zuur, azijnzuur, in het zwak zure  $\text{CO}_2$ , en  $\text{CH}_4$ : de methaanbacteriën vervullen aldus een bufferende werking.



de fotosynthese in het plantaardig materiaal opgeslagen werd, wordt voor meer dan 85 % teruggevonden in dit produkt van de anaërobe afbraak. Het methaan heeft bovendien een hoge energetische waarde (55 kJ/g) in vergelijking met bijvoorbeeld ethanol (30 kJ/g). Methaan is een gas en is daardoor gemakkelijk te winnen, terwijl miljoenen kilometers pijpleidingen zijn ingericht op het transport van het gas. Het is verder een bekend produkt in de vorm van aardgas, direct bruikbaar als verwarmings- en stookbron, toepasbaar voor de verlichting en geschikt voor het gebruik als brandstof voor auto's. Momenteel zijn zo'n 400 000 auto's aangepast voor het gebruik van methaan. De vorming van biogas (methaan gemengd met  $\text{CO}_2$ ) en het gebruik ervan als brandstof gaan niet gepaard met een belasting van het milieu, omdat hierbij recente produkten van de fotosynthese als  $\text{CO}_2$  naar de atmosfeer teruggevoerd worden en weer beschikbaar komen voor de koolstofkringloop. In feite wordt hierbij de kringloop enigszins versneld, waarbij een netto verhoging van het  $\text{CO}_2$ -gehalte van de atmosfeer optreedt.

#### TOEPASSING VAN HET ANAËROBE AFBRAAKPROCES

De procesopzet van het anaërobe afbraakproces wordt bepaald door de doelstelling, de te gebruiken grondstoffen en het microbiologische systeem.

De doelstelling van de toepassing is in het algemeen zeer duidelijk:

- de afbraak van afvalmaterialen; een zuiveringsproces,
- de produktie van biogas als energiebron, of
- (meestal) de combinatie van beide.

Bij de aanpassing van de anaërobe procesopzet aan de grondstoffen speelt de toegankelijkheid van het af te breken materiaal een belangrijke rol. Terwijl opgeloste stoffen gemakkelijk toegankelijk zijn voor de microbiële afbraak, is gesuspenderd of vast afval, waarin polymeren, en met name ligninehoudende celbestanddelen, aanwezig zijn, moeilijker toegankelijk. Voor de afbraak van dergelijke componenten zal dan ook meer tijd vereist zijn en wordt een andere procesopzet vereist.

De grondstoffen kunnen op vrij arbitraire wijze in vier categorieën ondergebracht worden op grond van de verhouding van de hoeveelheden aanwezig water, opgeloste stof, gesuspenderd materiaal en vast materiaal, te weten rioolwater, industrieel afvalwater, waterig vast afval en vast af-

val. De samenstelling van de eerste twee grondstoffen is in tabel 2 weergegeven. Bij rioolwater hebben we te maken met een verdunde oplossing, die relatief weinig organisch materiaal en winbare energie bevat. Industrieel afvalwater bevat in het algemeen aanzienlijk meer organisch materiaal.

Voor de zuivering van rioolwater kan men kiezen uit twee mogelijkheden: het aërobe en anaërobe proces (figuur 1).

Het aërobe proces wordt op dit moment op zeer grote schaal in Nederland toegepast in de vorm van sijnpelbedden, actief-slib-installaties of andere beluchtingssystemen, die ten doel hebben de voor het proces noodzakelijke zuurstof aan te voeren. Het organisch materiaal wordt door de zuiverende micro-organismen benut voor de groei en de produktie van overtollige slib. Het aërobe proces kan snel verlopen, hetgeen een positief effect heeft op de benodigde ruimte.

Het anaërobe proces biedt op zijn beurt enkele markante voordelen. De kostbare, energievereisende beluchting is niet nodig en er wordt zelfs een energierijk produkt verkregen in de vorm van methaan. Door de geringe celgroei is het slibprobleem beduidend geringer en behoeven anorganische groeistoffen slechts in geringe mate aanwezig te zijn in het rioolwater. Bovendien is het anaërobe microbiële systeem een stabiel systeem, dat onbelast bewaard kan worden, op een start/stop basis gebruikt kan worden zonder enten en onder anaërobe omstandigheden niet wegroet of door bijvoorbeeld insecten aangetast wordt. Dit alles is met name van groot belang voor campagnebedrijven, die het systeem slechts enkele maanden per jaar nodig hebben. Een aëroob systeem zal bij onbelast bewaren anaëroob wegroeten.

Tabel 2. Samenstelling afvalwater.

|                             | Rioolwater | Industrieel<br>afvalwater |
|-----------------------------|------------|---------------------------|
| water (l)                   | 1          | 1                         |
| opgeloste stof (g)          | 0,2        | 3                         |
| gesuspendeerd materiaal (g) | 0,2        | 0,3                       |

De keuze tussen het aërobe en het anaërobe systeem is bij verdund afvalwater, zoals rioolwater, tot dusver ten gunste van het aërobe systeem uitgevallen, vooral omdat de ontwikkeling van het anaërobe systeem pas in de laatste jaren goed op gang gekomen is met name door het werk van Lettinga et al. (1980).

Bij industrieel afvalwater, dat een aanzienlijk grotere hoeveelheid opgelost materiaal bevat dan rioolwater, valt de keuze al gauw uit ten gunste van het anaërobe proces. De kosten voor het geforceerd beluchten bij het aërobe proces nemen aanzienlijk toe, terwijl de mogelijke baten van het anaërobe proces in de vorm van biogas daar in toenemende mate tegenover staan.

Een derde categorie grondstoffen wordt gevormd door waterig vast afval met vaste-stofgehaltes van enkele tientallen grammen per liter. Als voorbeelden kunnen genoemd worden drijfmest, het slib van aërobe zuiveringsinstallaties en afval verkregen bij de papierbereiding en bij de verwerking van aardappelen, suikerbieten, vruchten, druiven, rubberlatex enz.

De keuzen die bij de verwerking van dit afvalmateriaal gemaakt worden, zijn divers en betreffen een structuurbehoudend hergebruik na drogen, gebruik als veevoeder, verbranding, stort met of zonder compostering, anaërobe bezinking en uitrotting in septic-tanks en anaërobe afbraak met biogasvorming.

Deze laatste mogelijkheid wordt uitgebreid en met veel succes gebruikt voor de uitrotting en stabilisatie van het uit micro-organismen bestaand slib dat verkregen wordt bij de aërobe zuivering. Het slib wordt 20 à 25 dagen bij 30-35 °C anaëroob vergist en het hierbij gevormde biogas voorziet veelal ruimschoots in de energiebehoefte van het zuiveringsbedrijf. Voor de biogasbereiding uit andere soorten waterig vast afval wordt op dit moment onderzoek verricht bij de industrie en TNO en aan de Landbouwschool te Wageningen en de Universiteit van Nijmegen. Voor een efficiënte toepassing van dit proces met moeilijk toegankelijk materiaal zal een anaërobe ontsluiting van dat materiaal vereist zijn.

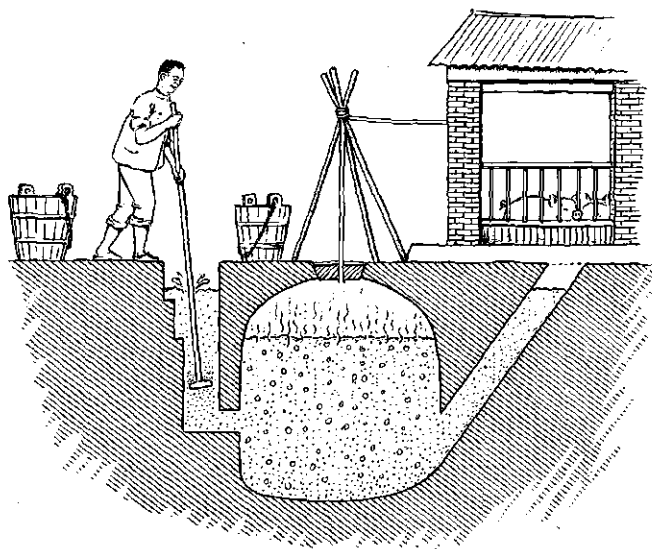
De laatste categorie grondstoffen betreft het vaste organische afval. Hierbij moet gedacht worden aan mest, oogst- en maaiafval en huishoudelijk afval. Dit materiaal kan men storten op het land, al dan niet composteren bij de vuilstort, verbranden, dan wel gebruiken voor de biogasberei-

ding. Voor dit laatste proces treft men op dit moment aanzienlijke verschillen aan tussen de situaties in China, India, Korea en Nederland (tabel 3), waarbij aangetekend kan worden dat de 25 grootste Nederlandse gistingstanks een totale inhoud van 4600 m<sup>3</sup> hebben. De hoeveelheid biogas die bij het proces gewonnen wordt, levert een wezenlijke bijdrage in de energiebehoefte van de plattelandsbevolking in China en India. Daarenboven zijn er belangrijke hygiënische voordelen verbonden aan het ter plaatse afbreken van het afval van mens en dier, omdat op deze wijze de verspreiding van ziektekiemen tegengegaan wordt. De uitgerotte massa die uit de biogasinstallaties verkregen wordt, kan zeer goed voor de bemesting van het land gebruikt worden, maar wordt ook gebruikt als voer voor karpers. Berekeningen hebben geleerd dat de mest van de 220 miljoen koeien en buffels van India in principe de helft van de energiebehoefte op het platteland kan dekken en 30 % besparing kan geven op de kunstmest rekening. Figuur 3 geeft een tekening van een Chinese biogasinstallatie die gevoed wordt met de afval van mens en dier. Het Chinese succes is gelegen in de eenvoud in de bouw van de gistingstanks, de toepassing van adequate en goedkope materialen en het geduld bij het afbraakproces.

Bij de evaluatie van de mogelijke biogaswinning uit huisvuil moet opgemerkt worden, dat dit materiaal toch al verzameld wordt. De geschatte mogelijke opbrengsten aan methaan bedragen 280 m<sup>3</sup> per ton droog afval. Gaswinning uit vuilstorten vindt reeds op verschillende plaatsen plaats en voor een goede produktie blijken met name het watergehalte, de stortdichtheid en de temperatuur in de stort van groot belang te zijn. Het onder-

Tabel 3. Biogas uit mest.

|           | Aantal installaties | $\frac{\text{m}^3 \text{ gas per dag}}{\text{m}^3 \text{ reactor}}$ |
|-----------|---------------------|---------------------------------------------------------------------|
| China     | 7 000 000 (1978)    | 0,15-0,20                                                           |
| India     | 80 000 (1979)       | 0,2-0,5                                                             |
| Korea     | 30 000 (1977)       |                                                                     |
| Nederland | 25 (1983)           | 0,7                                                                 |



Figuur 3. Chinese installatie voor de vorming van biogas uit menselijk en dierlijk afval.

zoek in deze sector staat echter pas in de kinderschoenen.

De nu behandelde stoffen hebben een negatieve economische waarde. Een gedeelte van het onderzoek richt zich momenteel ook op biogaswinning uit materialen die hiervoor speciaal gekweekt worden; men spreekt dan over 'energy-farming' (zie de bijdrage van Boeringa) of, in het geval van zeeplanten, over 'ocean-farming' of marinecultuur. De aandacht van het onderzoek gaat hierbij vooral uit naar de kweek en het gebruik van cyanobacteriën (o.a. *Spirulina maxima*, Samson & LeDuy, 1982), algen en waterplanten, zoals waterhyacint (*Eichornia crassipes*) en zeewieren (*Macrocystis pyrifera* en *Gracilaria tikvahiae*) en naar de biovergassing van houtsoorten, zoals populier, plataan en els. Een belangrijk voordeel van de marinecultuur kan gelegen zijn in het feit dat hierbij geen beslag gelegd wordt op het landbouwareaal voor de voedselproductie. Het onderzoek op dit gebied bevindt zich echter nog in een beginfase, waarbij de bemesting van de marinecultuur - eventueel met nitraat en fosfaat uit diepe oceanlagen - en de verankering van het biomateriaal tegen de invloed van stormen nog zeer veel studie zullen vereisen (zie de bijdrage van Beukema).

Bij het onderzoek naar de biovergassing van houtsoorten valt het op, dat hoge opbrengsten aan methaan ( $320 \text{ m}^3 \text{ CH}_4$  per ton vaste stof voor populier- en plataansoorten) gerapporteerd worden voor houtsoorten die circa 25 % lignine bevatten (Jerger et al., 1982). Hieruit is mogelijk af te leiden dat een anaërobe afbraak van het ligninecomplex met andere celwandpolymeren mogelijk is.

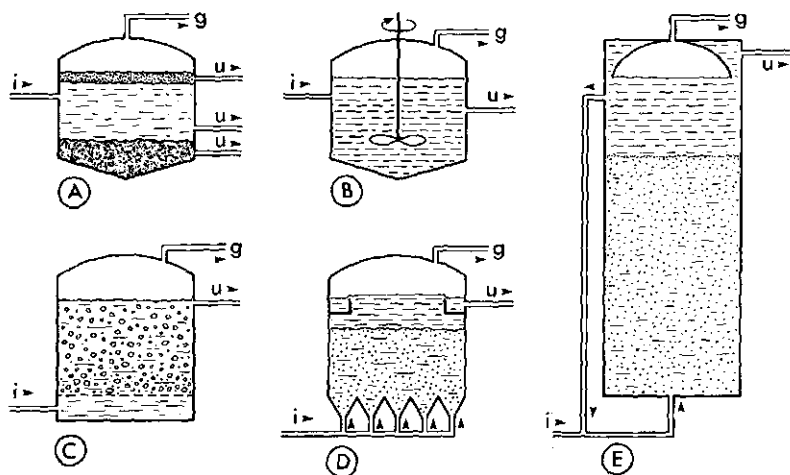
## HET MICROBIOLOGISCHE SYSTEEM

Voor een goede opzet van het anaërobe afbraakproces is een goede kennis van de bij het proces betrokken micro-organismen en van de biochemie van het proces van belang. Dit is een les die te leren valt uit elk microbiologisch proces dat tot dusver in toepassing is gebracht. Het is echter opvallend, hoe weinig er bekend is over de identiteit en eigenschappen van de micro-organismen die in het toegepaste anaërobe afbraakproces deelnemen aan de omzetting van de zuren en de vorming van methaan. Deze processen worden uitgevoerd door een combinatie van  $\text{H}_2$ -vormende en  $\text{H}_2$ -gebruikende micro-organismen; aan de noodzakelijk innige interacties tussen deze organismen is tot dusver slechts terloops aandacht besteed. De procesvoering geschiedt microbiologisch gezien op een 'op-hoop-van-zegen'-basis.

Voor een goede procesvoering moet het leefklimaat van de micro-organismen geoptimaliseerd worden om de groei en biologische activiteit te bevorderen. Bovendien moeten de noodzakelijke interacties tussen de micro-organismen onderling en tussen de micro-organismen en hun omgeving bevorderd worden om aldus een dichte, zeer actieve populatie te krijgen. Daarenboven is een grondige kennis van de biochemie van het proces vereist om dit te kunnen sturen, om te voorspellen welke groeistoffen beperkend zouden kunnen zijn en om remmingen te onderkennen en op te heffen. Toepassing van deze microbiologische en biochemische kennis zal leiden tot verbetering van de werking en stabiliteit van het gistend systeem en tot verhoging van de dichtheid en biologische activiteit van de daarbij betrokken biomassa.

## PROCESOPZET

Het anaërobe afbraakproces moet plaatsvinden in afwezigheid van zuurstof. Hiertoe is een gasdicht afgesloten reactieruimte vereist, die het ook mogelijk maakt om het gevormde biogas te winnen (figuur 4). De inhoud van een dergelijk systeem kan ongemengd blijven, maar dan kan de vorming van drijflagen en sedimenten het proces vertragen en verstoren. Door menging van het reactiemengsel kunnen deze problemen ondervangen worden. Anderzijds hebben menging van het reactorvat en de meestal daarmee gekoppelde continue voeding en doorstroming van het systeem als gevolg, dat een verlies van de actieve biomassa in de uitstroom van het systeem optreedt. Voor een goede procesvoering is het noodzakelijk de actieve biomassa in de reactor te houden. Hiervoor kan gebruik gemaakt worden van een natuurlijke eigenschap van vele micro-organismen, te weten van hun vermogen om zich aan oppervlakten te hechten. Dit geldt met name ook voor methaانبacteriën. Voorbeelden hiervan zijn methaانبacteriën die zich al hechtend in de natuur handhaven op de gesteenten waarlangs

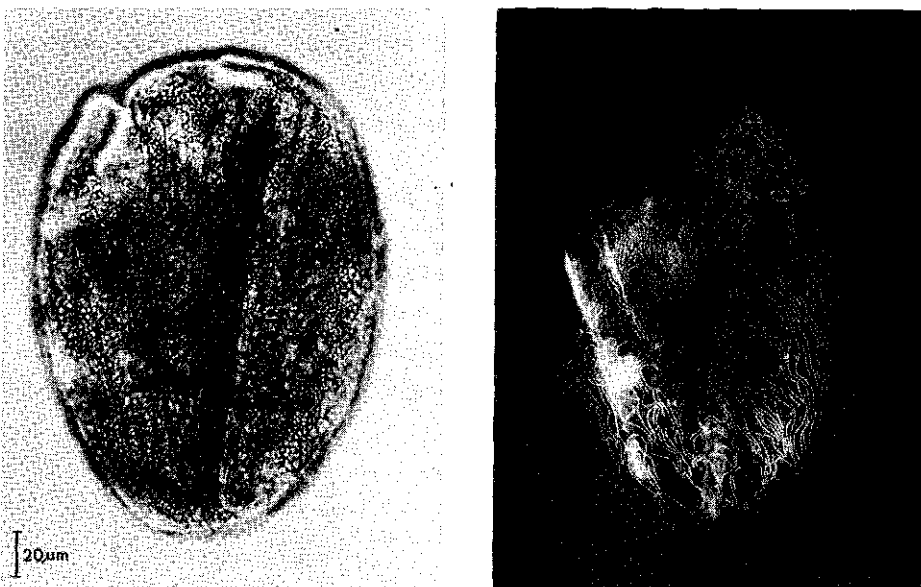


Figuur 4. Principes van enkele biogas-reactoren. A en B: Biogas-reactoren zonder en met menging. C: Anaëroob filterbed. D: Anaëroobe slibdekenreactor. E: Wervelbed-reactor met gesuspendeerd zand als drager van de biomassa. i: Inlaat. u: Uitlaat. g: Gasafvoer.

kokend geyserswater stroomt en op het oppervlak van  $H_2$ -vormende protozoën in de pens (figuur 5).

Van dit hechttingsvermogen van micro-organismen kan men bij de anaërobe zuivering van afvalwater gebruik maken door een hechttingsmateriaal aan te bieden. Hiertoe lenen zich onder andere zand, stenen, steenkool, plastics, harsen, poreus aluminium en actieve kool. Men past de materialen toe als een filterbed, waardoorheen de vloeistof op- of neerwaarts stroomt, of men houdt het materiaal in suspensie door een opwaartse stroom van afvalwater (figuur 4). Dit laatste principe wordt toegepast bij het door Gist/Brocades ontwikkelde anaërobe zuiveringsproces voor het industriële afvalwater van het bedrijf in Delft (Heijnen, 1983). De bacteriën bevinden zich daarbij als een 50  $\mu m$  dikke laag op zandkorreltjes van 0,2 tot 2 mm, in een wervelbedreactor.

Ook kan men helemaal geen drager toepassen en zich verlaten op het vermogen van de anaërobe micro-organismen om in opstomend water vlok-



Figuur 5. Hechting van methaanbacteriën aan de protozoën in de pens van een herkauwer. De methaanbacteriën zijn op de rechterfoto als ketens zichtbaar. Zij zijn zichtbaar gemaakt op grond van de karakteristieke autofluorescentie van deze organismen.

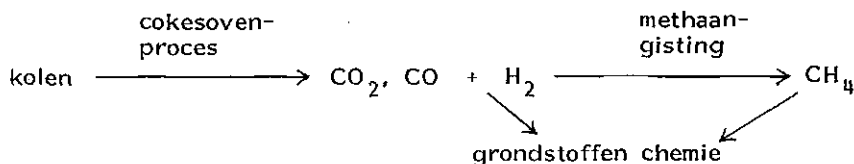
jes en korrels te vormen en zich aldus in een oecosysteem te handhaven. Dit wordt toegepast bij de reactoren met een opwaarts doorstromende anaërobe slibdeken (UASB, upflow anaerobic sludge blanket), die door Lettinga et al. (1980) en de CSM ontwikkeld zijn. Al meer dan 20 van dit type reactoren met inhoud van 100 tot 5000 m<sup>3</sup> zijn momenteel commercieel in gebruik voor de anaërobe afbraak van verzuurd industrieel afvalwater.

## PERSPECTIEVEN

Het succes dat in Nederland bereikt is bij de anaërobe afbraak van industrieel afvalwater vormt een stimulans om verder te gaan met de toepassing van het anaërobe proces voor de zuivering van rioolwater en de biovergassing van vast afval. Het anaërobe afbraaksysteem leent zich ook voor bepaalde toepassingen in een opbouwende zin. Naast biogas zijn er namelijk andere interessante produkten met het methaangistingssysteem te maken. Twee voorbeelden volgen hier.

Methaanbacteriën zijn erg rijk aan B<sub>12</sub>-verbindingen (Pol, 1983). In het verleden heeft men de winning van deze, als vitamine zo belangrijke, verbindingen uit anaërobe modder reeds toegepast. Zo beschreven Szontagh et al. (1972) de bereiding van B<sub>12</sub>-verbindingen met methaanbacteriën die gekweekt werden op methanol; hij verkreeg 10 mg B<sub>12</sub>-verbindingen per liter medium. In de Sovjetunie worden deze stoffen op industriële schaal met behulp van daartoe gekweekte methaanbacteriën verkregen. De biomassa die bij het anaërobe afbraakproces gewonnen wordt, kan voor hetzelfde doel gebruikt worden.

Een tweede voorbeeld is de vorming van grondstoffen voor de chemische industrie. In de toekomst zal aardolie opraken. Dit zal niet alleen een probleem geven rond de energievoorziening, doch ook rond de grondstoffen voor de chemische industrie. Daarbij zal de vraag ontstaan naar alternatieve koolstofverbindingen voor de chemische syntheses. Ook aardgas is slechts in beperkte mate voorradig en daarom zal gebruik gemaakt moeten worden van steenkool. Dit materiaal is te vergassen. Met behulp van methaanbacteriën zijn de vergassingsprodukten om te zetten in methaan (figuur 6). De hierbij bedoelde reacties zijn reeds door Fischer et al. (1930) beschreven met als achtergrond de mogelijke ontgifting van lichtgas door omzetting van CO in CH<sub>4</sub> met methaanbacteriën. Recente onderzoeken



Figuur 6. Toepassing methaangisting bij de synthese van grondstoffen voor de chemische industrie.

hebben aangetoond dat bij mesofiele (30-40 °C) temperaturen omzettingssnelheden van 4 l gas per 1 liter cultuur per uur bereikt worden en bij 60 °C zelfs 10 l per liter cultuur. Omdat we sinds kort de beschikking hebben over methaanbacteriën die bij nog hogere temperaturen groeien en die zeer snel (met een delingstijd van slechts 26 minuten) kunnen groeien, is het de moeite waard om ook deze mogelijke toepassing van de methaangisting verder te onderzoeken.

#### LITERATUUR

- Fischer, F., R. Lieske & K. Winzer, 1931. Biologische Gasreaktionen. I Die Umsetzungen der Kohlenoxyds. Biochemische Zeitschrift 245: 2-12.
- \*Heijnen, J.J., 1983. Toepassing van geïmmobiliseerde microorganismen in de afvalwaterzuivering. H<sub>2</sub>O 16: 266-269.
- Jerger, D.E., D.A. Dolenc & D.P. Chynoweth, 1982. Bioconversion of woody biomass as a renewable source of energy. Fourth Symposium on Biotechnology in energy production and conservation. Gatlinburg, Ten.
- \*Lettinga, G., A.F.M. van Velsen, S.W. Hobma, W. de Zeeuw & A. Klapwijk, 1980. Use of the upflow sludge blanket (USB) reactor concept for biological wastewater treatment, especially for anaerobic treatment. Biotechnology and Bioengineering 22: 699-734.
- Pol, A., 1983. Corrinoids and other coenzymes of methanogenic bacteria. Proefschrift. Katholieke Universiteit Nijmegen.
- Samson, R. & A. LeDuy, 1982. Biogas production from anaerobic digestion of Spirulina maxima algal biomass. Biotechnology and Bioengineering 24: 1919-1924.

- Szontagh, T., E. Simonovits & B. Johan, 1972. Vitamin B<sub>12</sub> producing fermentations with a mixed bacterium population of sewage sludge origin II. Anaerobic vitamin B<sub>12</sub> producing fermentation in elastic fermentors. *Acta Microbiologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 19: 87-96.
- \*Vogels, G.D., 1979. The cycle of methane, *Antonie van Leeuwenhoek Journal of Microbiology* 45: 347-352.
- Vogels, G.D., 1983. Methaangisting. Laatste stap in de biologische afbraak. *Natuur en Techniek* 51: 822-857.

---

\* Met een ster aangegeven referenties worden als eerste voor verdere studie aanbevolen.

# Energiegewassen in Nederland

R. Boeringa

## INLEIDING

Er is en wordt heel wat afgeschreven over 'energy-farming', de teelt van gewassen voor energiedoeleinden. Niet alleen internationaal - denk aan de produktie van alcohol uit suikerriet in Brazilië en die uit tarwe na het graanembargo van de Verenigde Staten tegen Rusland - maar ook nationaal. Opeenvolgende Ministers van Landbouw en Visserij stelden zich in kamerdebatten kritisch op: 'uit een oogpunt van landbeslag kan 'energy farming' voor ons land slechts van beperkte betekenis zijn', 'de procesgang van de winning van alcohol vraagt ongeveer evenveel energie als er aan alcohol wordt gewonnen', 'intensieve houtteelt met snelgroeïende boomsoorten in korte omlopen biedt mogelijk perspectief' (laatstgenoemde uitspraak zonder cijfermatige onderbouwing). Dergelijke standpunten hebben de discussie eerder aangewakkerd dan doen verstommen en de duidelijkheid over de perspectieven van energiegewassen in ons land niet vergroot. Daarom heeft de NRLO (Nationale Raad voor Landbouwkundig Onderzoek) getracht de zaken eens kwantitatief op een rijtje te zetten (Anoniem, 1982).

Van verbreding van het onderwerp tot het buitenland, en met name de derde wereld, is doelbewust afgezien. Een dergelijke opzet vergt namelijk een aparte inleiding met een benadering per land of regio, waarin thema's als 'rijke landen versus arme', 'rijke boeren versus arme boeren en landlozen', 'dichtbevolkte gebieden versus dunbevolkte', 'high input teelten versus low input teelten met aangepaste technologie', 'voedselgewas versus energiegewas' met daaraan gekoppeld het thema 'agroforestry' (de combinatie van landbouw en bosbouw). Alleen de thema's die relevant zijn voor de Nederlandse situatie worden behandeld.

# MOGELIJKE ENERGIEGEWASSEN

## *Teelttechnische merites*

In tabel 1 wordt een overzicht gegeven van gewassen die voor 'energy-farming' in aanmerking komen. Maïs is niet in het onderzoek betrokken. De maïskorrels, waaruit alcohol gewonnen kan worden, rijpen in ons klimaat moeilijk af; dit kan worden ondervangen door de verbouw van vroegere rassen, maar dat gaat ten koste van de produktie. Gebruik van het volledige gewas voor bijvoorbeeld verbranding is door het hoge vochtgehalte niet aantrekkelijk. Ter vermijding van misverstanden wordt erop gewezen dat het bij houtteelt niet gaat om conventionele bosbouw, maar om snelbosbouw met korte omlopen (oogst na circa 5 jaar in plaats van tientallen jaren) en om griendcultures met een oogst om de twee jaar.

Naast de produktie die thans in de praktijk wordt gehaald of mogelijk wordt geacht, wordt ook de potentiële produktie genoemd, dat wil zeggen

Tabel 1. Mogelijke energiegewassen en de huidige en potentiële produkties.

| Gewas                                     | Oogstbaar (ton d.s./ha) |            |
|-------------------------------------------|-------------------------|------------|
|                                           | huidig                  | potentieel |
| Suikerrijk : aardpeer                     | <14*                    | >20*       |
| suikerbieten                              | 11                      | 13         |
| Zetmeelrijk : fabrieksaardappelen         | 10                      | 19         |
| tarwe                                     | 9*                      | 13*        |
| Olierijk : koolzaad                       | 8*                      | 11*        |
| Celluloserijk : hennep                    | 10                      | 15         |
| hout                                      | 10                      | 15-20      |
| riet                                      | <10                     | 15         |
| Groene massa : gras (vers, kuil,<br>hooi) | 10-14                   | 12-16      |

\*Inclusief stro.

de opbrengst onder optimale praktijkomstandigheden met hoogproductieve rassen en geoptimaliseerde teelttechniek. Bij dit laatste is uitgegaan van berekeningen aan hypothetische fysiek-biologische groei modellen en van proefveldonderzoek. De ervaring leert dat bij teelt onder optimale praktijkomstandigheden het produktieniveau waarschijnlijk op zo'n 80 % van dat op proefvelden zal komen te liggen.

De hoogte van de produktie wordt door allerlei factoren bepaald. Bijvoorbeeld de snelheid waarmee het gewas het veld bedekt, de teeltduur, de samenstelling van het gewas (het rendement van de omzetting van fotosyntheseprodukt, d.i. glucose, in eiwit, vet en hogere koolhydraten als disacchariden, zetmeel en cellulose bedraagt respectievelijk 40, 33 en 80 %).

Het blijkt dat vele gewassen potentieel een opbrengst van 15 à 20 ton droge stof (d.s.) per hectare en zelfs méér kunnen bereiken. Dit betekent soms een verdubbeling ten opzichte van de huidige produktie. Hierbij is géén rekening gehouden met de mogelijkheid om door genetische manipulatie van het fotosyntheseproces zelf de produktie nog verder te verhogen, omdat hier vooralsnog geen zicht is op praktische toepassingen.

#### *Het energierendement van de teelten*

Het energierendement van een teelt is te omschrijven als de energetische waarde van het geteelde produkt gedeeld door die van de ingezette fossiele energie, met andere woorden de verhouding tussen energieopbrengst en energieverbruik. Bij het energieverbruik blijft de ingestraalde zonne-energie als niet-eindige en gratis energiebron buiten beschouwing. Menselijke arbeid en dierlijke trekkracht spelen in ons land nauwelijks een rol; hun aandeel in het energieverbruik is kleiner dan 1 % en daarom te verwaarlozen. Ook het aandeel van kernenergie is te verwaarlozen.

Het energieverbruik kan worden onderscheiden in directe energie - trekkerolie, elektriciteit en dergelijke - en indirecte energie, namelijk de energie die is geïnvesteerd in bouw/produktie (en onderhoud) van machines, gebouwen, kunstmest en bestrijdingsmiddelen. Meestal wordt in energieanalyses de energie-investering in machines wel en die in gebouwen niet meegerekend. Gebouwen worden namelijk over zo'n lange periode afgeschreven dat de jaarlijkse energetische kostenpost te verwaarlozen is; dit geldt eveneens voor investeringen in de grond in de vorm van aanleg drai-

nage, profielverbetering door diepploegen en dergelijke.

Van sommige teelten was in de literatuur een vrij groot aantal gegevens over het energierendement beschikbaar, van andere niet. Deze zijn berekend door het Milieukundig Studiecentrum Groningen. In dit verband moet erop worden gewezen dat er nog geen genormaliseerde aanpak van dergelijke berekeningen beschikbaar is, wat ertoe leidt dat de resultaten uit de diverse bronnen voor hetzelfde gewas aanzienlijk kunnen verschillen (tot meer dan een factor 2). Dit is als een ernstige handicap ervaren.

De resultaten van het speurwerk in de literatuur en het rekenwerk van het Milieukundig Studiecentrum zijn samengevat in tabel 2. Bij gras speelt de behandeling na de oogst een belangrijke rol; de lagere cijfers van het traject 3-7 hebben betrekking op geventileerd en niet-geventileerd hooi. Droging van hooigras met behulp van zonnewarmte (hete-luchtcollectoren) is mogelijk; dit procédé is in ons land niet meer in onderzoek vanwege de overschakeling van hooi op kuilgras als wintervoer. De hoge rendementen bij de celluloserijke gewassen worden voor een deel verklaard doordat ge-oogst wordt in perioden dat het blad is afgevallen, waardoor een belang-

Tabel 2. Energierendementen van de teelt van mogelijke energiegewassen. Het energierendement van de teelt is de energetische waarde van het ge-teelde produkt gedeeld door die van de ingezette (fossiele) energie.

|               |                           | Hoofdprodukt | Hoofdprodukt<br>+ bijprodukt (stro) |
|---------------|---------------------------|--------------|-------------------------------------|
| Suikerrijk    | : aardpeer                | 7            | 10                                  |
|               | suikerbieten              | 9            |                                     |
| Zetmeelrijk   | : fabrieksaardappelen     | 5            |                                     |
|               | tarwe                     | 5            | 8                                   |
| Olierijk      | : koolzaad                | 3            | 7                                   |
| Celluloserijk | : hennep                  | 13           |                                     |
|               | hout                      | 10           |                                     |
|               | riet                      | 10           |                                     |
| Groene massa  | : gras (vers, kuil, hooi) | 3-7          |                                     |

rijk deel van de plantevoedingsstoffen wordt teruggevoerd naar de bodem en de bemesting dus beperkt kan blijven. Voor hennep geldt dit minder dan voor hout en riet, aangezien bij de oogst een derde deel van het blad nog aan de plant zit.

### *Nabeschouwing*

Door het campagnekarakter van de verwerking van het geoogste produkt zijn aardpeer, suikerbieten en fabrieksaardappelen minder geschikt voor energieteelt ten behoeve van alcoholproduktie. Technisch gezien is het uitgesloten dat een fabriek die in de wintermaanden en het voorjaar een van deze knolgewassen als grondstof benut, de rest van het jaar bijvoorbeeld tarwe als grondstof inzet. Deze suboptimale inzet is voor 'energy-farming' een handicap, aangezien de hieruit resulterende hogere produktiekosten in de prijzen verrekend worden.

De conclusie is dat uit een oogpunt van jaarrond-energiewinning en energetisch rendement de celluloserijke gewassen het meest in aanmerking komen als energiegewas.

### CONVERSIE VAN ENERGIEGEWASSEN IN SECONDAIRE ENERGIEDRAGERS

Energiegewassen kunnen op velerlei wijzen worden omgezet in secundaire energiedragers: verbranding ten behoeve van warm water, stoom en elektriciteit, vergassing naar stookgas, vergisting naar biogas, vergisting naar alcohol en extractie van olie (tabel 3). Het zal duidelijk zijn dat niet alle conversiesystemen voor alle soorten energiegewas in aanmerking komen. Globaal kan gesteld worden dat relatief droge produkten (zoals tarwe, koolzaad, hooi, hennep, hout en riet) het meest geschikt zijn voor verbranding en vergassing en natte produkten (gras, aardpeer, suikerbieten en aardappelen) het meest voor vergisting. Voor de onderhavige studie is er van uitgegaan dat tarwe als zetmeelrijk produkt tevens vergist wordt naar alcohol. Voor koolzaad is alleen extractie ten behoeve van de oliewinning aangehouden.

Het voert in het kader van deze bijdrage te ver om uitvoerige overzichten te presenteren van de thermische rendementen van de diverse conversieroutes. Met betrekking tot de veel publiciteit trekkende winning van

Tabel 3. Systemen voor conversie van energiegewas in  
secondaire energiedragers.

|              |             |                                      |
|--------------|-------------|--------------------------------------|
|              | verbranding | warm water<br>stoom<br>elektriciteit |
| energiegewas | vergassing  | stookgas                             |
|              | extractie   | olie                                 |
|              | vergisting  | biogas                               |
|              | vergisting  | ethanol                              |

alcohol is echter een opmerking op zijn plaats. Bij dit procédé is één factor van doorslaggevende betekenis voor het procesrendement, namelijk het wel of niet beschikbaar zijn van stro (van het energiegewas), dat benut kan worden voor procesenergie. Een voorbeeld: bij tarwe verandert door de inzet van stro het rendement van een van de beschouwde procesgangen van -40 % naar +35 %. Het zal duidelijk zijn waarom men in Brazilië de bagasse (= uitgeperste suikerrietstengels) gebruikt om de alcoholfabriek te stoken.

#### ENERGIEBALANSEN VAN DE PRODUKTIE VAN BIO-ENERGIE

Nu is het voor 'energy-farming' niet zozeer van belang het energetisch rendement van alléén de teelt of alléén de omzetting van het energiegewas te kennen als wel dat van de gehele produktieketen, dus teelt, transport, opslag, omzetting in secondaire energiedrager, verwerking afval/bijprodukt. Met betrekking tot de verwerking van afval/bijprodukt is er van uitgegaan dat de as van verbrandingsinstallaties en vergassers, evenals het slib van biogasinstallaties, als meststof wordt teruggevoerd naar het land. Dit is recycling en het spaart wat energie.

Tabel 4 geeft als voorbeeld een overzicht van energieverbruik en -opbrengst van de alcoholwinning uit tarwe. Het is duidelijk dat de procesenergie van de alcoholfabriek aan de verbruikszijde de overheersende factor is. Het hierboven geschetste belang van het beschikbaar zijn van stro

Tabel 4. Energiebehoefte en energie-opbrengst van alcoholwinning uit tarwe (in GJ/ha).

|                                   |       |
|-----------------------------------|-------|
| In                                |       |
| teelt                             | 19,6  |
| transport (10 km)                 | 0,7   |
| opslag                            | 1,6   |
| procesenergie: 95 % alcohol       | 91,5  |
| 100 % alcohol                     | 102,7 |
| Uit                               |       |
| alcohol                           | 53,4  |
| veevoeder                         | 39,4  |
| stro (nuttige verbrandingswarmte) | 68,4  |
| as uit stro                       | 0,6   |

om de alcoholfabriek te stoken, is eveneens duidelijk. In het gegeven voorbeeld kan de nuttige verbrandingswarmte van het stro 70-80 % van de energiebehoefte van de fabriek dekken.

In tabel 5 en 6 zijn de energiebalansen van alle gewassen en alle conversieprocedures samengevat. Uitgedrukt als quotiënt van de energieopbrengst en de energiebehoefte (tabel 5) variëren de balansen van 0,7 voor de alcoholwinning uit fabrieksaardappelen tot 10,5 voor de productie van stoom uit hennep. Een cijfer groter dan 1 betekent energiewinst. Geconcludeerd kan worden dat de winning van bio-energie energetisch gezien meestal een gezonde zaak is. Met behulp van energie in fossiele vorm kan in vele gevallen een veelvoud daarvan aan zonne-energie worden vastgelegd in allerlei aantrekkelijke energiedragers.

Uitgedrukt als netto energie-opbrengst per ha (tabel 6) variëren de energiebalansen van -50 GJ/ha ( $1 \text{ GJ} = 10^9 \text{ J}$ ) voor de alcoholwinning uit fabrieksaardappelen tot 190 GJ/ha voor de productie van stoom uit hout. De gegevens van deze tabel zijn van belang als men het landbeslag van een bepaalde vorm van bio-energiewinning wil berekenen.

Dat tabel 5 en 6 elkaar niet geheel dekken, komt doordat een hoog quo-

tiënt niet per se een vergelijkbaar hoge netto energie-opbrengst per hectare betekent.

Tabel 5. Energiebalansen van de productie van bio-energie, als opbrengst : verbruik.

|              |               | Laagste<br>waarde | Hoogste<br>waarde |
|--------------|---------------|-------------------|-------------------|
| Verbranding: | warm water    | 1,4               | 9,3               |
|              | stoom         | 2                 | 10,5              |
|              | elektriciteit | 0,8               | 3,8               |
| Vergassing:  | stookgas      | 1,3               | 6,3               |
| Extractie:   | olie          | 4,4               | 4,4               |
| Vergisting:  | biogas        | 1,4               | 3,7               |
|              | alcohol       | 0,7               | 1,4               |

Tabel 6. Energiebalansen van de productie van bio-energie, als netto energie-opbrengst (GJ) per ha.

|              |               | Laagste<br>waarde | Hoogste<br>waarde |
|--------------|---------------|-------------------|-------------------|
| Verbranding: | warm water    | 35                | 165               |
|              | stoom         | 90                | 190               |
|              | elektriciteit | -20               | 55                |
| Vergassing:  | stookgas      | 35                | 120               |
| Extractie:   | olie          | 110               | 110               |
| Vergisting:  | biogas        | 25                | 130               |
|              | alcohol       | -50               | 50                |

## PRODUKTIEKOSTEN VAN BIO-ENERGIE

Behalve door het energetisch rendement van de winning van bio-energie wordt de haalbaarheid van 'energy-farming' ook bepaald door de produktiekosten van de bio-energie in vergelijking met fossiele energie (kolen, gas, olie).

Allereerst zijn de prijzen van de energiegewassen zelf bekeken. Bij de akkerbouwgewassen en het gras is de telersprijs ('prijs af boerderij') aangehouden of de telersprijs plus de kosten van het transport ('prijs aan fabriek'). Peiljaar 1981. Voor hout is gewerkt met de toenmalige marktprijzen voor populierehout en dennehout (\$ 155 en \$ 215/ton d.s.). Het ging hier niet om hout afkomstig van 'energy-farming', maar bepaalde berekeningen hadden uitgewezen dat een prijsniveau van zo'n \$ 200/ton d.s. voor 'energy-farming' haalbaar moest zijn. In een vervolgstudie (Anoniem, 1983) is dit bevestigd, maar is óók gebleken dat bij een andere opzet - geen teelt van wilgen in griendcultuur maar teelt van populieren in een miniomloop - de houtprijs bijna \$ 400/ton d.s. zal bedragen. De prijs van riet werd gebaseerd op schattingen voor de Zweedse situatie. In de vervolgstudie is gebleken dat deze prijs wel zeer optimistisch ingeschat is en alleen kan gelden voor riet in ontginningsteelt in droogvallende IJsselmeerpolders. Voor riet in normale landbouwkundige exploitatie moet de prijs verdubbeld worden.

Bij de kostprijsberekening van de secundaire energiedragers is uitgegaan van thans beschikbare conversietechnieken. Voor verbranding ten behoeve van warm water en voor biogaswinning zijn twee situaties doorgerekend: kleinschalig op de boerderij en grootschalig in de regio. Bij de overige procédés is alleen gerekend met grootschalige produktie.

In tabel 7 zijn de resultaten van de produktiekostenberekeningen sterk vereenvoudigd weergegeven in de vorm van de concurrentiekracht van bio-energie ten opzichte van fossiele energie. Het overzicht spreekt voor zich: opnieuw zit het meeste perspectief bij de celluloserijke gewassen. Meer toegespitst gaat het om de verbranding ten behoeve van warm water en stoom.

Alcohol, biogas en plantaardige motorolie vragen een aparte toelichting. De produktiekosten van deze energiedragers zijn 3,5 tot 5 maal zo hoog als die van benzine, aardgas en dieselolie. Als aangenomen wordt dat over

langere termijn de prijzen van fossiele energie reëel (dus bovenop de inflatie) nog met een factor 2 zullen stijgen - in een van de volgende paragrafen wordt hier nader op ingegaan - dan moet worden vastgesteld dat

Tabel 7. Concurrentiekracht van bio-energie.

|              |                        |        |   |   |
|--------------|------------------------|--------|---|---|
| Verbranding: | warm water of<br>stoom | riet   | + | ± |
|              |                        | hout   | ± |   |
|              |                        | hennep | ? |   |
|              |                        | gras   | ? |   |
|              |                        | tarwe  | ? |   |
| Verbranding: | elektriciteit          | riet   | ? | - |
|              |                        | hout   | ? |   |
| Vergassing:  | stookgas               | riet   | ? | - |
| Extractie:   | olie                   |        | - |   |
| Vergisting:  | biogas                 |        | - |   |
| Vergisting:  | alcohol                |        | - |   |

+: Secondaire energiedrager uit energiegewas goed concurrerend met die uit meer soorten fossiele energie.

±: Idem minder goed concurrerend.

?: Secondaire energiedrager uit energiegewas enkele tientallen procenten duurder dan die uit de fossiele energiebronnen.

-: Idem meer dan 100 % duurder.

Bij riet is de linker kolom betrokken op ontginningsteelt, de rechter kolom op normale landbouwkundige exploitatie.

Biogas wordt niet alleen in eigen beheer gewonnen maar ook toegepast. De produktiekosten van biogas zijn daarom vergeleken met de verbruikersprijs van aardgas (op basis van gelijke verbrandingswaarde) Alcohol en koolzaadolie worden via de tankstations verkocht en zijn daarom onderhevig aan heffing van accijns, BTW en dergelijke. De produktiekosten van benzine en dieselolie bedragen globaal de helft van de prijs 'aan de pomp'.

de produktie van deze drie vormen van bio-energie ook op termijn niet economisch rendabel zal worden. Deze conclusie geldt ook voor stookgas uit andere grondstoffen dan riet.

Tenslotte moet erop worden gewezen dat bij de verbranding en vergassing van tarwe de korrels en het stro afzonderlijk en gecombineerd zijn bekeken. Hierbij is gebleken dat stro sterk concurrerend is. Stro is echter, afzonderlijk beschouwd, een bijproduct van de graanproduktie. Hoewel benutting van bijprodukten volgens de definitie geen 'energy-farming' is, wordt dit aspect toch onder de aandacht gebracht omdat hier interessante mogelijkheden liggen. Gewezen kan worden op bijvoorbeeld koolzaadstro, dat vaak als afval wordt beschouwd.

## HET LANDBESLAG VAN 'ENERGY-FARMING'

### *Totale Nederlandse energiebehoefte*

De toepassing van 'energy-farming' op grote schaal om daarmee een aanzienlijk deel van onze nationale energiebehoefte te dekken, is geen reële optie. Uitgaande van snelbosbouw met een rendement van 0,7 % voor de omzetting van de ingestraalde zonne-energie in plantaardig materiaal bij een produktie van 15 ton d.s./ha per jaar, is voor onze huidige totale energiebehoefte 4 maal het Nederlandse landoppervlak van 3,4 miljoen hectare nodig.

Ook in de situatie dat buiten onze kustlijn via grootschalige inpoldering grond beschikbaar zou komen, is de optie niet reëel. Een extreem voorbeeld, zonder ons te bekommeren om oecologische consequenties, is het volgende: een ingepolderd IJsselmeer (exclusief vaarwater en recreatieplassen in totaal 150 000 ha nieuwe polder), een ingepolderde Waddenzee (200 000 ha) en een ingepolderd stuk Noordzee voor onze kust (500 000 ha) levert op deze 850 000 ha bij een produktie van 15 ton d.s./ha per jaar bruto 250 PJ/jaar ( $1 \text{ PJ} = 10^{15} \text{ J}$ ), wat slechts 9 % van onze huidige totale energiebehoefte van 2800 PJ is. Netto - dus rekening houdend met de energie nodig voor teelt, transport en verwerking tot secundaire energiedrager - is deze bijdrage nog kleiner.

## Behoefte van bepaalde sectoren

Ook de inzet van 'energy-farming' ter dekking van de behoefte van speciale sectoren in ons land, is niet reëel te noemen. De volgende voorbeelden (tabel 8) mogen dit verduidelijken.

(1) 'Gasohol' (benzine met 10 % alcohol) vraagt op basis van alcoholwinning uit aardpeer en tarwe arealen van meer dan 300 000 ha, ofwel rond 40 % van ons akkerbouwland. Het energieverbruik van het wegtransport vertegenwoordigt 6 % van het totale Nederlandse energieverbruik.

(2) Elektriciteit uit energiegewassen vraagt 4,6 miljoen ha snelbosbouw (15 ton d.s./ha per jaar), ofwel 1,4 maal het gehele Nederlandse landoppervlak. Het energieverbruik van al onze centrales vertegenwoordigt 20 % van het totale Nederlandse energieverbruik. Een ingepolderde Markerwaard (50 000 ha) met snelbosbouw kan een kleine centrale van 150 MW laten draaien.

Het zal duidelijk zijn dat in Nederland te veel mensen met een hoge energiebehoefte op een te klein stuk grond wonen. Voorbeeld: Nederland heeft 7 inwoners per hectare landbouwgrond, de Verenigde Staten waar men per inwoner (nog) meer energie verbruikt dan in ons land, heeft 0,5 inwoner per hectare landbouwgrond (op wereldschaal gaat het om 1 inwoner per hectare landbouwgrond). Nu kunnen we de bio-energie-opbrengst per hectare nog wel wat opvoeren en onze energiebehoefte verlagen, maar dit verandert aan bovenstaande conclusies niet zo erg veel.

Tabel 8. Landbeslag van 'energy-farming' in Nederland.

---

|                 |                                            |
|-----------------|--------------------------------------------|
| gasohol         | 360 000 ha aardpeer of<br>310 000 ha tarwe |
| elektriciteit   | 4600 000 ha hout                           |
| 150 MW-centrale | Markerwaard met hout<br>(50 000 ha)        |

---

### *Kleinschalige inzet*

Een gedecentraliseerde, kleinschalige inzet van 'energy-farming' ter dekking van de behoefte van een (groep van) boerderij(en) of industrie(ën) geeft een ander beeld te zien. Voor een boerderij met een warmtebehoefte van 200 GJ effectief per jaar kan worden berekend dat een areaal van 1,3 ha snelbosbouw nodig is.

### *'Energy-farming' of andere vormen van zonne-energiewinning*

De grote oppervlakten die veelal nodig zijn voor 'energy-farming' roepen de vraag op of op dergelijke arealen op andere wijzen niet méér zonne-energie kan worden gewonnen. Hierbij wordt gedacht aan fotonvoltaïsche en fotokatalytische zonnecollectorsystemen waarmee de zonne-energie wordt omgezet in elektriciteit respectievelijk waterstof wordt geproduceerd door splitsing van water. Wordt via energiegewassen de zonne-energie vastgelegd in secundaire energiedragers met een netto rendement van minder dan 1 %, bij fotonvoltaïsche en fotokatalytische systemen wordt op lange termijn gerekend met een netto omzettingsrendement van 15 %. Zouden we, om weer een extreem te noemen, de hiervoor genoemde 300 000 ha voor de alcoholwinning gebruiken voor dergelijke zonnensystemen, dan kunnen we ruim 50 % van onze huidige totale energiebehoefte dekken. Waarbij nog niet wordt gerekend met de mogelijkheid om het deel van de ingestraalde zonne-energie dat omgezet wordt in warmte als laagtemperatuur-warmte te benutten in woningen, gebouwen, bepaalde takken van de industrie (zoals conserven en melk) en land- en tuinbouw. Met andere woorden, warmte/krachtkoppeling op basis van de zon. Enkelvoudige zonnecollectors voor warmwaterproductie hebben momenteel een netto rendement van 35 %. Stel nu dat we met warmte/kracht niet 15 % halen bij elektriciteit of waterstof, maar 10 % en niet 35 % maar 20 % bij warm water. Dan dekt 300 000 ha met een gecombineerd netto rendement van  $10 + 20 = 30$  % volledig onze totale energiebehoefte (tabel 9).

Overigens zijn fotonvoltaïsche en fotokatalytische systemen lange-termijn-opties, zowel technisch als economisch. Voor het principe van het fotokatalytisch systeem wordt verwezen naar de bijdrage van Slater. Betreffende de kostprijzen geeft tabel 10 op basis van een andere NRLO-studie (Ano-

Tabel 9. Het landbeslag van directe en indirecte zonne-energiewinning.

| Indirect              | Direct                                   |
|-----------------------|------------------------------------------|
| Energy-farming        | Fotovoltaïsch/Fotokatalytisch            |
| R = < 1 %             | R = 15 %<br>R bij W/K = 30 %             |
| 300 000 ha tarwe<br>↓ | 300 000 ha W/K<br>↓                      |
| gasohol               | totale Nederlandse energiebe-<br>hoeftte |

R : Netto omzettingsrendement van zonne-energie in  
secondaire energiedrager.

W/K : Warmte/krachtkoppeling.

niem, 1980) een beeld van de mogelijke ontwikkeling van de prijs van elektriciteit en waterstof uit zonnecentrales, in vergelijking met die op basis van kolen. De volgende aannames zijn hierbij gedaan. Door de ontwikkeling van de technologie stijgt het netto omzettingsrendement van de zonne-systemen tot 15 %, terwijl de prijs van deze systemen zeer sterk daalt. Voor de prijs van fossiele energie is de volgende (reële) stijging aangenomen: periode 1978-1985 factor 2, periode 1978-2000 factor 4, periode 1978-na 2000 factor 5. De verdubbeling van de prijs ten opzichte van 1978 is inmiddels voor zowel olie als steenkool al bereikt. Of er nu over de periode tot na 2000 een stijging met factor 2,5 zal plaatsvinden, zal uiteraard de tijd moeten uitwijzen. Er moet op worden gewezen dat er nog steeds knelpunten op de oliemarkt worden voorspeld en dat in het rapport 'Gas en elektriciteit in Nederland' (Anoniem, 1978) aangegeven wordt dat op de kolenmarkt straks dezelfde problemen zullen gaan optreden als op de oliemarkt.

Tabel 10. Lange-termijnontwikkeling van de kostprijs (in centen per kWh of m<sup>3</sup> waterstof) van elektriciteit en waterstof uit zonnecentrales, vergeleken met die op basis van kolen. De aangenomen prijsstijging van fossiele energie in 1978-1985 is 2 maal, in 1978-2000 4 maal en in 1978- >2000 5 maal.

|                  | 1978 | 1985 | 2000 | > 2000 |
|------------------|------|------|------|--------|
| Elektriciteit:   |      |      |      |        |
| zon*             | 570  | 590  | 50   | 20     |
| kolen            | 6    | 10   | 18   | 22     |
| Waterstof:       |      |      |      |        |
| zon, katalytisch | -    | 3600 | 230  | 160    |
| zon, voltaïsch   | 2100 | 2200 | 220  | 110    |
| kolen            | 18   | 25   | 40   | 47     |

\*Er is van uitgegaan dat de zonnecentrale zijn elektriciteit levert aan het landelijk net. Dit betekent dat fluctuaties in het aanbod van zonne-elektriciteit door fluctuaties in de zonnestraling niet gebufferd worden in speciale opslagsystemen maar door conventionele centrales. In een dergelijke situatie betekent aanbod van zonne-elektriciteit besparing op de brandstofkosten en kosten van rookgaszuivering in de conventionele centrale (kolengestookt). De kWh-prijs van zonne-elektriciteit dient dan vergeleken te worden met de brandstof- + rookgaszuiveringskosten per kWh van de conventionele elektriciteit. In 1978 waren de kosten aan brandstof \$ 0,04/kWh en aan rookgaszuivering gemiddeld \$ 0,015/kWh (op een totale kostprijs af centrale van \$ 0,09/kWh).

Een tweetal opmerkingen is op zijn plaats. Men dient zich niet blind te staren op de cijfers van tabel 10; ze geven meer een trend aan, namelijk een daling van de prijs van zonne-energie en een stijging van de prijs van fossiele energie, waarbij de lijnen elkaar op lange termijn naderen of kruisen. Het ging in de NRLO-studie bij de zonnecentrales om enkelvoudige systemen, dus niet om de hiervoor genoemde warmte/krachtcentrales.

Waterstof uit een warmte/kracht-zonnecentrale komt op een lagere kostprijs uit.

## ENERGIEGEWASSEN OF VOEDSELGEWASSEN

Indien wordt uitgegaan van het blijven bestaan van internationale handel, kan voor de afweging energieproductie of voedselproductie de vraag worden gesteld wat nationaal-economisch aantrekkelijker is: het produceren van bio-energie of het produceren van exportprodukten waarmee op de internationale markt energie wordt aangekocht. Er wordt in dit verband wel geschreven van 'groene olie'. De volgende rekenvoorbeelden mogen dit keuzeprobleem verduidelijken.

(1) In de IJsselmeerpolders wordt bij een bouwplan met 27,5 % tarwe, 2,5 % haver, 7 % pootaardappelen, 20 % consumptie-aardappelen, 30 % suikerbieten, 8 % uien en 5 % erwten een gemiddelde hectare-opbrengst behaald die energetisch gelijk is aan circa 170 GJ. Uitgaande van de telersprijzen, variërend van \$ 2800/ha voor haver tot \$ 14500/ha voor pootaardappelen, komt de gemiddelde hectare-opbrengst van gewassen ten behoeve van de voedselvoorziening in dit gebied neer op \$ 6330. Stel nu dat de telers in plaats van voedselgewassen energiegewassen zouden gaan telen, bijvoorbeeld hout met een produktie van 15 ton d.s./ha. In dat geval wordt een gemiddelde energie-opbrengst verkregen van 280 GJ/ha, dus beduidend hoger. Deze bruto opbrengst is energetisch gezien gelijk aan 6,6 ton ruwe olie of 9,6 ton steenkool of 8830 m<sup>3</sup> aardgas. Bij een prijs van \$ 620/ton olie, \$ 195/ton steenkool en \$ 420/1000 m<sup>3</sup> aardgas kan de waarde van de bio-energie per ha worden gesteld op respectievelijk \$ 4090, \$ 1870 en \$ 3710. Een ha grond levert als voedselproducent dus beduidend meer op dan als energieproducent (tabel 11).

(2) In de zeer energie-intensieve glasteelten werd rond 1982 circa 2,5 miljard m<sup>3</sup> aardgas verbruikt, ofwel ongeveer 6 % van het nationaal gasverbruik of 3 % van het totale energieverbruik. Er werd 65 % van de produktie in deze bedrijfstak geëxporteerd. De waarde van deze export bedroeg ongeveer \$ 3,5 miljard. Uitgaande van een gasprijs (voor tuinders) van rond \$ 0,35/m<sup>3</sup> werd in de glasteeltprodukten  $0,65 \times 2,5 \times 10^9 \times 0,35 =$  \$ 570 miljoen aan aardgas geëxporteerd. Globaal werd hiermee dus \$ 2,9 miljard 'verdiend'. Met dit bedrag kon op de wereldmarkt 8,3 miljard m<sup>3</sup>

Tabel 11. Energiegewassen versus voedselgewassen.

| IJsselmeerpolders<br>huidige akkerbouw | IJsselmeerpolders<br>EF-houtteelt |
|----------------------------------------|-----------------------------------|
| 170 GJ/ha bruto-energie                | 280 GJ/ha bruto-energie           |
| § 6330/ha voedselwaarde                | § 1900-4100/ha energiewaarde      |

aardgas of 4,7 miljoen ton olie of 14,9 miljoen ton steenkool worden aangekocht (tabel 12).

De conclusie uit het voorgaande is duidelijk. Gezien de prijsverhoudingen is het nationaal-economisch voorlopig veel aantrekkelijker om voedsel en grondstoffen te produceren en daarmee energie aan te kopen dan om zelf op grote schaal gewassen voor energiedoeleinden te telen. Maar nogmaals: uitgaande van het blijven bestaan van internationale handel.

Nu zou het verwijt kunnen zijn dat deze uitspraak sterk beleidsbevestigend is. Maar zo ligt het wel onder de huidige economische verhoudingen. Toch zal ook in een milieuvriendelijker en energiezuiniger samenleving, zoals in aanzet geschetst is in het milieuscenario van het Centrum voor

Tabel 12. Energiegewassen versus voedselgewassen.

|               |                                                      |                |
|---------------|------------------------------------------------------|----------------|
| Glastuinbouw: | Exportwaarde 1982                                    | § 3,5 miljard  |
|               | Verlies aan aardgas<br>(1,6 miljard m <sup>3</sup> ) | § 0,57 miljard |
|               | Nationaal 'verdiend'                                 | § 2,9 miljard  |

Met § 2,9 miljard kan op de wereldmarkt gekocht worden

- $8,3 \cdot 10^9$  m<sup>3</sup> aardgas
- $4,7 \cdot 10^6$  ton olie
- $14,9 \cdot 10^6$  ton steenkool

Energiebesparing ten behoeve van onze Brede Maatschappelijke Discussie, de vraag aan de orde zijn wat we met onze kostbare grond doen: voedsel en grondstoffen produceren of ook energie. Stel dat we ons zoveel mogelijk zouden gaan richten op voedselzelfvoorziening (een gezond principe dat door elk land behoort gehanteerd te worden). Momenteel is Nederland in feite al zelfverzorgend op voedselgebied, met andere woorden we kunnen de grenzen sluiten zonder gevaar voor de huidige consumptie. Maar het betekent ook dat er in die situatie bij de huidige producties in de landbouw géén grond over is. In een milieuvriendelijker samenleving is de landbouw minstens in bepaalde gebieden geëxtensiveerd in verband met natuur- en landschapsbeheer; dat betekent extra beslag op de grond. Anderzijds zal de door voedingsdeskundigen bepleite en via de voedingsvoorlichting gestimuleerde verschuiving in de voedselconsumptie van dierlijke produkten naar plantaardige produkten, grond vrijkomen. Stel dat het netto resultaat is dat grond vrijkomt voor ander gebruik dan de teelt van voedselgewassen. Dan is ook hier de vraag aan de orde: gebruiken we deze grond voor grondstoffen - alleen al de claim van de houtvezelverwerkende industrie bedraagt ten minste 50 000 ha - of gebruiken we hem ook voor energieproductie. Als we voor energie kiezen, komt opnieuw de vraag: met welk netto omzettingsrendement? Minder dan 1 % door teelt van energiegewassen of op lange termijn 15 %, en meer, door inzet van fotovoltaïsche en misschien ook fotokatalytische systemen?

#### NABESCHOUWING

De aanbeveling om op het gebied van de energie-analyses de gewenste duidelijkheid te scheppen en een uniforme aanpak uit te werken, is gehonoreerd. Sinds september 1982 functioneert een Werkgroep Energiekentallen.

Rekening houdend met de conclusie dat 'energy-farming' alleen gedecentraliseerd en kleinschalig een bijdrage zal kunnen leveren aan onze energievoorziening, zijn aan hout, hennep en riet vervolgstudies uitgevoerd (Anoniem, 1983).

Bij riet is gebleken dat landbouwkundige produktie niet alleen 2 maal zo duur uitkomt als in de hoofdstudie is aangenomen, maar ook teelttechnisch zeer gecompliceerd is. Men moet hierbij denken aan een soort sawa-

cultuur. Het zou goed zijn als het idee van een medewerker van de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders werd opgepakt om ergens een klein proefobject aan te leggen en daarbij tevens na te gaan of een deel van de produktie geschikt is voor afzet als dakdekkersriet. Deze 'multi-purpose' benadering zou de rentabiliteit van de teelt misschien kunnen verbeteren.

Bij hennep is thans de vraag aan de orde of produktie ten behoeve van de papierindustrie niet interessanter is dan de als economisch marginaal bestempelde produktie voor energiedoeleinden.

Bij hout is onder andere de vraag aan de orde of met hoogproduktieve wilgerassen van Zweedse herkomst in Nederland in een griendcultuur 15 ton d.s./ha per jaar gehaald kan worden. Als dat zo is, dan is er zicht op een met fossiele energie tamelijk concurrerende vorm van bio-energie. De met zeer veel publiciteit aangekondigde plannen om bij Bergen op Zoom een energieplantage van een paar honderd hectares aan te leggen, zijn inmiddels ingekrompen tot een klein project van enkele hectares. Dit lijkt verstandig, gezien de grote scepsis bij houtteeltkundigen over de te verwachten produktie op de betreffende lokatie en de grote financiële risico's. De plannenmakers sloegen stappen over. Eén aspect van het project wekt verbazing. Men wilde naast hout afkomstig van 'energy-farming' ook goedkoop snoeihout van elders in de verbrandingsinstallatie verstoken (verhouding 60-40 %) om daarmee de te hoog geachte prijs van het 'energy-farming' hout tot een acceptabel niveau te verlagen. Omgekeerd zou ook het volgende gesteld kunnen worden: met het hout van 'energy-farming' (\$ 13/GJ) wordt aantrekkelijk, goedkoop snoeihout (\$ 3/GJ) dúúr gemaakt. Waarom niet het voorbeeld gevolgd van andere steden, waar men een op het aanbod van snoeihout aangepast formaat verbrandingskachel heeft aangeschaft? Maar ook bij de teelt van hout is de vraag aan de orde of produktie voor de vezelverwerkende industrie niet een aantrekkelijker optie is.

## LITERATUUR

Anoniem, 1978. Gas en elektriciteit in Nederland, een toekomstverkenning.

Hoofddlijnen, conclusies en aanbevelingen in voorlopige versie. Centrale Organisatie TNO en Energie Studie Centrum ECN, Apeldoorn en Petten.  
55 p.

- Anoniem, 1980. Basis voor onderzoekvoorstellen betreffende (industriële) zonne-energiewinningsprocessen afgeleid van biologische principes. Nationale Raad voor Landbouwkundig Onderzoek TNO, Den Haag, studierapport 6. 46 p.
- Anoniem, 1982. Energiegewassen in Nederland. Nationale Raad voor Landbouwkundig Onderzoek TNO, Den Haag, studierapport 13. 102 p.
- Anoniem, 1983. Energiegewassen in Nederland. Technisch-economische vervolgstudies over hennep, hout en riet. Nationale Raad voor Landbouwkundig Onderzoek TNO, Den Haag. Resp. 11, 14 en 11 p.

# Bio-energie uit water

E.C. Slater

## INLEIDING

Aangezien de mens, evenals alle levende wezens, niet in evenwicht is met zijn omgeving, moet hij aan deze omgeving energie onttrekken en hij doet dat in eerste instantie door verbranding van voedsel in de cellen van zijn weefsels. Dit voedsel is direct of indirect van planten afkomstig en de energie in de planten is afkomstig van de zonnestraling, vastgelegd door de fotosynthese. Daar de levende cel energie op efficiënte wijze omzet, heeft de gemiddelde mens slechts ongeveer 75 J/s - dit is gelijk aan het vermogen van één gloeilamp - nodig om in evenwicht te blijven, dat wil zeggen om naakt in een vriendelijk klimaat te overleven. Als wij deze 75 vermenigvuldigen met het aantal mensen op aarde -  $4 \cdot 10^9$  - krijgen wij een totale voedselbehoefte van  $3 \cdot 10^{11}$  W of 0,3 terawatt. Dit is gelijk aan  $10^{16}$  kJ per jaar, of een driehonderdste deel van de totale hoeveelheid door middel van fotosynthese vastgelegde organische stof (tabel 1). De bossen vormen het grootste gedeelte van de organische stof die niet gebruikt wordt als voedsel (zie de bijdrage van Beukema).

Alhoewel 75 W voldoende is voor de mens om naakt in een vriendelijk klimaat te overleven, wil hij (of zij) om van het leven te genieten kleren en een huis - liefst met verwarming - hebben en ook gereedschappen om het vergaren van voedsel mogelijk te maken. Tot zeer onlangs - gezien in de tijdschaal van de geschiedenis van deze aardbol - heeft hij hiervoor ook producten van de fotosynthese gebruikt (met name het hout), waarbij het evenwicht goed bewaard bleef. Organische verbindingen die waren vastgelegd door de fotosynthese, werden geoxydeerd doordat zij opgegeten werden of door verbranding of verrotting van verouderde bomen en planten in de overvolle bossen. Deze verrotting vond echter gedeeltelijk plaats

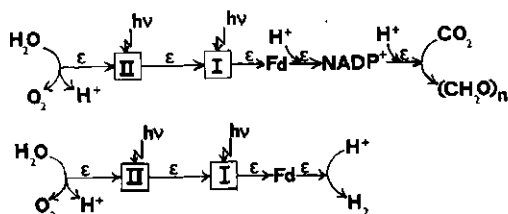
Tabel 1. Energiestroom op het aardoppervlak.

|                                              | TW     | kJ /jaar           |
|----------------------------------------------|--------|--------------------|
| zonnestraling (bruikbaar voor fotosynthese)  | 30 000 | $10^{21}$          |
| organische stof vastgelegd door fotosynthese | 100    | $3 \times 10^{18}$ |
| menselijke voedselbehoefte (75 W per mens)   | 0,3    | $10^{16}$          |
| menselijk energieverbruik (2200 W per mens)  | 8,8    | $3 \times 10^{17}$ |

in een omgeving waar de zuurstofconcentratie laag was, omdat zuurstof verbruikt werd voor de oxidatie van organisch materiaal. Bij afwezigheid van zuurstof werd een gedeelte van het organische materiaal geoxydeerd door een ander gedeelte, welk gedeelte daarbij gereduceerd werd tot verbindingen die alleen koolstof (steenkool) of koolstof en waterstof bevatten (aardgas en olie). Een klein gedeelte van deze sterk gereduceerde verbindingen stapelde zich op onder de aardkorst; dit zijn de fossiele brandstoffen, eigenlijk fossiele zonne-energie, die de basis vormen van onze energie-economie van de 20e eeuw.

Thans verbruikt de mens gemiddeld over de gehele wereld ongeveer 30 keer zo veel energie als hij nodig heeft om naakt in leven te blijven; in de rijkere landen is dit meer dan 100 keer zo veel, grotendeels in de vorm van fossiele brandstoffen. Met andere woorden, wij verbruiken in de rijkere landen meer dan 100 keer zo veel fossiele zonne-energie (ons energie-kapitaal), als wij aan hedendaagse zonne-energie in ons voedsel (onze energie-inkomsten) gebruiken. Wanneer men zich realiseert dat slechts een zeer kleine fractie (ongeveer een miljoenste deel) van de zonne-energie in het verleden vastgelegd werd in fossiele energie in een proces dat miljarden jaren duurde, is het zonneklaar dat wij geen kans zullen zien om deze voorraden zonne-energie op dezelfde wijze weer op het oorspronkelijke niveau terug te brengen. Binnenkort zullen de voorraden op zijn. Of dit in het jaar 2020, 2050 of 2100 zal gebeuren, daarover valt te twisten; dat deze brandstoffen uiteindelijk vervangen moeten worden is onbetwistbaar.

De fotochemische reactie is in wezen een splitsing van water in zuurstof, elektronen en protonen (zie de bijdrage van Ames). In chloroplasten gaan



Figuur 1. Elektronenoverdracht in chloroplasten (boven) en het proton-reducerend systeem in cyanobacteriën (onder).  $\epsilon$ : elektron.  $h\nu$ : lichtenergie. Fd: ferredoxine.  $\text{NADP}^+$ : nicotinamide-adenine-dinucleotide-fosfaat. II: fotochemisch systeem II. I: fotochemisch systeem I.

de elektronen uiteindelijk naar  $\text{NADP}^+$  en het gereduceerde produkt - NADPH - reduceert in een donker-reactie, koolzuur tot koolhydraat (figuur 1). De fotosynthese in planten is dus het onttrekken van elektronen (een *oxydatie*) aan water. Water wordt in feite als brandstof gebruikt om uit koolzuur een andere brandstof (voedsel of hout) te maken. Voedsel en hout zijn echter reeds te ver geoxydeerd om efficiënt verbrand te kunnen worden in bijvoorbeeld auto's. Verder geven de winning en het vervoer van hout problemen. Kunnen de elektronen in de fotosynthese keten niet gebruikt worden om een meer bruikbare brandstof te maken?

## WATERSTOFPRODUKTIE DOOR GROENWIJEREN EN BACTERIËN

Onder bepaalde omstandigheden kunnen sommige groenwieren of bacteriën (cyanobacteriën) inderdaad een meer bruikbare brandstof maken. Behalve koolzuur kunnen zij ook protonen als elektronacceptor gebruiken (figuur 1). Het eindresultaat is de splitsing van water, onder invloed van licht, in zuurstof en waterstof - een biofotolyse van water dus. In vele opzichten is waterstof een ideale brandstof: het enige verbrandingsprodukt ervan is water - en wat kan milieuvriendelijker zijn? In vele industriële processen is het even goed te gebruiken als aardgas of olie en als men het aan koolstof moet hechten - om aardgas of olie te maken - dan kan de chemische industrie dat doen.

Kunnen groenwieren gebruikt worden om het energieprobleem op te lossen door grote vijvers vol groenwieren te laten groeien en de waterstof

te 'vangen'? Ongelukkigerwijs is het niet zo simpel.

In de eerste plaats hebben groenwieren - evenals andere levende organismen - organisch materiaal nodig. Dit krijgen zij door reductie van koolzuur, zoals in groene planten, of uit de omgeving. In het eerste geval ontstaat geen waterstof; in het tweede geval wel, maar dit gaat ten koste van organisch materiaal dat op een of andere wijze moet worden aangevoerd. Dit kan een nuttig gebruik van organisch afval zijn (zie de bijdrage van Vogels). Een tweede beperkende factor bij het gebruik van algen voor de biofotolyse van water is de inactivering van het enzym hydrogenase door zuurstof dat gevormd wordt in de biofotolyse.

Cyano-bacteriën (ook wel bekend onder de naam blauw-groene algen) kunnen eveneens waterstof uit water produceren, daar in deze bacteriën het enzym nitrogenase (normaal gebruikt voor de reductie van stikstof tot ammoniak) ook als hydrogenase fungeren kan. Het proces is ingewikkelder dan in groenwieren - de twee fotochemische reacties vinden plaats in verschillende cellen.

Met het cyanobacterium *Anabaena cylindrica* hebben Benemann en zijn medewerkers gedurende een periode van 18 dagen 40 ml  $H_2$  per uur per liter kweekvloeistof kunnen maken met een thermodynamisch rendement van de lichtenergie van 1,2 % (Benemann et al., 1977). Een produktie van 40 ml (3,6 mg)  $H_2$  per uur is echter gelijk aan slechts 0,14 W, zodat 15 m<sup>3</sup> kweek nodig is om aan de energiebehoefte van één mens te voldoen. Wij zijn duidelijk nog zeer ver van ons doel verwijderd.

## WATERSTOFPRODUKTIE DOOR CHLOROPLASTEN EN GEZUIVERDE HYDROGENASE

Hoewel het wellicht mogelijk is groenwiersoorten of cyanobacteriën te ontdekken of te selecteren, of zelfs met behulp van de recombinant-DNA-techniek te 'maken', met gunstiger eigenschappen voor de waterstofproduktie, vindt de biochemicus het aantrekkelijker uit te gaan van een eenvoudiger systeem dan van een geheel organisme. Het is op laboratoriumschaal mogelijk protonen met behulp van water tot waterstof te reduceren, door in hetzelfde vat chloroplasten (geïsoleerd uit groene planten) samen te brengen met het enzym hydrogenase (geïsoleerd en gezuiverd uit bepaalde micro-organismen) en een kleurstof zoals methylviologeen (of de na-

tuurlijke elektronenoverdrager ferredoxine), die de elektronen van de chloroplasten naar het hydrogenase overbrengen (figuur 2).

Technische problemen hierbij zijn:

de isolatie van voldoende chloroplasten,

de isolatie van voldoende gezuiverd hydrogenase,

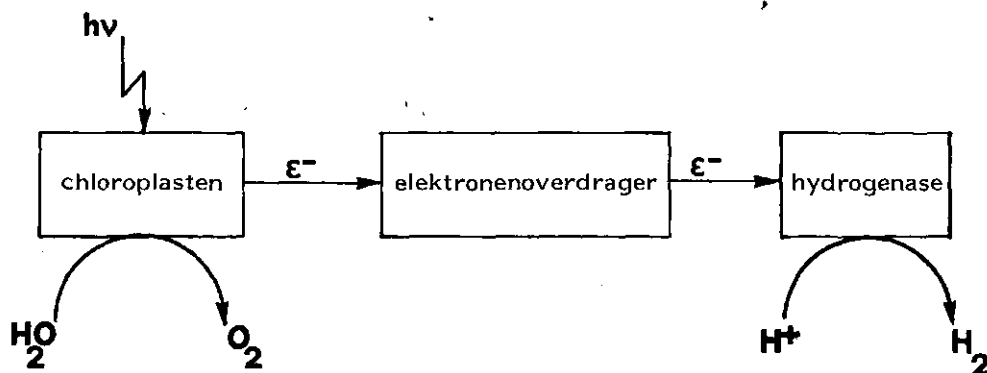
de instabiliteit van de biokatalysatoren,

de gevoeligheid voor zuurstof van een aantal hydrogenases en van geschikte elektronenoverdragers (met een redoxpotentiaal die voldoende laag is).

Het laatstgenoemde probleem is misschien op te lossen door de zuurstofontwikkende reactie fysisch te scheiden van de verdere reacties, een tweestapsproces dus, zoals in cyanobacteriën.

De andere problemen zijn veel ernstiger van aard en zijn eigenlijk met de hedendaagse technologie niet op te lossen. Maar gelukkig hoeven wij ze niet vandaag of morgen op te lossen; wij hebben minstens nog vijftig jaar en misschien wel honderd jaar de tijd. Aangezien het lastige problemen zijn, is het verstandig om nu al te beginnen.

Tot nu toe is de maximale snelheid van waterstofontwikkeling uit een systeem bestaande uit chloroplasten, ferredoxine en hydrogenase  $94 \mu\text{mol}$  waterstof per mg chlorofyl per uur (Hall et al., 1971). Dit komt overeen met slechts  $0,007 \text{ W}$  per mg chlorofyl en er is  $300 \text{ g}$  chlorofyl of  $9 \text{ kg}$  chloroplasten nodig om in de energiebehoefte van één mens te voorzien, waarbij het



Figuur 2. Biofotolyse van water gekatalyseerd door chloroplasten, een geschikte elektronoverdrager en hydrogenase.  $e^-$ : elektron.  $h\nu$ : lichtenergie.

hydrogenase en het materiaal van de reactor buiten beschouwing worden gelaten. Wij hebben derhalve nog een grote reis voor de boeg.

## HYDROGENASE

De opdracht is stabiele systemen ter beschikking te krijgen die dezelfde reacties kunnen uitvoeren als fotosysteem I, fotosysteem II en hydrogenase. In principe zijn er twee benaderingswijzen:

- de isolering en stabilisering van de in organismen voorkomende katalysatoren,
- het fabriceren van kunstmatige katalysatoren die de werking van de natuurlijke katalysatoren kunnen nabootsen.

De bioloog voelt zich misschien meer aangetrokken door de eerste benaderingswijze, de chemicus door de tweede. Beide benaderingswijzen eisen in eerste instantie een veel grotere kennis van structuur en werkwijze van de natuurlijke katalysatoren. Gezien het grote wetenschappelijke en economische belang van de fotosynthese had het onderzoek op dit gebied, helemaal los van de hedendaagse energieproblematiek, prioriteit moeten krijgen. Hydrogenase was echter in 1973 een nog weinig bestudeerd enzym. De energiecrisis van 1973 gaf aan de bestudering van hydrogenase een directe impuls, ook in Nederland, waar in het kader van de Werkgemeenschap Bioenergetica van de Stichting Scheikundig Onderzoek Nederland, oorspronkelijk vier (thans vijf) laboratoria hun activiteiten samenbundelen - drie met betrekking tot het hydrogenase en één (thans twee) met betrekking tot de fotosynthese.

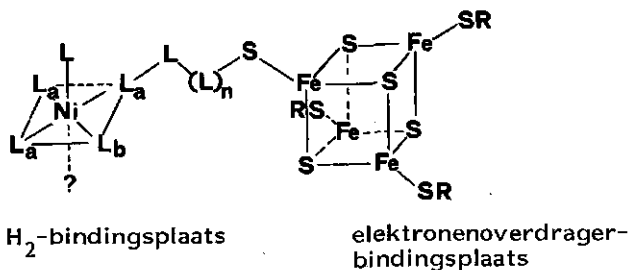
De grote vooruitgang in onze kennis van de deelreacties van de fotosynthese blijkt uit de bijdrage van Ames. Er is ook een aanzienlijke voortgang geboekt in het onderzoek over hydrogenase.

De aanwezigheid van hydrogenase in de purperbacterie *Chromatium vinosum* werd 50 jaar geleden aan de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen medegedeeld door P.A. Roelofsen. Roelofsen (1934) heeft aangetoond dat waterstof opgenomen wordt door deze organismen, vooral in het licht. Weliswaar zijn wij in waterstofontwikkeling en niet in waterstofopname geïnteresseerd, maar een enzym katalyseert een reactie in beide richtingen. Voor ons doeleinde was het enzym van deze bron toch aantrekkelijk, want uit de literatuur bleek dat het slechts één elektronover-

dragend centrum bevat, namelijk een cluster met 4 atomen ijzer en 4 atomen zwavel.

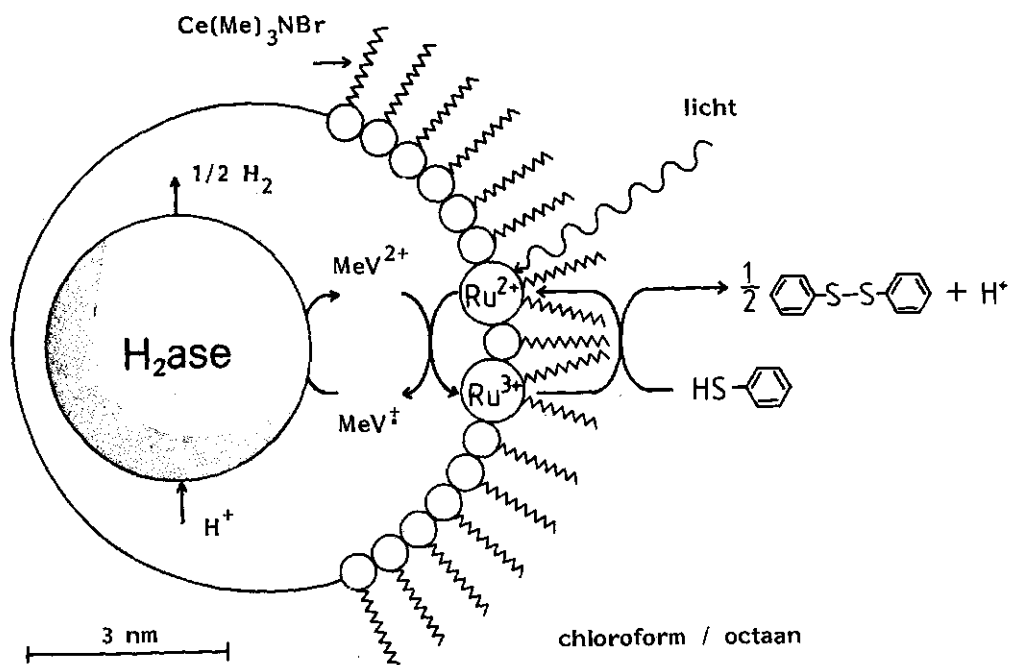
Het voert buiten het bestek van deze bijdrage om op alle interessante eigenschappen van dit enzym in te gaan. Kort gezegd hebben Albracht et al. (1983), koersend op aanwijzingen van Thauer uit Marburg (Duitsland), aangetoond dat het enzym niet alleen ijzer bevat, maar ook nikkel, en dat het nikkel betrokken is bij de reactie met waterstof (figuur 3). De omgeving van het nikkel, dat wil zeggen die atomen die naast het nikkel de cluster vormen, is niet bekend. Wel kan worden afgeleid dat de ijzer- en nikkelclusters vrij dicht bij elkaar - binnen 1,2 nm - moeten liggen. Kort daarna hebben Amerikaanse en Engelse groepen nikkel in een aantal verschillende hydrogenases van andere bronnen gevonden. In sommige hydrogenases, bijvoorbeeld het zeer actieve enzym uit *Desulfovibrio*, blijkt nikkel niet aanwezig te zijn. In plaats van nikkel, bevat dit enzym extra ijzer-zwavel clusters (Grande et al., 1983).

Ondanks de schijnbaar uitermate simpele reactie die het hydrogenase katalyseert [ $2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{H}_2$ ], blijkt het enzym vrij gecompliceerd te zijn. Het is wellicht voorbarig te spreken over de mogelijkheden een kunstmatige katalysator te fabriceren met de eigenschappen van een hydrogenase, dat naast nikkel- en ijzercentra enige honderden aminozuren bevat. Hier-voor moeten wij eerst weten wat de structuur van het nikkelcluster is en enig inzicht hebben in de vraag waarom twee metaalclusters - in interactie met elkaar - nodig zijn om die reactie te katalyseren. Over de mogelijkheid van succes in de volgende 10 of zelfs 20 jaar ben ik niet optimistisch; 50 jaar is wellicht meer reëel.



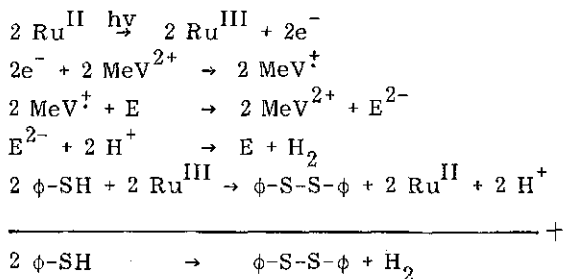
Figuur 3. IJzer-zwavel- en nikkelclusters in hydrogenase van *Chromatium vinosum*.  $\text{L}_a$ ,  $\text{L}_b$  en  $\text{L}$  zijn onbekende liganden.

Hoewel hydrogenasen vrij labiele enzymen zijn, is het mogelijk gebleken om ze te stabiliseren door ze aan vaste dragers te binden. Een andere methode die interessante mogelijkheden biedt, is het hydrogenase in een zogenaamde omgekeerde micel te brengen (figuur 4). Deze methode is met succes op het hydrogenase uit *Desulfovibrio* toegepast. Een waterige oplossing van het enzym en methylviologeen wordt ingespoten in ongeveer 10 volumeen van een chloroform/octaan-mengsel, dat een oppervlaktespanning-verlagende stof (cetyltrimethylammoniumbromide) bevat, een lichtgevoelige rutheniumverbinding en een elektrondonor (Hilhorst et al., 1982). Een omgekeerde micel wordt gevormd met een diameter van ongeveer 6 nm, waarin het hydrogenase zich in waterige oplossing bevindt. Onder invloed



Figuur 4. Fotoproduktie van waterstof door hydrogenase in een omgekeerde micel.  $MeV^{2+}$ : geoxydeerd resp. gereduceerd methylviologeen.  $Ru^{3+} / Ru^{2+}$ : geoxydeerd resp. gereduceerd tris(2,2'-bipyridine)ruthenium.  $Ce(Me)_3NBr$ : cetyltrimethylammoniumbromide. (Overgenomen van Hilhorst et al., 1982, met vriendelijke toestemming van de auteurs.)

van licht verhuist een elektron van ruthenium via methylviologeen naar het hydrogenase onder vorming van waterstof. Een extra donor - thiofenol - is nodig voor de reductie van ruthenium III terug tot ruthenium II. De reactievergelijkingen zijn als volgt:



waarbij geldt, dat  $h\nu$  = lichtenergie,  $\text{MeV}^{2+}$  = methylviologeen, E = hydrogenase en  $\phi\text{-SH}$  = thiofenol.

Als wij, in plaats van de lichtgevoelige rutheniumverbinding, een verbinding met de eigenschappen van fotosystemen I en II van chloroplasten of algen kunnen gebruiken, kan water als elektrondonor dienen, en dat is ons einddoel.

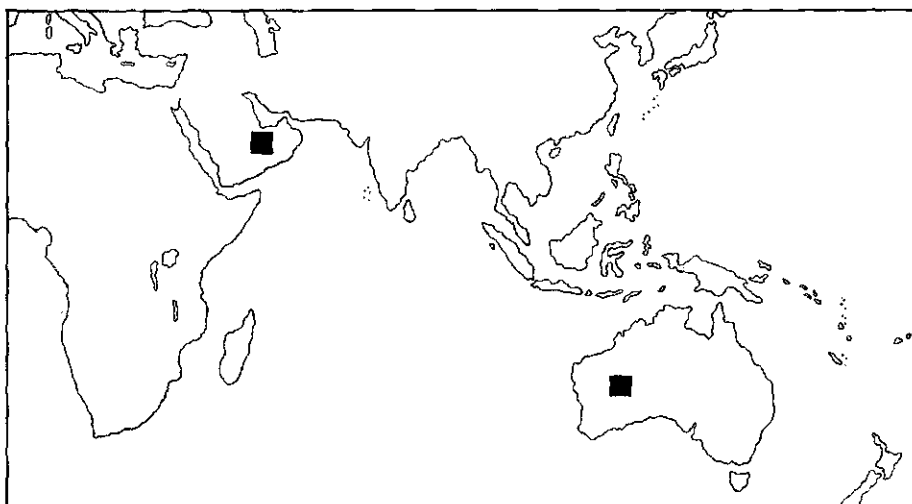
## PERSPECTIEVEN

Als het over 50 of 100 jaar wel lukt op een of andere wijze stabiele hydrogenases en fotochemische centra in een reactor te bouwen, kan daaruit dan voldoende energie gehaald worden? Tabel 1 toont dat er voldoende zonlicht aanwezig is: ongeveer vier- of vijfduizend keer ons totale energieverbruik.

In 1972 heeft men berekend dat 20 g waterstof per dag per vierkante meter gemaakt zou kunnen worden in het zuidwesten van de Verenigde Staten (Hollaender et al., 1972). Dit is gelijk aan 33,4 W. Thans produceren de OPEC-landen 17 miljoen vaten olie per dag, elk van 159 l, met een totale verbrandingswarmte van 1,15 TW. Op grond van deze berekening zou 35 000 km<sup>2</sup> nodig zijn om de equivalente hoeveelheid energie te produceren. Verschillen in energieverbruik nodig voor een biofotolyse-technologie, inclusief vervoer van de waterstof, in vergelijking met het tegenwoordige verbruik bij de olietechnologie heb ik buiten beschouwing gelaten.

Vijfendertigduizend vierkante kilometer is een groot oppervlak - ongeveer gelijk aan de oppervlakte van Nederland, maar er is elders voldoende ruimte te vinden in woestijnen die niet gebruikt kunnen worden voor de voedselproductie of 'energy-farming'. Bovenstaande berekening is gebaseerd op een maximale efficiëntie van 10 % bij de omzetting van de energie van het zonlicht. Hoewel dit veel groter is dan de efficiëntie die normaal bereikt wordt in de landbouw, zou het misschien mogelijk zijn die 10 % te benaderen in een in principe eenvoudige biofotolysereactor. Er is ruimte genoeg in de woestijnen van Arabië, Afrika of Australië (zie figuur 5) om voldoende reactoren te bouwen met minder dan die efficiëntie, maar in verband met de kosten lijkt een rendement van 10 % noodzakelijk.

Als een mogelijke oplossing van de energieproblematiek blijft de biofotolyse van water toekomstmuziek, of misschien een toekomstdroom, maar een noodzakelijke droom. Tenzij het lukt water als brandstof als bron van energie-inkomsten te gebruiken - hetzij door biofotolyse hetzij door gecontroleerde versmelting van deuteriumkernen - of de zonne-energie op andere wijze te benutten (bijvoorbeeld fotonvoltaïsche cellen), is de toekomst van



Figuur 5. Oppervlakte nodig voor waterstofproductie met dezelfde energie-inhoud als de olieproductie in januari 1984 door de OPEC-landen (17 miljoen vaten per dag). Twee alternatieven zijn aangegeven.

de mensheid lang vóór de laatste druppels olie verbrand zijn of de laatste grammen uranium gespleten, een nachtmerrie.

#### LITERATUUR

- Albracht, S.P.J., M.L. Kalkman & E.C. Slater, 1983. Magnetic interaction of nickel (III) and the iron-sulphur cluster in hydrogenase from *Chromatium vinosum*. *Biochemica et Biophysica Acta* 724: 309-316.
- \*Benemann, J.R., P.C. Hallenbeck, J.C. Weissman, L.V. Kochian, P.J. Kostel & W.J. Oswald, 1977. Solar energy conversion with hydrogen producing algae. UCB-SERL Rep. No. 78-2.
- Grande, H.J., W.R. Dunham, B. Averill, C. Van Dijk & R.H. Sands, 1983. Electron paramagnetic resonance and other properties of hydrogenase isolated from *Desulfovibrio vulgaris* (strain Hildenborough) and *Megasphaera elsdenii*. *European Journal of Biochemistry* 136: 201-207.
- Hilhorst, R., C. Laane & C. Veeger, 1982. Photosensitized production of hydrogen by hydrogenase in reversed micelles. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 79: 3927-3930.
- \*Hollaender, A., K.J. Monty, R.M. Pearlestein, F. Schmidt-Bleek, W.T. Synder, E. Volkin, 1972. An inquiry into biological energy conversion. A report of a workshop held at Gatlinburg, Tennessee, University of Tennessee, Knoxville, 1972. 41.p.
- Rao, K.K., I.N. Gogotov & D.O. Hall, 1978. Hydrogen evolution in chloroplast-hydrogenase systems: Improvements and additional observations. *Biochimie* 60: 291-296.
- Roelofsen, P.A., 1934. Metabolism of purple sulphur bacteria. *Acad. Sci. Amsterdam* 37: 660-669.

#### Ter verdere lezing

- Weaver, P.F., S. Lien & M. Seibert, 1980. Photobiological production of hydrogen. *Solar Energy* 24: 3-45.
- Hall, D.O., 1978. Solar energy through biology: Could it be a practical energy source? *Fuel* 37: 322-333.
- Maugh, T.H., 1972. Hydrogen: synthetic fuel of the future. *Science* 178: 849-852.

Gibbs, M., A. Hollaender, B. Kok, L.O. Krampitz & A. San Pietro, 1973.  
Proceedings of the Workshop on Bio-Solar Conversion, Indiana University. 90 p.

Lien, S. & S.H. San Pietro, undated. An inquiry into biophotolysis of water to produce hydrogen. Indiana University. 50 p.

---

\* Met een ster aangegeven referenties worden als eerste voor verdere studie aanbevolen.

## De auteurs

*Drs. J.A.G. Davids* heeft de leiding van het biologisch onderzoek bij het Energieonderzoek Centrum Nederland (ECN) te Petten. Hij studeerde biologie aan de Rijksuniversiteit te Leiden. Na het doctoraalexamen in 1953, verrichtte hij radiobiologisch onderzoek in het Medisch Biologisch Laboratorium van RVO-TNO in Rijswijk en was daarna als wetenschappelijk medewerker verbonden aan het laboratorium voor Medische Chemie te Leiden. In 1957 trad hij in dienst van het Reactor Centrum Nederland (RCN), sinds 1976 ECN geheten. Zijn onderzoek betreft de biologische effecten van neutronenstraling. Daarnaast hebben de milieuaspecten van de verschillende vormen van energieopwekking zijn interesse. Van 1978 tot 1985 was hij lid van de Biologische Raad.

*Prof.dr. J. Amesz* studeerde scheikunde aan de Rijksuniversiteit van Utrecht. In 1964 promoveerde hij bij prof.dr. L.N.M. Duysens aan de Rijksuniversiteit van Leiden, aan welke Universiteit hij sinds 1967 als lector en sinds 1980 als hoogleraar in de biofysica verbonden is. Zijn onderzoek heeft betrekking op bio-energetische en structurele aspecten van het mechanisme van de fotosynthese.

*Dr. J.J. Beukema* is leider van de werkgroep 'Benthische systemen' op het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee (NIOZ) op Texel. Hij studeerde biologie aan de Rijksuniversiteit te Groningen, waar hij in 1968 promoveerde op een proefschrift over het voedselzoekgedrag van stekelbaarsjes. Na een drietal jaren werkzaam te zijn geweest bij de Organisatie ter Verbetering van de Binnenvisserij, waar hij vooral de interactie tussen zoetwatervissen en sportvissers onderzocht, is hij sinds 1967 werkzaam op het NIOZ. Hij doet onderzoek over dynamica en produktivi-

teit van de grotere bodemdieren in de Waddenzee.

*Prof.dr. J.G. Kuenen* studeerde biochemie aan de Rijksuniversiteit van Groningen, met als bijvak microbiologie. Na zijn doctoraalexamen in 1966 was hij als wetenschappelijk medewerker verbonden aan het Laboratorium voor Microbiologie te Groningen en Haren. Hij promoveerde in 1972 bij prof.dr. H. Veldkamp op een proefschrift getiteld 'Kleurloze zwavelbacteriën uit het Wad'. Na een jaar bij prof.dr. S.C. Rittenberg van UCLA in Los Angeles te hebben gewerkt aan *Bdellovibrio*, keerde J.G. Kuenen als hoofdmedewerker terug naar Groningen waar hij een onderzoek leidde betreffende de oecofysiologie van kleurloze zwavelbacteriën. In 1980 werd hij benoemd tot gewoon hoogleraar in de algemene en toegepaste microbiologie aan de TH Delft. Het huidige onderzoek wordt verricht in biotechnologisch verband en richt zich onder meer op de toepassingen van zwavelbacteriën, o.a. in de afvalwaterzuivering en in microbiële uitlogingsprocessen. Een tweede hoofdonderwerp van onderzoek is de fysiologie en genetica van gisten, en hun toepassing onder meer in de bakkersgistproductie.

*Prof.dr.ir. G.D. Vogels* studeerde chemische technologie aan de Technische Hogeschool te Delft. Hij studeerde af in de microbiologische, toegepast biologische richting. Hij promoveerde in 1963 bij prof.dr. T.O. Wikén te Delft op een microbiologische/biochemische studie van de afbraak van purines. Sinds 1964 is hij werkzaam aan de Katholieke Universiteit te Nijmegen, eerst binnen de afdeling biochemie als lector en later als hoofd van de afdeling microbiologie. Zijn onderzoek betreft de methaangisting. Aan de orde komen het biochemische proces van de methaanvorming, de micro-organismen (methaانبacteriën en protozoën) die bij het proces betrokken zijn, en de toepassing van het proces met name voor de afbraak van vast plantaardig afval.

*Drs. R. Boeringa* is onderzoekcoördinator voor alternatieve landbouw en bio-energie bij de Nationale Raad voor Landbouwkundig Onderzoek TNO (NRLO-TNO). Hij studeerde biologie aan de Vrije Universiteit en Universiteit van Amsterdam (doctoraal examen in 1966). Van 1968-1972 was hij teamleider entomologie bij N.V. Orgachemia te Boxtel. Van 1972-1977 hield

hij zich, als rapporteur van de Commissie Onderzoek Biologische Landbouwmethoden, bezig met de inventarisatie en evaluatie van alternatieve vormen van landbouw. Vanaf 1977 is hij verbonden aan de NRLO-TNO.

*Prof. dr. E. C. Slater* studeerde scheikunde aan de Universiteit van Melbourne en biochemie aan de Universiteit van Cambridge. In 1948 promoveerde hij bij prof. dr. David Keilin aan het Molteno Instituut van de laatstgenoemde Universiteit. Sinds 1955 is hij als hoogleraar in de fysiologische scheikunde aan het laboratorium voor (vakgroep) fysiologische chemie (biochemie) van de Universiteit van Amsterdam verbonden.

# Register

- aardappelen 36, 121-126, 135
- aardpeer 121, 123, 124, 131
- absorptiespectrum 21, 23, 26
- acceptormolecuul 23
- acidofiel 78
- actief-slib-installaties 110, 111
- ademhaling 42
- ademhalingsketen 31
- aërobe ademhaling 66
- aërobe afbraak 107
- aëroob slib 108
- aëroob zuiveringsproces 110, 111
- afbraak 51, 104-109, 112
- afval 105, 106, 109-113, 117
- afvalprobleem 107
- afvalwater 106, 109-111, 116-117
- afvalwaterzuivering 76, 77, 80-81, 99
- agroforestry 120
- akkerbouwgewassen 128
- Alcaligenes* 68
- Alcaligenes eutrofus* 98
- alcohol 124-129
- alcoholproductie 124-126
- ammoniumoxiderende bacteriën 78, 96, 99
- Anabaena cylindrica* 143
- anaërobe ademhaling 66
- anaërobe afbraak 107-109, 114-117
- anaërobe afvalwaterzuivering 80
- anaërobe fermentatie 98
- anaërobe mineralisatie 81
- anaërobe organismen 27, 77
- anaërobe sedimenten 78
- anaërobe slibdekenreactor 115, 117
- anaërobe vergisting 16
- anaërobiose 19
- anaëroob filterbed 115
- anaëroob zuiveringsproces 110-111, 116
- antenne-eiwitten 20-22, 26-27, 30, 36
- Arthrobacter* 75
- assimilatie 65, 69
- ATP-productie 69, 87
- autotrofe groeisnelheid 75
- autotroof 68, 82, 86, 99
- bacteriochlorofyl 20-27
- bacteriofeofytine 23, 24, 27
- bagasse 125
- batchcultuur 79
- Beggiatoa* 78, 81, 84
- beluchting 77, 78, 94, 110, 111
- bio-energie 104, 125-131, 135, 138, 140
- biofotolyse 142-144, 148-149
- biofotolysereactor 149
- biogas 109, 112, 117, 124-125, 127-129
- biogasinstallaties 112-115, 125
- biogasvorming 128
- biokatalysatoren 144
- biomassa 45-51, 53-56, 60-61, 64, 68-71, 81, 97, 99, 104, 114-117
- bioreactoren 95
- biotoop 42
- biovergassing 113-114, 117
- black smoker 82-83
- blauwgroene algen (zie cyanobacteriën)
- blauwwieren 18
- C4-planten 33-34
- Calvin-Benson-cyclus 32-34, 70, 73, 84, 85, 98
- carboxidobacteriën 99
- carnivoren 51, 58
- carotenoiden 20-23, 36
- celluloserijke gewassen 124

- chemolithoautotrofen 12, 67-68, 71-74, 84, 86, 98  
chemolithoheterotrofen 71-73, 80, 98  
chemolithotrofen 11-12, 68-73, 81, 86, 96, 99, 100  
chemosynthese 84  
chemotaxis 78  
chemotrofen 96  
chinon 23-25, 28, 30-31, 36  
*Chlorella* 36  
Chlorobiaceae 19, 26  
Chlorobiineae 19  
*Chlorobium* 19  
Chloroflexaceae 19, 25-26  
*Chloroflexus* 19, 26  
chlorofyl 27  
chloroplast 28, 30-33, 141-144  
chlorosomen 26  
Chromatiaceae 19  
*Chromatium* 19, 23  
*Chromatium vinosum* 145-146  
citroenzuurcyclus 71  
climax-oecosysteem 55  
climaxvegetatie 48  
*Clonothrix* 87  
CO<sub>2</sub>-fixatie 33, 84, 98  
compostering 111  
consumptie 50  
conversietechnieken 128  
cyanobacteriën 18, 31, 113, 142-144  
cytochrom 28-31
- denitrificatie 65-66, 75-77, 80, 99  
denitrificerende bacteriën 75  
denitrificerende waterstofoxiderende bacteriën 98  
dennehout 128  
*Desulfovibrio* 68, 146-147  
detritivoren 50-51  
dissimilatie 69  
dissimilatorische reductie 65-66  
donkerreactie 142  
drijfmest 111
- Eichornia crassipes* 113  
elektronacceptor 23, 31, 65-68  
elektrondonor 23, 27, 29, 66-67, 70, 143-147  
elektronoverdracht 23, 25, 30, 35, 108, 142-145  
elektrontransport 20, 23-28, 31-32, 69-70, 87
- energetische waarde 46  
energiebalans 126-127  
energiebehoefte 112, 126, 130-133, 143  
energiebesparing 136  
energiedragers 124-125, 128-133  
energiegewassen 120-127, 131, 135-136  
energieopbrengst 126-127  
energieplantage 138  
energie rendement 122-123  
energiestroom 34, 40, 52-54, 141  
energie teelt 124  
energieverbruik 11-14, 40, 122, 131, 135, 141  
energie winning 68, 126  
energy-farming 60, 109, 113, 120-121, 124-125, 128-133, 137-138, 149  
erwten 135  
enthalpie 35  
eutrofiëring 43  
extractie 125, 127, 129
- facultatief anaërobe bacteriën 77  
facultatief chemolithoautotrofen 71-72, 98  
facultatief chemolithotrofen 73  
facultatief chemolithotrofe sulfide-oxideerders 81  
facultatief ijzeroxiderende autotrofen 73  
ferrodoxine 32, 144  
flavoproteïne 32  
fossiel 56-57, 61, 104-105, 122, 128-129, 133-134, 138, 141  
fossilisatie 56  
fotochemische centra 148  
fotochemische reactie 142-143  
fotokatalytische systemen 132-134, 137  
fotovoltaïsche systemen 132-134, 137, 149  
fotorespiratie 33, 36  
fotosynthese 10-36, 39, 41, 49, 54-58, 64-67, 81, 82, 104-110, 140-142, 145  
fotosynthetische bacteriën 18-19, 31  
fotosynthetisch membraan 2, 19, 32  
(foto)systeem I 27-30, 31-32, 36, 142, 145

(foto)systeem II 27-30, 31, 36,  
142, 145

fototrofe bacteriën 67

fototrofie 19, 26

*Gallionella* 87

gasohol 131, 133

Gibb's vrije energie 35

gistingstanks 112

gliding green bacteria 19, 26

*Gracilaria tihvahiae* 113

grana 28-29

gras 121, 123-124, 128-129

griendcultures 121, 128, 138

groeisnelheid 71, 75

groene bacteriën 18-19, 25, 31

groenwieren 142

groene zwavelbacteriën 19, 26-28

haver 135

hechten aan oppervlak door micro-  
organismen 115-116

hennep 121, 123-124, 129, 137-138

herbivoren 49-51, 53, 58

hergebruik 106

heterotrofen 26, 70-73, 86-88, 104

heterotrofe nitrificatie 75-76

hooi 124

hout 113-114, 121, 123-124, 126,

128-129, 131, 137-138

houtteelt 120-121, 136, 138

huisvuil 112

humustheorie 17

hydrogenase 143-148

*Hyphomicrobium* 87

ijzercluster 146

ijzeroxiderende autotrofen 73, 88

ijzer-zwavelcluster 146

ijzer-zwavelproteïnen 27, 30-33

industriële afvalwater 109-111,

116-117

iontransport 30

katalysatoren 145

knaalgasbacteriën 98

kolen 11-13, 94, 133-134

kolenwassing 91

koolmonoxidebacteriën 99

koolmonoxide-oxiderende bacteriën  
98

koolstofcyclus 54-55, 65-66, 96,  
108-109

koolzaad 121-123, 129

koolzuurassimilatie 30, 82, 99

koolzuurgehalte 57, 61

koperwinning 100

krill 58

kweekvijver 59

kringloop 65, 99

ladingsscheiding 25

landbeslag 130

leaching 89-90

*Leptothrix* 87

lichtintensiteit 42

lichtrendement 41

lichtverzadiging 42

*Macrocytis pyrifera* 113

marinecultuur 113

mest 106, 111-112, 125

metaalcorrosie 86

*Metallogenium* 87

methaanbacteriën 107, 115-117, 118

methaangisting 65-66, 118

methaanoxiderende bacteriën 73,

96-97

methaanvormende bacteriën 107-108

*Methanobacterium* 68

*Methanobacterium thermoautotro-*  
*phicum* 98

methanogenese 96

methanoloppletie 78

methanoloxiderende bacteriën 97

methyloctrofen 73-74, 96-97

*Methylococcus* 68

methylvirulogeen 143, 147-148

microbiële uitlogingsprocessen 90

milieuscenario 136

mineralisatie 55, 64-65, 74

Mitchell-theorie 32, 69

mixotrofie 72, 75, 80

*Mycoplasma* 87

niches 72

nikkelcluster 146

nitraatreductie 65, 66

nitrietoxiderende bacteriën 75, 99

nitrificatie 67, 74-81, 99

nitrificerende bacteriën 73-77, 99

*Nitrobacter* 68, 75

*Nitrobacter hamburgensis* 75

*Nitrococcus* 75

*Nitromonas* 74

*Nitrosocystis* 75

*Nitrosolobus* 75  
*Nitrosomonas* 68  
*Nitrospira* 75  
*Nocardia opaca* 98  
 nutriënten 41-44, 47, 49, 54-55,  
 59, 93  
  
 obligaat chemolithotrofen 73  
 obligaat methyloctrofen 73-74  
 ocean farming 59, 113  
 oecosystemen 10-12, 34, 39, 42-47,  
 51-55, 60, 82-85, 99, 100, 117  
 onderzeese zwavelbronnen 99  
 ontbossing 48, 60, 61  
 ontzwaveling 91, 95  
 oogstmogelijkheden 58  
 opbrengst 122, 131, 135  
 opwellingsgebieden 43  
 organisch afval 106, 111  
 organisch vast afval 106  
 oxidatie 49  
 oxidatie/reductie-cyclus 75  
 ozonlaag 108  
  
 P-680 29  
 P-680+ 28  
 P-700 29  
 P-870 23-24, 29, 36  
 P-870+ 28-31, 36  
*Paracoccus denitrificans* 98  
*Pedomicrobium* 87  
 percolatie 89  
 pigment 19-20, 28, 30  
 plankton 42-43, 46-47, 58  
 plantaardige motorolie 128  
 plataan 113-114  
 poederkool 92  
 populier 113-114, 128  
 porfyryne 22  
 primaire elektron donor 23, 27-29  
 primaire elektronoverdracht 23, 27  
 primaire fotoreactie 20  
 primaire ladingsscheiding 25  
 primaire producenten 58-59  
 primaire produktie 39-54, 57-58,  
 64, 82, 99  
 produktie 39, 50-54, 57-58, 60  
 produktiviteit 42, 45-46, 49  
 prokaryoten 18, 65-67, 78, 85  
*Prosthecochloris* 19, 26  
 proton motive force 70, 87  
 protonreducerend systeem 142  
*Pseudomonas* 68, 98

*Pseudomonas carboxidovorans* 98  
 purperbacteriën 18-20, 23-28, 31,  
 36, 145  
 pyriet 88  
  
 quantumrendement 35, 36  
  
 reactiecentrum 19-22, 27-30, 36  
 recycling 74-75, 95, 125  
 redoxniveau 69  
 rendement 9, 15, 34-36, 41-42,  
 52-53, 122, 128-133, 143  
 respiratie 55  
 reuzewormen (zie *Riftia pachyptila*)  
*Rhodopseudomonas* 19-24  
 Rhodospirillinae 19  
 Rhodospirillaceae 19  
 Rhodospirillales 19  
 Rhodospirillum 19  
 ribulosedifosfaat-carboxylase 33,  
 34  
 ribulosemonofosfaat-route 73  
 riet 121-124, 128-129, 137  
*Riftia pachyptila* 82-85  
 rioolwater 109-110, 117  
 rutheniumverbinding 147-148  
  
 saprofytten 50  
 schimmels 97  
 secundair elektrontransport 23, 27  
 secundaire energiedragers 124-125,  
 128-133  
 secundaire producenten 58  
 secundaire produktie 52-53, 82, 99  
 septic tanks 111  
 serine route 74  
 sferoïden 22  
 sijnbedden 110  
 single cell protein 97, 98  
 slib 107-111, 125  
 slurry 92, 93  
 snelbosbouw 130-132  
 snoeihout 138  
*Solemya panamensis* 85  
 specialist-heterotrofen 79  
 specialistische zwaveloxideerders  
 79  
 specifieke groeisnelheid 71, 75  
*Sphaerotilus* 87  
*Spirulina maxima* 113  
 sprokkelhout 105  
*Stibiobacter* 68  
 stikstofkringloop 65, 67, 96

stofwisseling 69  
 stro 121, 125-126, 130  
 strooisel 61  
 successie 47, 48  
 suikerbiet 36, 121-124, 135  
 sulfaatreductie 65-66, 81  
 sulfidebronnen 82, 84  
 sulfideoxiderende bacteriën 75, 79, 81, 84, 85, 99  
*Sulfolobus* 68, 73, 78, 86-87, 96  
 symbiotische prokaryoten 85  
 symbiotische sulfideoxiderende bacteriën 85  
 systeem I 27-30, 142  
 systeem II 27-30, 142

tarwe 36, 121-125, 129-135  
 tertiaire producenten 59  
 thermofiel 78  
 thermotolerant 78  
*Thermothrix* 78  
*Thiobacillus* 68, 78-79, 86-87, 96  
*Thiobacillus ferrooxidans* 86-96  
*Thiobacillus thiooxidans* 88  
*Thiomicrospira* 68, 84  
*Thioplaca* 78  
*Thiosphaera pantotropha* 75-77, 81  
*Thiothrix* 78  
*Thiovulum* 78  
 thylakoïdmembraan 19, 28-29, 32-33  
 topcarnivoor 51, 58  
 transporteiwitten 71  
 trofosomen 84  
 tropisch regenwoud 48  
 turf 11, 14

uien 135  
 uitlogingsprocessen 89-90

vaste dragers 147  
 veelzijdige bacteriën 79, 80  
 verbranding 65, 127-130  
 verbrandingswaarde 59  
 verbrandingswarmte 10, 11, 126  
 vergassing 127-130  
 vergisting 16, 124-129  
 vergistingstanks 108  
 vezelverwerkende industrie 138  
 vliegias 91  
 voedselbehoefte 140  
 voedselconsumptie 40  
 voedselketen 51-54, 64, 81-82, 99,

104  
 voedselproductie 113, 149  
 voedselzelfvoorziening 137  
 vrije-energieverandering 69  
 vrije enthalpie 40  
 vulkanische sulfidebron 11, 82  
 vulkanische zwavelbron 11, 82  
 warmte/krachtkoppeling 132-133, 134  
 warmte/krachtzonnecentrale 135  
 waterhyacint 113  
 waterstofoxiderende bacteriën 73, 98-99  
 waterstofoxiderende sulfaatreduce-  
 rende bacteriën 98  
 waterstofproductie 142-143, 149  
 wervelbedreactor 115-116  
 wilg 128, 138

*Xantobacter autotrophicus* 98

zeewieren 113  
 zonnecollectoren 132  
 Z-schema 27  
 zuivering 110, 117  
 zuiveringsproces 110  
 zure regen 57, 91  
 zuur mijnwater 90-91, 99  
 zuurstofproductie 29  
 zuurtolerant 78  
 zware metalen 92  
 zwavelbacteriën 79  
 zwavelcyclus 65, 67, 81, 96  
 zwaveloxiderende bacteriën 11, 71, 73, 78-79, 82  
 zwavel-purperbacteriën 19