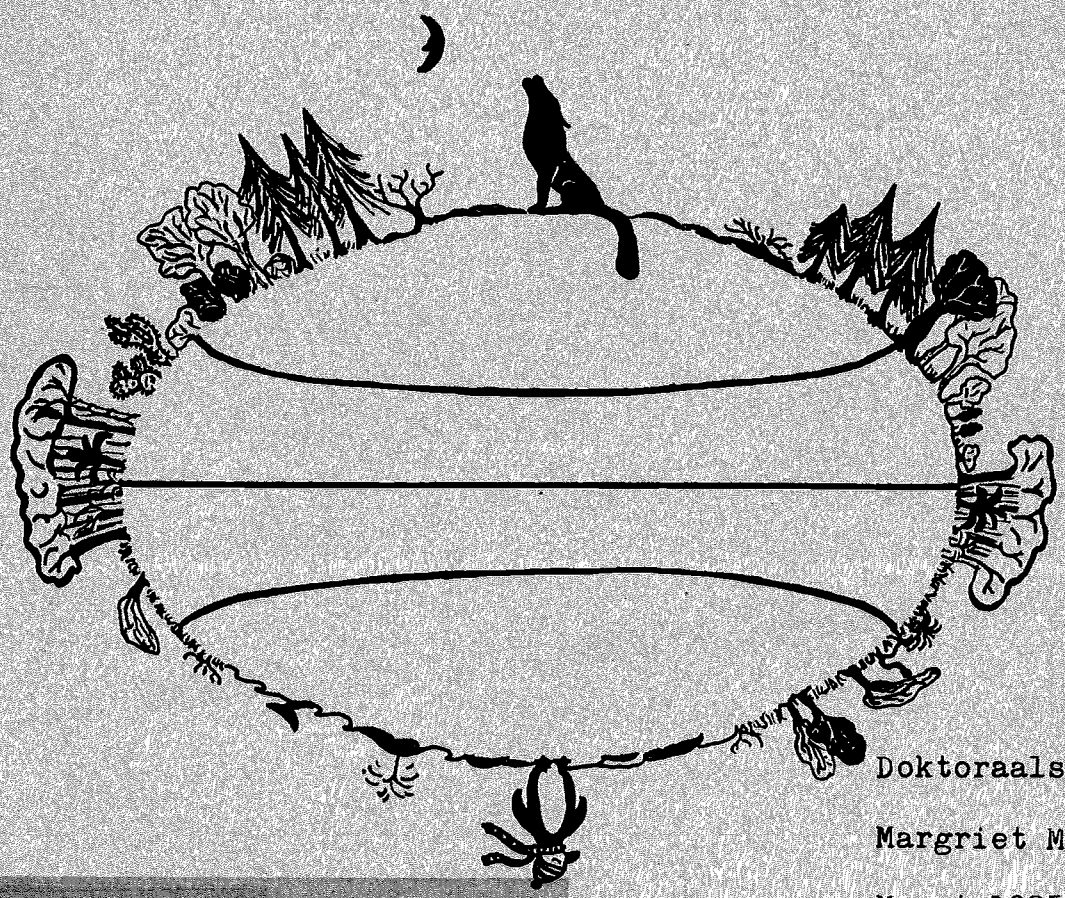
VEGETATIEZONES VAN DE WERELD

KLIMATOLOGISCHE EN BODEMKUNDIGE ACHTERGRONDEN



Doktoraalscriptie

Margriet Moerenhout

Maart 1985

D 335

OTHEF BIOLOGISCH

D 335

" VEGETATIEZONES VAN DE WERELD "

Klimatologische en bodemkundige achtergronden.

Doktoraalscriptie

Margriet Moerenhout

Maart 1985

Rijksuniversiteit Groningen
Bibliotheek Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN

Inhoud.

Samenvatting
1. Inleiding
2. Klimaat
2.1. Klimaatselementen
2.1.1. Zonnestraling
2.1.2. Wind
2.1.3. water
2.2. Seizoenen
3. Oorzaken van areaalbeperking
3.1. Klimatologische oorzaken
3.1.1. Droogte
3.1.2. Temperatuur
3.1.3. Vuur
3.2. Niet-klimatologische oorzaken
3.2.1. Continental Drift
3.2.2. Eilanden
3.2.3. Verspreiding
3.2.4. Concurrentie
3.2.5. Bodemgesteldheid
4. Zonobiomen van de wereld
4.1. Zonobioom I. Equatoriaal klimaat zonder jaargetijden
4.2. Zonobioom II. Tropische zomerregengebieden met loofverliezende wouden
4.3. Zonobioom III. Subtropisch droog klimaat met woestijnen
4.4. Zonobioom IV. Winterregengebieden met hardloof-houtsoorten
4.4.1. Mediterraan
4.4.2. Californisch
4.4.3. Chileens
4.4.4. Capensisch
4.4.5. Australisch

4.5. Zonobioom V. Warmgematigd, vochtig
4.6. Zonobioom VI. Gematigde nemorale klimaat
4.7. Zonobioom VII. Droge gematigde klimaat
4.8. Zonobioom VIII. Koud-gematigde boreale klimaat
4.9. Zonobioom IX. Arktisch toendraklimaat

5. De bodem
5.1. Faktoren die bodemvorming beïnvloeden
5.1.1. Klimaat
5.1.2. Organismen
5.1.3. Reliëf
5.1.4. Moedermateriaal
5.1.5. Tijd
5.2. Zonale bodems
5.2.1. Bodems van lage breedtegraden
5.2.2. Bodems in de warme klimaten van de middelste breedtegraden
5.2.3. Bodems in de koele klimaten van de middelste breedtegraden
5.2.4. Arktische gronden

6. De faktor water
6.1. Bodemwater
6.2. Ionentransport
6.3. Veldcapaciteit en verwelkingspunt
6.4. Vochtspanning
6.5. Water en metabolisme
6.6. Waterverzadiging
6.7. Zoute milieus

7. Een terugblik op de zonale vegetaties
7.1. Tropisch regenwoud
7.2. Moessonwouden en savannes
7.3. Woestijn
7.4. Subtropische vegetaties
7.5. Steppes en prairies

7.6. Taiga's en moerassen

7.7. Maritieme en alpiene droogtegrens van bos

8. De mens in het oecosysteem

Literatuur

Samenvatting

De vegetatietypen van de wereld zijn in te delen in zônes die Walter (14) zonobiomen noemt. De vegetatiesamenstelling en -struktuur binnen de zônes worden bepaald door diverse milieu-omstandigheden. De meest belangrijke hiervan zijn het klimaat en de bodem. Het klimaat heeft invloed op de vegetatie via neerslag, instraling van zonneënergie en temperatuur. Ook beïnvloed het klimaat de bodemvorming en hierdoor voor de vegetatie belangrijke bodemeigenschappen, zoals vochtcapaciteit, poriënvolume, doorluchting en voedselrijkdom.

Een belangrijke faktor in deze materie is het water. Water is voor de plant van levensbelang. Iedere plant moet een bepaalde hoeveelheid water op kunnen nemen om te kunnen groeien en zich voort te planten. Toch heeft ieder gebied, hoe droog of hoe nat het ook is, zijn eigen, aan dat milieu aangepaste soorten. In de bodem zorgt het water voor verwering, uitloging en uitspoeling, diverse erosie- en sedimentatieprocessen en voor het transporteren van voedingselementen naar de plant.

We zien dat er een evenwicht is tussen klimaat, bodem en vegetatie. Door onzorgvuldig ingrijpen van de mens in de laatste eeuwen is dit evenwicht echter op vele plaatsen verstoord. Soms reversibel, maar soms ook definitief.

Hoofdstuk 1

Inleiding.

Alle levende organismen op aarde worden gezamelijk de biosfeer genoemd. Tussen de biosfeer en de abiotische sferen (atmosfeer, lithosfeer en hydrosfeer) bestaat een ingewikkeld stelsel van wisselwerkingen:

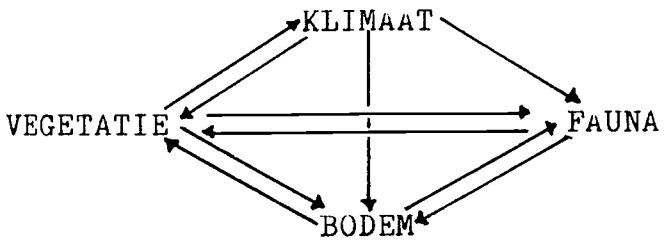


Fig. 1

De biosfeer kan opgedeeld worden in de geo-biosfeer (de terrestrische oecosystemen) en de hydro-biosfeer (de aquatische oecosystemen). Hier zal verder alleen ingegaan worden op de geo-biosfeer.

Het klimaat is van grote invloed op bodem, flora en fauna. Dit is een van de oorzaken dat de verspreiding van een plante- of diersoort beperkt is. Een bananeboom zul je niet op de toendra aantreffen en een ijsbeer niet in een tropisch regenwoud. (die ijsberen en de verdere fauna zullen hier niet uitgebreid behandeld worden, slechts soms zijdelings aangestipt)
Het is fascinerend te zien hoeveel planten zich hebben aangepast aan het klimaat waarin zij voorkomen. Toch zullen zij zich niet onbeperkt over "hun" klimaatsgebied verspreiden. Er spelen nog meer faktoren een rol als je de vraag wilt beantwoorden waarom plant X wel hier voorkomt en niet dáár. Zo zijn bijvoorbeeld de geologische en bio-geografische geschiedenis, de bodemgesteldheid, de onderlinge beïnvloeding van planten (o.a. concurrentie) en, niet te vergeten, de invloed van de mens van grote betekenis.

Al deze invloeden worden in de volgende hoofdstukken behandeld, waarbij de nadruk ligt op de bodem en de wisselwerking met het klimaat en de vegetatie.

Hoofdstuk 2

Klimaat.

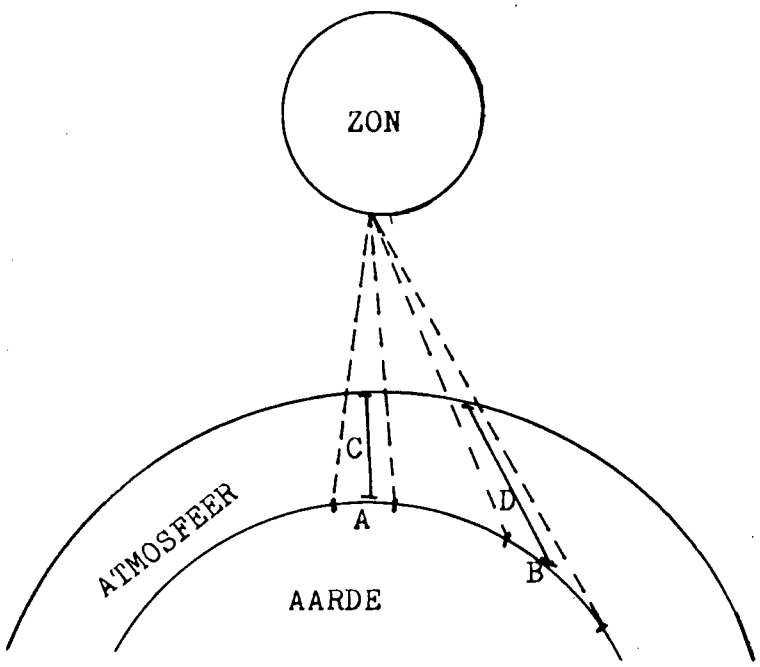
2.1. Klimaatselementen.

Voor een goed begrip van de volgende hoofdstukken zal hier beknopt uiteen gezet worden waardoor de drie belangrijkste klimaatselementen: zon, wind en water bepaald worden en hoe deze drie samenwerken in de vorming van het klimaat.

2.1.1. Zonnestraling.

De zon is de enige externe energieleverancier van de aarde. Zonder de zon zou er geen leven op aarde mogelijk zijn. De atmosfeer zou veel te koud zijn en plantegroei onmogelijk. Toch is ook nu de temperatuur niet overal gelijk op de aardbol. De hoeveelheid zonneënergie per oppervlak neemt af van de equator richting de polen. Hiervoor zijn twee oorzaken aan te wijzen:

1. Richting polen wordt de invalshoek van de zonnestralen kleiner, waardoor de energie verdeeld wordt over een groter oppervlak. (zie fig. 2, A < B)
2. Richting polen moet, door de kleinere invalshoek, een grotere afstand door de atmosfeer afgelegd worden zodat meer energie verloren gaar door terugkaatsing op deeltjes in de atmosfeer. (zie fig. 2, C < D)



Door deze twee factoren neemt de gemiddelde jaartemperatuur af van de equator naar de polen.

's Nachts is er geen energieïnflux van de zon. Toch blijft de aarde in de nacht redelijk warm doordat de door de aarde uitgestraalde energie (in de vorm van warmte) voor een groot gedeelte weer wordt teruggekaatst door waterdeeltjes in de atmosfeer.

2.1.2. Wind.

Wind is een luchtstroming, veroorzaakt drukverschillen in de atmosfeer. Lucht stroomt altijd van een hoge naar een lage luchtdruk. Dit verschil in luchtdruk wordt veroorzaakt door temperatuurverschillen op de aarde. Warme lucht is lichter dan koude en dus zal lucht bij opwarming gaan stijgen. Sterk vereenvoudigd kunnen we dit als volgt weergeven:

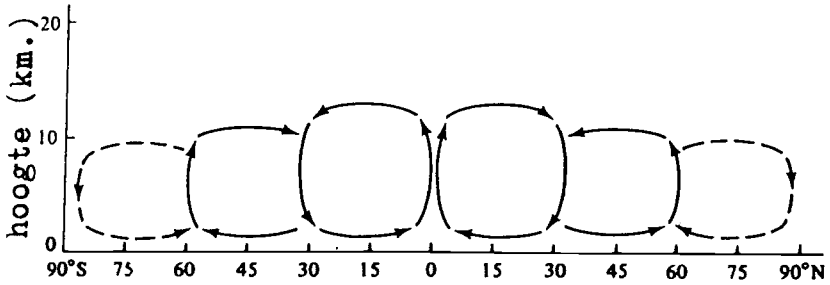


Fig. 3

Door de hoge temperaturen bij de equator ontstaat hier een stijgende luchtstroom. Hoger in de atmosfeer drijft deze lucht richting de polen. door de hoogte boven het aardoppervlak en het naar de polen drijven koelt de lucht weer af. Deze zal dan gaan zakken. De afgekoelde lucht stroomt dan langs het aardoppervlak gedeeltelijk weer naar de equator terug, gedeeltelijk verder naar de polen. Door dit stromen langs het aardoppervlak warmt de lucht weer op en stijgt weer. enz.

Door de draaiïng van de aarde gaan deze winden niet precies Noord-Zuid of Zuid-Noord maar krijgen een afwijking. Lucht die

van de equator af stroomt krijgt een "voorsprong" op de aarde doordat naar de polen toe de "snelheid" van de aarde afneemt. Wind die naar de equator toe waait krijgt een "achterstand". Dit is de Wet van Buijs Ballot. Hierdoor krijgen alle winden op het noordelijk halfrond een afwijking naar rechts en op het zuidelijk halfrond naar links. (zie fig. 4) De kracht die deze afwijkingen veroorzaakt noemen we de Carioliskracht.

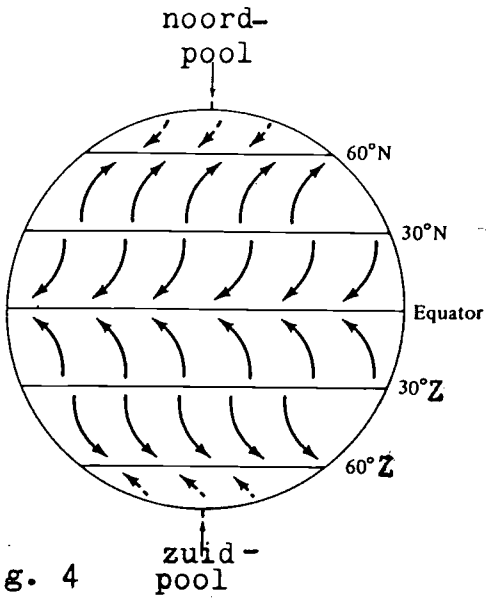


Fig. 4

2.1.3. Water.

Van alle watermassa's op aarde hebben de oceanen en de regen de grootste invloed op het klimaat.

Oceanen. De carioliskracht heeft op de stroming van de oceanen dezelfde werking als op de luchtstromingen. Hierdoor ontstaan warme, equatoriale stromingen langs de oostkusten van de kontinenten en koude, polaire stromen langs de westkusten.(zie fig. 5) Deze stromingen hebben een grote invloed op het klimaat van de gebieden waar zij langs stromen. De soortelijke warmte van water is heel hoog. Dat wil zeggen dat er veel energie nodig is om een bepaalde hoeveelheid slechts weinig op te warmen, maar ook komt er veel energie vrij bij slechts geringe afkoeling. Dit veroorzaakt de tempering van de maritieme klimaten

zodat deze veel minder extreem zijn dan de continentale klimaten.

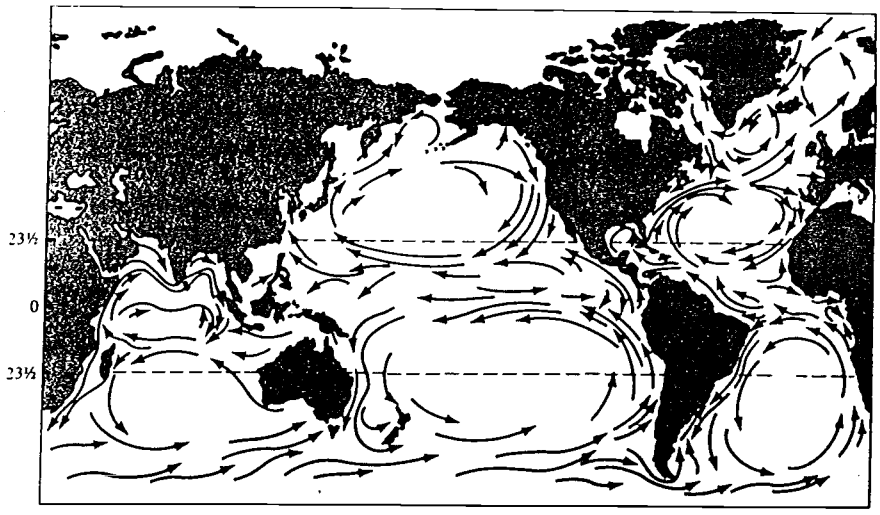


Fig. 5

Hierbij speelt echter de wind ook een grote rol: tussen 30° en 60° NB en ZB zijn door de overwegend weste winden de westkusten gematigd maritiem, maar de oostkusten continentaal. De zeestroming heeft langs deze oostkust geen of weinig invloed door de aflandige winden.

Regen. Warme lucht kan meer water bevatten dan koude lucht. Als warme, vochtige lucht opstijgt en hierdoor afkoelt, zal hij verzadigd raken. Na nog verdere afkoeling condenseerd de waterdamp. Hierdoor ontstaat neerslag. Het hangt van de temperatuur en de luchtstroming af in welke vorm deze neerslag naar beneden komt. De zware tropische regens rond de evenaar zijn van deze typische stijgregens.

Als koude, droge lucht daalt en hierdoor opwarmt, neemt hij vocht op en zorgt dus voor een droog klimaat. Onze woestijnen bevinden zich in zulke gebieden van dalende luchtstromingen, in combinatie met koude oceaanstromen die de aanlandige wind weinig vocht meegeven.

De hierboven beschreven basisklimaten worden genuanceerd door lokale omstandigheden zoals de aanwezigheid van zeeën,

meren en rivieren, en reliëf.

Vooral bergketens hebben een grote invloed op het klimaat ter plaatse door:

1. Verschillen in lichtintensiteit op de beide zijden die ook temperatuurverschillen veroorzaken: Noordzijde koel en schaduwrijk, zuidzijde warm en met een hoge lichtintensiteit. Dit althans voor het noordelijk halfrond. Op het zuidelijk halfrond ligt dit uiteraard andersom.
2. De aan de windzijde gelegen kant, de loefzijde, zal hogere windsnelheden kennen dan de van de wind afgekeerde zijde, de lijzijde. Dit veroorzaakt ook temperatuurverschillen en een verschil in luchtvochtigheid.
3. Door de stijgende luchtstromen aan de loefzijde ontstaan hier meer stijgregend dan aan de drogere lijzijde.

2.2. Seizoenen.

Seizoenen worden veroorzaakt door de draaiïng van de aarde om de zon. Door de schuine stand van de omwentelingsas van de aarde ten opzichte van de zon is de invalshoek van het zonlicht op een bepaalde plek op aarde niet constant. Met de zonnewende op 22 juni staat de zon loodrecht boven de kreeftskeerkring en met de zonnewende op 22 december boven de steenbokskeerkring. Op 21 maart en 23 september staat de zon loodrecht boven de evenaar. Zie fig. 6.

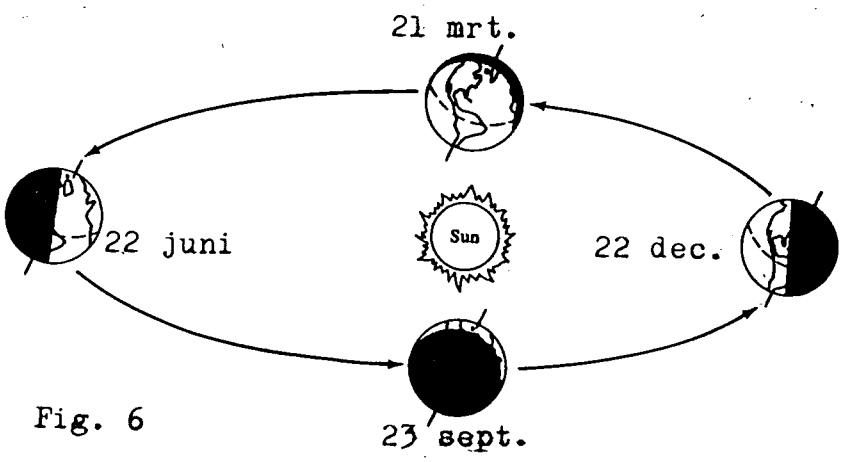


Fig. 6

Hier gaat mee gepaard dat op een bepaalde plek op aarde de daglengte zal variëren in de loop van het jaar. Bovendien verschilt de gemiddelde dagtemperatuur door verschil in invalshoek van het zonlicht. Deze variaties worden groter naarmate men de polen nadert, dit door de bolvorm van de aarde.

Iedere plek op aarde heeft per jaar evenveel uren dag als nacht. Alleen de verdeling over het jaar is verschillend: Op de equator zijn het hele jaar door de dag en de nacht precies 12 uur terwijl de polen 6 maanden continu licht hebben, gevolgd door 6 maanden continu donker. Zie fig. 7.

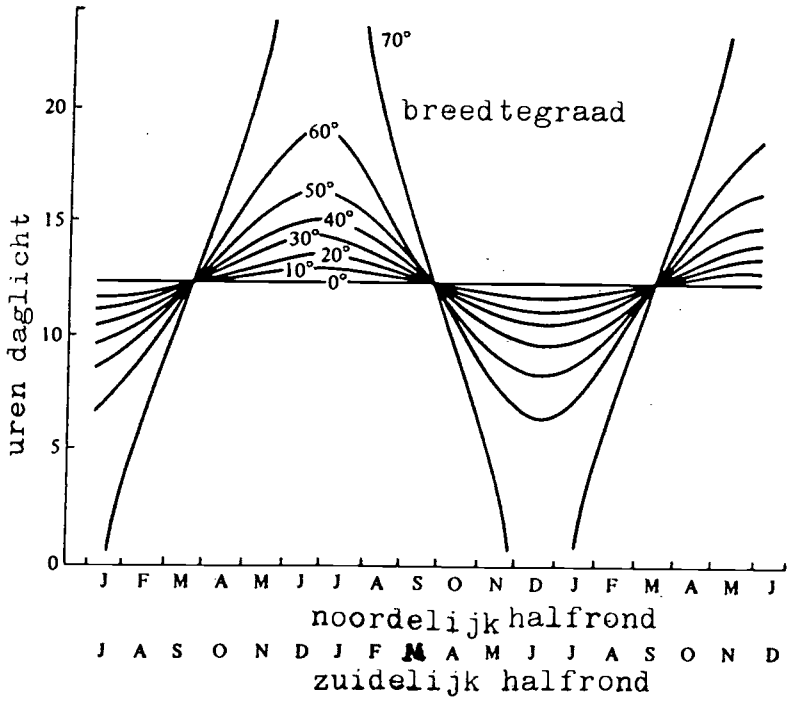


Fig. 7

Dit heeft als gevolg dat de temperaturen in de loop van het jaar bij de equator nagenoeg constant zijn terwijl richting de polen de temperatuur met de seizoenen steeds sterker varieert. Verschillen in temperatuur van dag tot dag worden voornamelijk veroorzaakt door de heersende wind en de bewolkingsgraad.

Hoofdstuk 3

Oorzaken van areaalbeperking.

3.1. Klimatologische oorzaken.

In de loop van de tijd hebben veel plantesoorten aanpassingen ontwikkeld aan de klimaatsomstandigheden waaronder zij groeiden. Het gevolg is dat zij beter in dat bepaalde klimaat kunnen groeien dan planten die die aanpassingen niet hebben, maar tegelijkertijd betekent dit een specialisatie die het areaal van de soort danig beperkt.

Deze specialisatie is niet alleen te zien tussen, maar ook binnen de soorten. Bij soorten met een groot areaal dat verschillende klimaten omvat, is genetische diversiteit ontstaan door verschillen in selektiedruk. Deze genetische variaties zijn echter niet zo groot dat we van aparte soorten kunnen spreken. Soms worden wel ondersoorten onderscheiden. Zulke typen, waarbij het genetische verschil is ontstaan door de milieuomstandigheden, noemen we oecotypen. Als we zulke typen naast elkaar, dus in gelijk milieu laten opgroeien, blijven de verschillen te zien. (12)

De vegetatie van een bepaald klimaat vertoont vaak dezelfde aanpassingen aan dat klimaat bij verschillende soorten. Vaak zijn deze soorten niet eens nauw verwant. De aanpassingen zijn dus onafhankelijk ontstaan. We spreken dan van een konvergente ontwikkeling. Voorbeelden hiervan zijn o.a. de grote verscheidenheid aan epifyten in tropische regenwouden (een aanpassing aan de geringe hoeveelheid licht op de bodem) en de succuluntie. In Amerika behoren de succulenten tot de familie van de Cactaceeën en in Afrika tot de Euphorbiaceeën. (10)

3.1.1. Droogte.

De vochttoestand van de bodem is een belangrijke determinant voor de verspreiding van soorten. Van natte naar droge gebieden gaand, vinden we achtereenvolgens hygrofyten, mesofy-

ten en xerofyten. Deze termen wijzen dus op de vraag naar vocht van de bedoelde soorten. Vooral gebieden met een tekort aan vocht geven een grote verscheidenheid aan aanpassingen te zien. We kunnen deze aanpassingen splitsen in twee groepen:

1. Het vermijden van droogte.
2. Het verdragen van droogte.

3.1.1.1. Het vermijden van droogte.

Vele soorten mijden droogte in de actieve fase van de plant. Dit kan op veel verschillende manieren gebeuren:

- Eenjarigen blijven als zaad over in de droge tijd. Zodra er regen valt, volgen kieming, bloei en zaadzetting elkaar snel op.
- Door het laten vallen van hun bladeren in de droge tijd beperken sommige soorten hun verdamping zodat weinig water gebruikt wordt. Uiteraard zijn deze planten dan in een rustperiode.
- Woestijnplanten hebben vaak grote wortelstelsels: zeer diepe penwortels om bij het grondwater te kunnen komen, of een oppervlakkig wortelstelsel om zoveel mogelijk water op te kunnen nemen na een regenbui. Ook een combinatie van de twee komt voor. Vaak is de ondergrondse biomassa hierdoor een aantal malen groter dan de bovengrondse. (10)

3.1.1.2. Het verdragen van droogte.

Ook voor het tolereren van droogte hebben planten verschillende strategieën ontwikkeld:

- Sommige droogtetolererende soorten kunnen zeer negatieve waterpotentialen in de cel verdragen. Het versgewicht van van deze planten kan met 70% afnemen voordat de bladeren sterven. Normaal gebeurt dit al bij 25-50% gewichtsverlies.
- Sclerofyle bladeren zorgen voor een lage verdamping door een klei bladoppervlak, verzonken huidmondjes en een dikke waslaag op het blad, de cuticula. Hierdoor kan ook tijdens droge perioden nog fotosynthese plaatsvinden. Overigens is de fo-

tosynthesesnelheid hiervan lager dan bij mesofyle bladeren, die deze kenmerken niet hebben. (10)

- Succulentie komt, zoals al eerder gezegd, voor bij zeer uiteenlopende families. Door verdikking van stengel en/of bladeren wordt de oppervlak/inhoud verhouding verkleind waardoor de verdamping beperkt wordt. Bovendien hebben succulenten een zeer dikke cuticula die verdamping tegengaat. (10)
- C_4 metabolisme is een fysiologische aktiviteit die veel voorkomt bij planten uit droge, warme en lichte gebieden, zoals de savannes. Bij droogte sluiten de huidmondjes gedeeltelijk, waardoor CO_2 opname beperkt wordt. C_4 planten hebben weinig of geen CO_2-verlies bij de fotorespiratie, dit i.t.t. de "normale" C_3 planten. Hierdoor verloopt de fotosynthese bij droogte efficiënter. Wel kost dit mechanisme meer energie maar dit is door de hoge lichtintensiteit geen beperkende faktor: er kan genoeg ATP gevormd worden. (12)
- Crassulacean Acid Metabolism oftewel CAM. Dit komt voor bij de meeste succulenten uit gebieden met een hete dag, een koele nacht en een droge grond. De planten nemen 's nachts CO_2 op wat dan wordt opgeslagen in appelzuur (Malaat). Overdag zijn de huidmondjes gesloten zodat geen verdamping optreedt. Dan wordt de CO_2 weer vrij gemaakt en met behulp van energie uit het zonlicht omgezet in suikers en zetmeel. De fotosynthesesnelheid is laag, maar er wordt maar zeer weinig water verbruikt. Sommige CAM planten gaan na een regenbui over op een C_3 metabolisme waardoor de fotosynthesesnelheid aanzienlijk wordt verhoogd. (12)

3.1.2. Temperatuur.

Zowel extreem hoge als extreem lage temperaturen hebben een grote invloed op de fysiologie van de plant.

3.1.2.1. Hoge temperatuur.

Plotselinge hitte, zoals bijvoorbeeld door brand veroorzaakt, veroorzaakt een stolling van eiwitten waardoor proto-

plasmatische strukturen vernield worden.

Langzaam opwarmen tot een hoge temperatuur zorgt voor een afbraak van eiwitten, waarbij ammoniak vrijkomt. Dit kan oplopen tot giftige concentraties.

Hitte verdragende planten hebben veel gehydrateerd (gebonden) water en kunnen hierdoor bij hoge temperatuur snel synthetiseren zodat de afbraak van de eiwitten teniet wordt gedaan en de ammoniakconcentratie geen schadelijk niveau kan bereiken.

Door het overblijven als sporen of zaden kunnen planten de hitte mijden. Zo kunnen temperaturen van meer dan 100°C verdragen worden zonder dat de kiemkracht afneemt. (12)

3.1.2.2. Lage temperatuur.

Temperaturen beneden het vriespunt kunnen de plant ernstige schade toebrengen door de vorming van ijskristallen in de cel. Deze kristallen doorboren membranen en de celwand en vernielen zo de celstruktuur. Ook kan de permeabiliteit van de membranen aangetast worden door het onwerkzaam worden van de regulerende enzymen. ATP synthese, een membraangebonden proces, wordt hierdoor ernstig verstoord.

Een koude nacht, vooral als deze gepaard gaat met vorst, remt de fotosynthese de volgende dag. Dit is een van de oorzaken van het ontstaan van de boomgrens: Als de hoeveelheid koolhydraten die de bomen produceren de in de respiratie verbruikte hoeveelheid niet meer overtreft, groeit de boom niet meer en gaat dood. Bovendien kunnen bomen in koude streken vaak niet genoeg water opnemen door de bevroren ondergrond.

Planten in rust kunnen veel lagere temperaturen verdragen dan aktief groeiende planten. Twee manieren van het verdragen van zeer lage temperaturen zijn:

1. Boomsoorten uit loofverliezende bossen en fruitbomen kunnen tegen strenge vorst tot -40°C door onderkoeling van het celvocht. Dit neemt de temperatuur aan van de buitenlucht zonder dat bevriezing optreedt.

2. Bomen uit boreale wouden onderkoelen niet. Hier wordt al het water (behalve het gehydrateerde) aan de cel onttrokken. Dit bevriest vervolgens buiten de cel. Zo kunnen deze planten temperaturen verdragen tot -196°C. Als de temperatuur stijgt en het ijs smelt, wordt het water weer in de cellen opgenomen en kan de plant weer in de aktieve fase overgaan.

Veel kleine toendraplanten mijden strenge vorst d.m.v. ondergrondse delen als overwinteringsorganen, of zijn aangewezen op een isolerende sneeuwlaag. (12)

3.1.3. Vuur.

In periodiek droge gebieden is vuur een veel voorkomend verschijnsel. Al voordat de mens het vuur ontdekte kwamen natuurlijke branden, ontstaan door blikseminslag, regelmatig voor. Veel planten die in zulke droge streken leven hebben aanpassingen ontwikkeld aan het vuur. De vormen waarin dit tot uiting komt lopen nogal uiteen, maar blijken allemaal efficiënt te zijn.

Een voorbeeld van zo'n aanpassing is het hebben van ondergrondse groeipunten, wat we bij een aantal verschillende geslachten zien. De bodem wordt bij een brand meestal niet erg heet doordat de warme lucht opstijgt en de grond bovendien een goede isolator is waardoor de hitte niet diep de bodem in kan dringen. Het afsterven van de bovengrondse groeitoppen, bijv. door vuur, stimuleert het uitlopen van de ondergrondse. De overlevingskans van de planten is echter niet 100%. Dit hangt onder meer af van de leeftijd van de plant en van de frekwentie waarin de branden elkaar opvolgen.

Een ander veel voorkomend verschijnsel is het stimuleren van de bloei door vuur bij zeer veel plantesoorten. De oorzaken hiervan zijn verschillend. Bij Xanthorrhoea ("grasbomen" op Australië) is het afsterven van het blad en het blootstellen aan rook de prikkel tot bloei. Bij een aantal terrestrische orchideeën is het vergrote aanbod van nutriënten door de vrucht-

bare as van belang. Voor andere is het de plotseling vergrote hoeveelheid opvallend licht of het wegvallen van concurrentie.

Veel planten uit streken die regelmatig door branden overvallen worden hebben houtige zaden of vruchten die alleen door de hitte van het vuur openbarsten, zodat de zaailingen kunnen profiteren van de gunstige omstandigheden na de brand.

Deze specialistische aanpassingen beperken het areaal van de bewuste soorten tot gebieden waar regelmatig branden voorkomen. (6).

3.2. Niet-klimatologische oorzaken.

Niet alleen het klimaat heeft invloed op het areaal van een plantesoort. Ook andere faktoren spelen hierbij een rol. Enkele hiervan worden nader besproken in de volgende paragrafen.

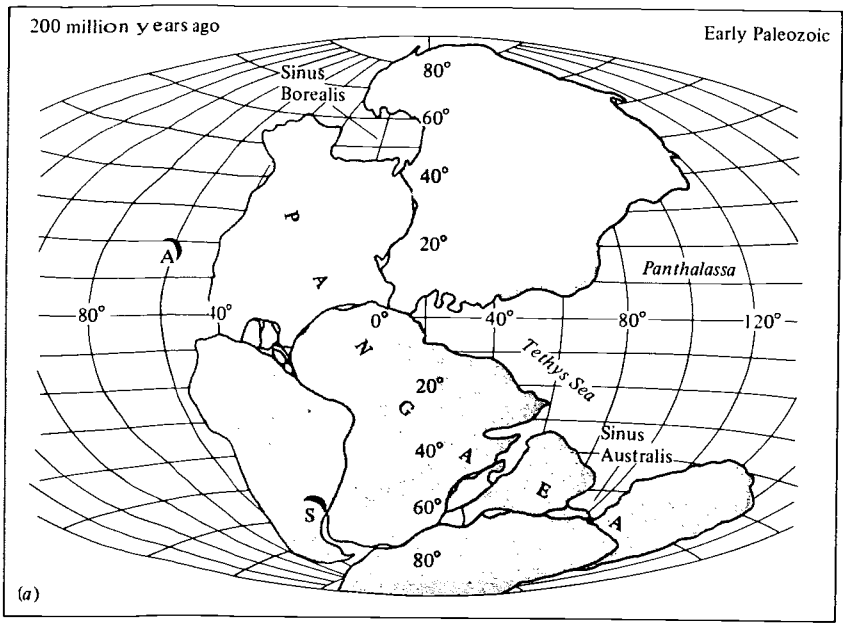
3.2.1. Continental Drift.

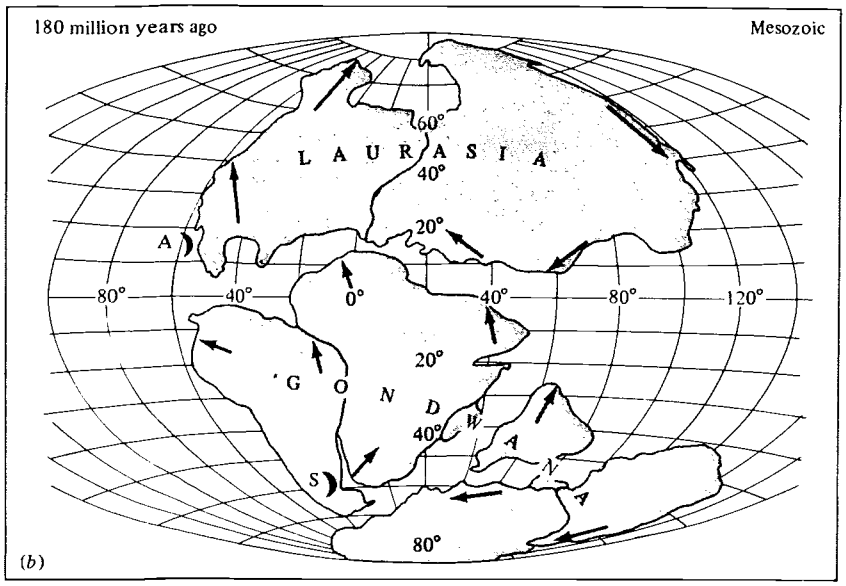
De ligging van de cintinenten ten opzichte van elkaar is niet altijd zo geweest als de huidige situatie. Volgens de Continental Drift Theorie bestond het landoppervlak oorspronkelijk uit twee oercontinenten: het noordelijke Laurasië en het zuidelijke Gondwana. Deze twee continenten hadden eens een verbinding door tijdelijke terugtrekking van de zee die ze scheidde. Deze twee oercontinenten splitsten zich in de huidige continenten. Over de datering van deze opsplitsing lopen de meningen uiteen. Volgens Du Toit begon de splitsing van Gondwana in het Krijt. Hierbij ontstonden Zuid Amerika, Zuid en Centraal Afrika, Australië, Antarktika en India. Laurasië splitste pas tijdens het Pleistoceen in Noord Amerika, Groenland en Eurasië.

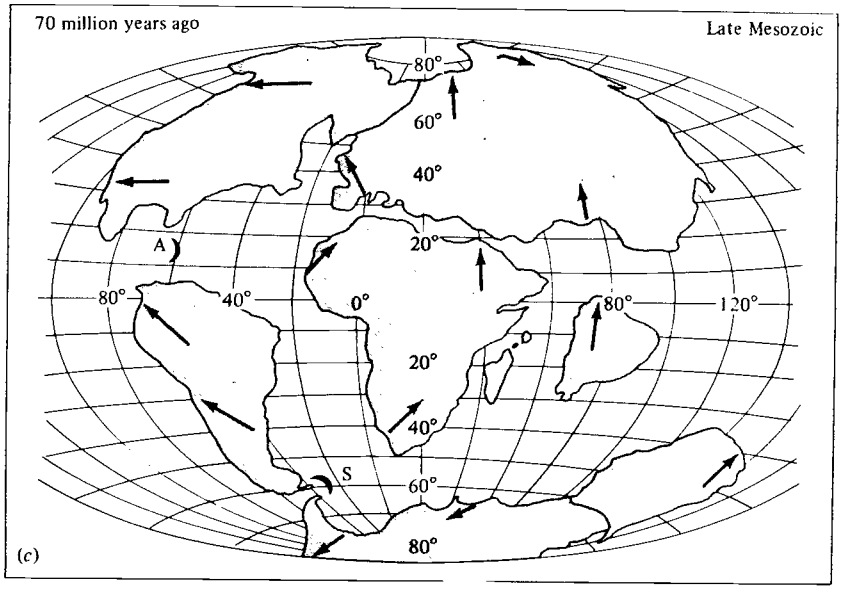
De continenten van Gondwana (behalve Antarktika) dreven noordwaarts en namen zo hun huidige positie in. (fig. 8a,b en c)

De theorieën over deze Continental Drift zijn opgesteld aan de hand van o.a. overeenkomsten in flora, fauna en geologische vondsten binnen de noordelijke en de zuidelijke continentgroep, en verschillen tussen deze beide.

Fig. 8


200 million years ago
Early Paleozoic
Sinus Borealis
80°
60°
40°
20°
0°
20°
40°
60°
80°
80°
40°
40°
80°
120°
Panthalassa
Tethys Sea
Sinus Australis
P A N G A E A
A
S
(a)


180 million years ago
Mesozoic
60°
40°
20°
0°
20°
40°
80°
80°
40°
40°
80°
120°
L A U R A S I A
G O N D W A N A
A
S
(b)


70 million years ago
Late Mesozoic
80°
60°
40°
20°
0°
20°
40°
60°
80°
80°
40°
80°
120°
A
S
D
(c)

Na de opsplitsing van de oercontinenten ging de evolutie van planten- en dierenrijk voort, waardoor ook verschillen tussen de continenten ontstonden. Dit heeft geleid tot de indeling van de wereld in florarijken: De noordelijke continentgroep vertoont zoveel overeenkomsten daat deze tot één florarijk gerekend wordt: de Holarktis. De vroege splitsing van Gondwana leidde tot vrij grote verschillen tussen de continenten. Hierdoor zijn hier verschillende florarijken te onderscheiden: Neotropis (Z. Amerika), Palaeotropis (Afrika, India en Indonesië), Capensis (Z. Afrika), Australis (Australië) en Antarktis (Z. Amerika en Antarktis). (zie fig. 9)

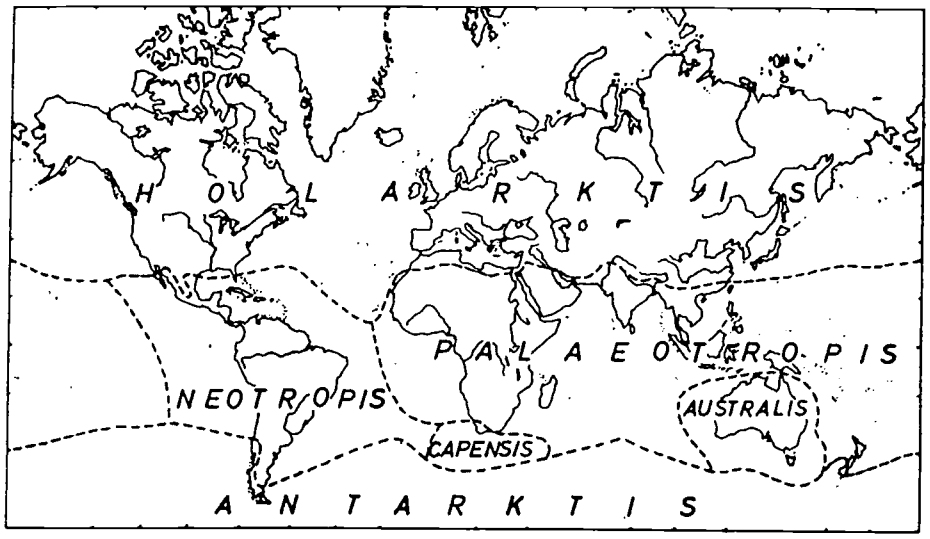


Fig. 9

De dierenrijken stemmen met deze indeling grotendeels overeen.

De grenzen van de florarijken zijn niet scherp afgebakend maar vertonen grote overgangen. Dit komt o.a. door de invloeden van klimaatsomstandigheden tijdens de volgende perioden. Hierdoor ontstonden ook binnen de florarijken al grote verschillen. In het Pleistoceen zijn bijv. door de afwisselende ijstijden vooral in Europa veel genera uitgestorven die nu nog wel in Noord Amerika en Azië voorkomen. (10, 14)

3.2.2. Eilanden.

Ook toen de continenten hun huidige positie al hadden inge-

nomen, ging de ontwikkeling van de vegetatie door; Op ieder continent haar eigen weg. Maar ook binnen de continenten ontstond een heterogene flora door barrières op kleinere schaal. Een voorbeeld hiervan zijn de zeeën die voor een heel specifieke vegetatie op eilanden zorgden. Door de geïsoleerde ligging ontwikkelden flora en fauna zich onafhankelijk van deze van het vasteland. Hierdoor ontstonden de zogenaamde endemen. Dit zijn soorten die alleen op een bepaald eiland voorkomen (of in een bepaald land) en nergens anders. Zo is op Hawaïi 97.5% van alle soorten endemen en op Nieuw Zeeland 72%.

Andere natuurlijke barrières die zorgden voor een heterogene ontwikkeling zijn rivieren en bergketens. Voor waterplanten fungeert het land als een barrière. (10, 14)

3.2.3. Verspreiding.

De manier van verspreiden van een plantesoort bepaalt in hoge mate de omvang en grenzen van zijn areaal.

Verspreiding over langere afstanden heeft het voordeel van een snelle ptentiële uitbreiding van het areaal. Nadelen zijn echter dat het zaad grote kans heeft op een plek terecht te komen die niet geschikt is voor kieming en/of groei en dat er meestal te weinig zaden op een plek terecht komen om de soort kansrijk te laten zijn ten opzichte van concurrenten. Langeafstandsverspreiding omvat vnl. wind- en zeeverspreiding. Ook verspreiding door vogels en vissen kan over grote afstanden plaatsvinden.

Verspreiding over korte afstanden kunnen we onderverdelen in verspreiding door dieren (klitten in vacht, opeten en uitpoepen van zaden en verslepen door mieren) en de mechanische verspreiding zoals we die bij bijvoorbeeld het springzaad zien. (7, 16)

3.2.4. Concurrentie.

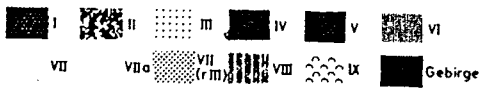
Aan de grens van een areaal komen plantesoorten in contact met soorten uit het aangrenzende areaal. Hier kan zodanige

concurrentie ontstaan dat soorten die wat het milieu betreft goed buiten hun areaal zouden kunnen groeien, toch beperkt worden in hun uitbreiding door deze concurrentie. Zo ontstaat een geleidelijke overgang van het ene areaal in het andere. (14)

3.2.5. Bodemgesteldheid.

De bodemgesteldheid heeft een grote invloed op de samenstelling van een vegetatie en dus op de verspreiding van soorten en soortengroepen over de wereld. De geschiktheid van de bodem wordt bepaald door de combinatie van een aantal bodemfactoren zoals struktuur, moedergesteente (minerale samenstelling), vochtigheid en voedselrijkdom. Hier wordt in hoofdstuk 5 en 6 verder op in gegaan.

Fig. 10 t/m 15, verklaring der tekens.



a- voor het betreffende zonobioom relatief aride
h- voor het betreffende zonobioom relatief humide
oc- een oceanisch (maritiem) getint klimaat
co- een continentaal getint klimaat
fr- veel voorkomende vorst in tropische gebieden
wr- voor het ZB abnormale winterregen overheersend
sr- zomerregen overheersend
swr-twee regentijden.
ep- periodieke regen, bijv. in extreme woestijnen
nm- niet meetbare neerslag door dauw of nevel

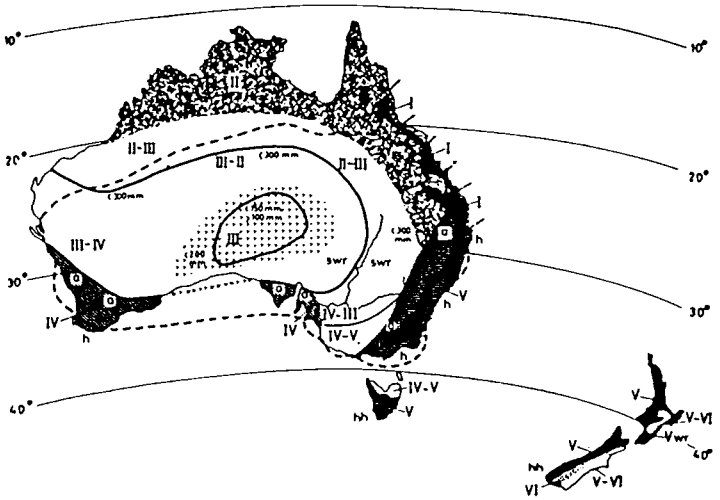


Fig. 10

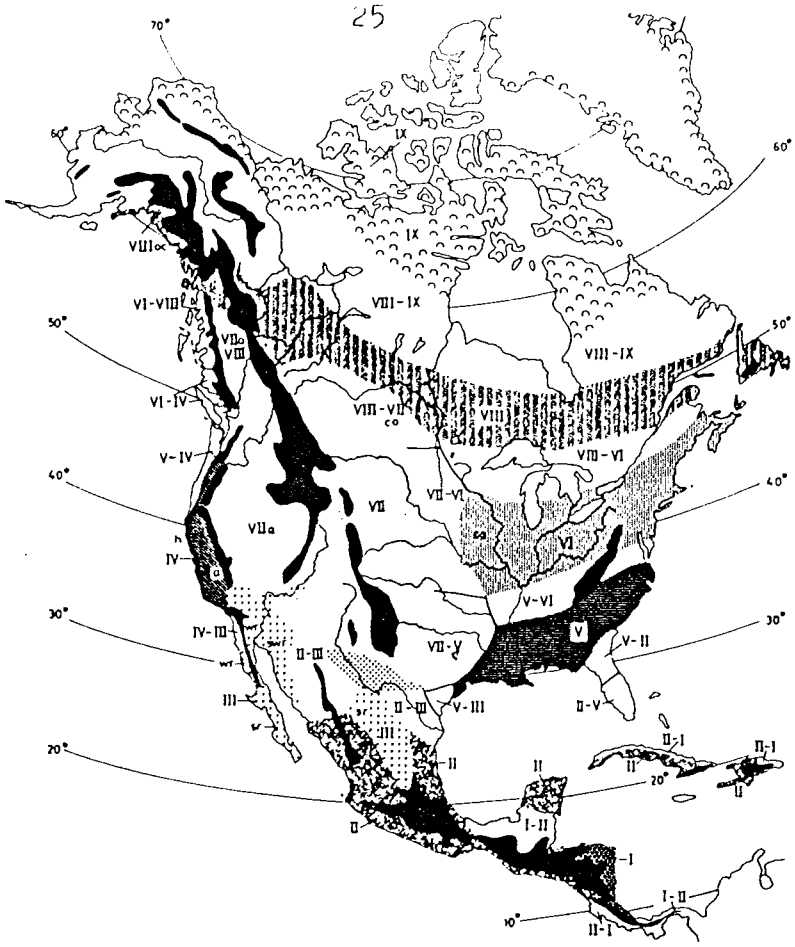

70°
60°
50°
40°
30°
20°
10°
IX
VIII oc
VI-VIII
VIIa
VIII
VI-IV
V-IV
IV
IV-III
III
VII
VIIa
VIII-IX
VIII-VII
co
VII-VI
VI
V-VI
V
VII-V
II-III
V-III
V-II
II-V
II-I
I-II
I

Fig. 11

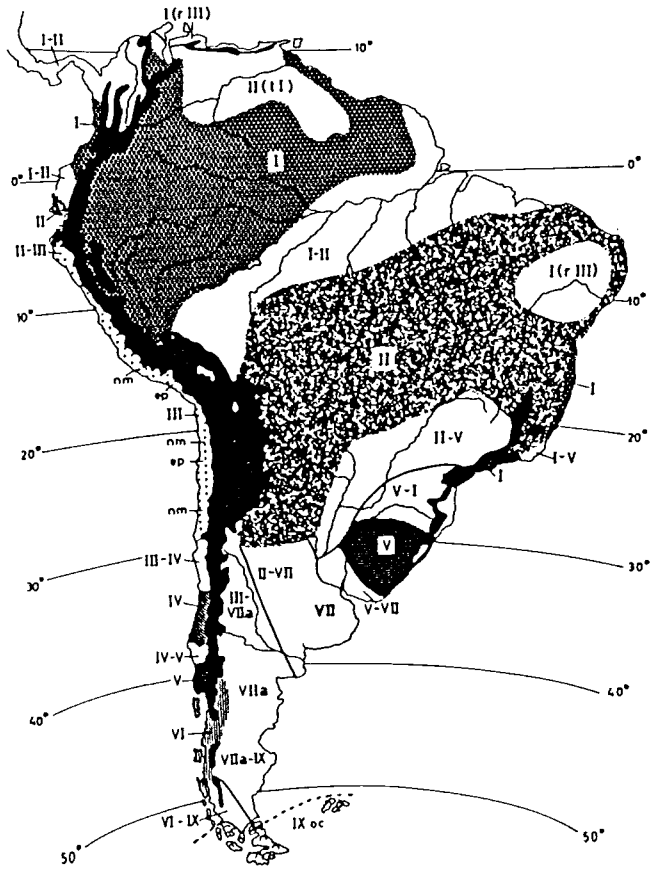

I(r III)
I-II
10°
II(II)
I
0°
II
II-III
I-II
I(r III)
II
III
nm
ep
III-IV
IV
IV-V
V
VI
VIIa-IX
VI-IX
IX oc
II-VII
III-VIIa
VII
V-VII
V
V-I
I-V
II-V
20°
30°
40°
50°

Fig. 12

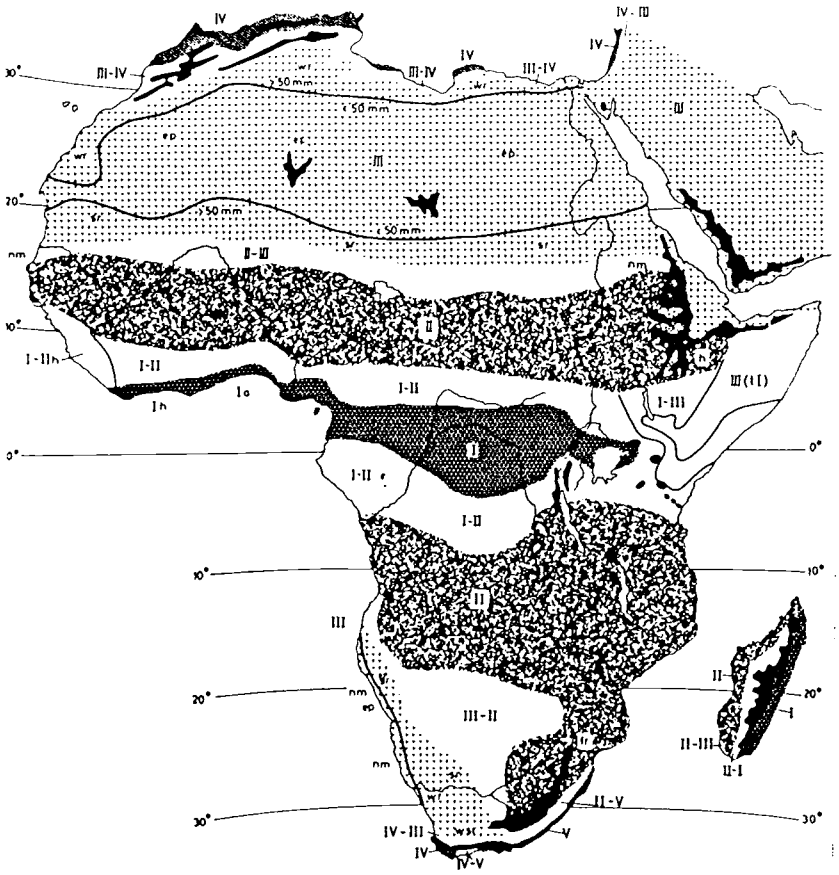

30°
20°
10°
0°
10°
20°
30°
50 mm
III-IV
IV
IV-III
III
II-III
II
I-II
I-III
III(II)
II-V
IV-III
IV-V
V
III-II
II-I
I

Fig. 13

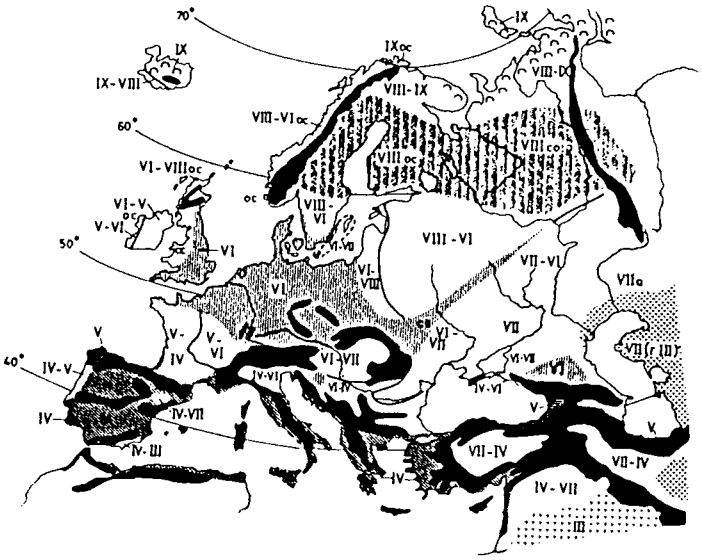

70°
60°
50°
40°
IX
IX-VIII
VIII-IX
VIII-VI
VI-VIII
VI-V
V-VI
VIII-VI
VII-VI
VII
VII-IV
IV-VII
IV-V
IV
V
VI-VII
VII-IV

Fig. 14

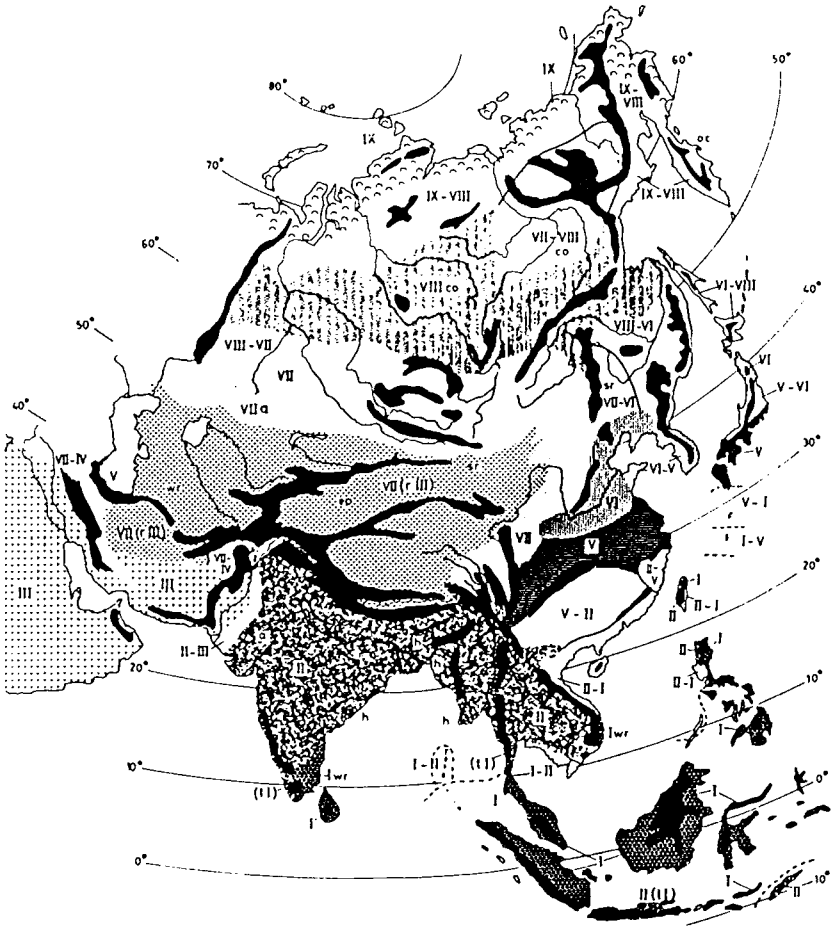

IX
IX - VIII
IX - VIII
VII - VIII
co
VIII co
VIII - VI
VI - VIII
VI
V - VI
V
VIII - VII
VII
VII a
VII - VI
VI - V
VII - IV
V
VII (r III)
VII (r III)
VII
V
V - I
I - V
III
III
II - III
V - II
II - I
II - I
II - I
I
Iwr
I - II
(II)
I - II
I
I
I
I
II (II)
I
II
80°
70°
60°
50°
40°
30°
20°
10°
0°
10°

Fig. 15

Hoofdstuk 4

Zonobiomen van de wereld.

In dit hoofdstuk zal in het kort beschreven worden wat de belangrijkste kenmerken zijn van de verschillende zonobiomen. De verspreiding is weergegeven in fig. 10 t/m 15.

4.1. Zonobioom I. Equatoriaal klimaat zonder jaargetijden.

Het klimaat in deze zône wordt gekenmerkt door het ontbreken van seizoenen, het hele jaar door veel regen en hoge temperaturen. De natuurlijke vegetatie in dit klimaat is het tropisch regenwoud.

Een tropisch regenwoud is als volgt opgebouwd: Bomen zijn dominant. De boomlaag bestaat uit twee tot drie etages. De hoogte is ± 60 m. Het bladerdek is gesloten. De struik- en kruidlaag zijn niet duidelijk te onderscheiden. Sommige kruiden worden meters hoog, zoals de banaan. Er is weinig ondergroei van kruidachtigen. Karakteristiek is het voorkomen van lianen en veel epifyten.

De soortenrijkdom is erg groot. Alleen aan bomen vinden we al 40-100 soorten per hektare.

De bomen zijn slank met een kleine kroon door de dichte stand. Van sommige soorten worden de individuen 200-250 jaar oud. De worteldiepte is uitzonderlijk klein: maximaal 30 cm. Dit komt door de zeer gering dikte van de voedselbevattende bodemlaag. Om toch voldoende steun te hebben, hebben veel boomsoorten plankwortels ontwikkeld. Deze kunnen tot 9 meter hoog worden en even zover van de stam afrijken. Zie fig. 16.

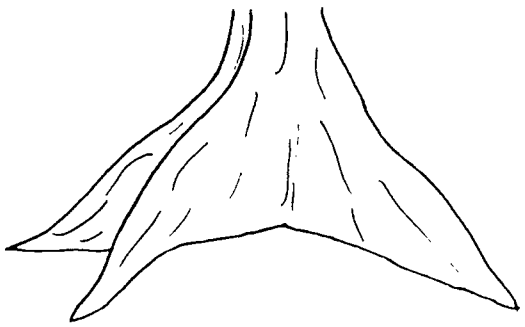


Fig. 16

De bladeren van tropische bomen zijn groter naarmate het klimaat warmer en natter wordt. Daarbij zijn de bladeren die direkt aan het licht zijn blootgesteld kleiner dan de schaduwbladeren. Veel soorten vertonen zgn. druppelspitsen aan de bladeren, waardoor deze sneller droog zijn na regen.

Gezien het ontbreken van seizoenen is er geen algemene bloeitijd in een tropisch regenwoud. Wel hebben de meeste planten een bepaalde cyclus. Deze duurt echter geen 12 maanden, maar loopt tussen de soorten uiteen van 2 tot 32 maanden.

Door het dichte bladerdak komt er weinig licht op de bodem. De kleine kruiden moeten dan ook aangepast zijn aan een zeer geringe hoeveelheid licht. Lianen en epifyten, ook kruidachtige planten, zoeken het licht op door resp. er naar toe te groeien en hun hele leven boven in de boomkruinen door te brengen.

Lianen kiemen in de bodem en groeien dan zo snel mogelijk naar het licht. Ze zijn beperkt tot vochtige streken: Door de grote hoogte loopt bij droogte de zuigspanning in de bladeren zo hoog op dat de waterkolommen in de bastvaten breken.

Epifyten kiemen in de boomkruinen. Hierbij hebben ze het voordeel van veel licht, maar het nadeel van een slechte watervoorziening. Wateropname is alleen mogelijk tijdens regen. Hierdoor is de regenfrekwentie belangrijker dan de absolute hoeveelheid regen. De regenfrekwentie is in hellingbossen groter door de stijgregens. Hierdoor zijn deze bossen rijker aan epifyten dan de in de vlakten gelegen bossen. Dit geldt ook voor de nevelbossen waar konstant water van de bomen druppelt. Problemen met watergebrek worden verder uit de weg gegaan door de verdamping te reduceren. Succulentie komt veel voor bij epifyten en veel orchideeën hebben bovendien knollen waarin water wordt opgeslagen. Veel epifyten houden afval zoals gevallen blad, vogelmest e.d. vast en vormen zo hun eigen bodem. Zo ontstaat een heel apart oecosysteem waarin we een heel byzondere flora en fauna vinden. Alleen al in de bekers van Bromelia's leven diverse algen, muskietenlarven en waterinsekten. (14)

4.2. Zonobioom II. Tropische zomerregen gebieden met loofverliezende wouden.

In deze zône treffen we een warm, vochtig en een koel, droog jaargetijde aan. In de natte tijd neemt de bodem zoveel vocht op dat hij in het droge jaargetijde niet geheel uitdroogt.

Dit laatste is heel belangrijk voor de bomen die, ondanks hun bladverlies, in deze droge tijd toch vrij veel water verdampen via takken en de stam. Aan het begin van de natte tijd vormen de bomen grote, dunne en droogtegevoelige bladeren die een hoge assimilatiesnelheid hebben zodat genoeg bouwstoffen worden gemaakt om ook de droge tijd zonder blad door te komen. De Moessonwouden vinden we in deze streken.

De bloeitijd van de bomen ligt vlak voor de regentijd. De bloemen verdampen weinig water en in een onbebladerd bos is de bestuiving effektiever.

Op veel plaatsen in deze zône treffen we laterietkorsten op verschillende diepten in de bodem aan. Deze lagen verstoren de waterhuishouding dusdanig dat hier geen ontwikkeling van bos mogelijk is. Bovendien is de bodem hier erg arm aan voedingsstoffen. Op deze plaatsen ontstaan savannes. Dit zijn oecologisch homogene plantengemeenschappen van verspreid staande houtige gewassen in een relatief droog grasland. (14)

4.3. Zonobioom III. Subtropisch droog klimaat met woestijnen.

Deze zône wordt gekenmerkt door een zeer geringe neerslag van minder dan 200 mm. per jaar, terwijl de potentiele verdamping de 2000 mm. per jaar overtreft. Door deze extreem droge lucht zijn in- en uitstraling van warmte zeer sterk, wat leidt in grote verschillen in dag- en nachttemperatuur.

Alle woestijnen hebben gemeen dat de dichtheid van het plantendek heel klein is door de grote concurrentie om water. Bij deze concurrentie speelt allelopathie vaak een rol: Sommige planten scheiden een stof af die giftig is voor andere planten, zodat ze geen concurrenten om water in hun omgeving hebben.

De verovering van woestijnen door de planten vondt plaats

toen de verschillende florarijken al afgegrensd waren. De aanpassingen aan het leven onder droge omstandigheden hebben zich dan ook onafhankelijk van elkaar ontwikkeld. Hierdoor zijn niet alleen de soortensamenstellingen van de woestijnvegetaties verschillend, maar ook de levensvormen, al zijn er wel convergente ontwikkelingen geweest. (zie 3.1.)

In de woestijnen komen ook planten voor die niet aan droogte zijn aangepast. Zij groeien bijvoorbeeld in grondwatervoerende valleien, oases, of blijven de droge tijd over als zaad (therofyten) of in de bodem (geofyten) en groeien en bloeien alleen in de natte tijd. De meeste woestijnen hebben een regentijd, behalve de centrale Sahara en de Namib-woestijn. (14)

4.4. Zonobioom IV. Winterregengebieden met hardloof-houtsoorten.

Droge, hete zomers (vaak leidend tot branden) en natte, koele winters zijn karakteristiek voor deze zône. Vorst komt slechts zelden voor. We kunnen dit de droge subtropen noemen (uitgezonderd woestijnen).

De natuurlijke vegetatie is hardloofbos. Door het klimaat zijn er twee groeiperiodes. Ten eerste de lente, als de bodem nog vochtig is en de temperaturen stijgen. In deze periode valt ook de bloeitijd. De tweede periode is de herfst, als de temperaturen nog vrij hoog zijn en de eerste regen is gevallen. De zomers zijn te droog om groei mogelijk te maken, de winters zijn te koud.

Deze zône is onder te verdelen in 5 groepen:

4.4.1. Mediterraan.

De natuurlijke vegetatie is hardloofbos van Quercus ilex (steeneik). Tegenwoordig is daar maar weinig van terug te vinden omdat dit gebied een van de oudste cultuurgebieden is. De natuurlijke vegetatie moest al lang geleden wijken voor cultuurgewassen. Hellingen werden ontbost waardoor bodemerosie optrad. Hier vonden we nog verschillende degradatiestadia van de

Quercus ilex wouden: de Macchie en de Garigue. Natuurlijke Quercus ilex wouden vinden we alleen nog op sommige plekken in het Atlasgebergte.

4.4.2. Californisch.

Dit is een smalle strook langs de westkust van Californië, in het oosten begrensd door gebergten (Kaskaden, Sierra Nevada).

Van noord naar zuid neemt de hoeveelheid regen sterk af. Hierdoor komt alleen in het noorden een echte Quercus ilex vegetatie voor, terwijl we in het "te droge" zuiden een struikgewasvegetatie aantreffen, Chaparall genaamd.

4.4.3. Chileens.

Chili vertoont van noord naar zuid gaand alle overgangen van subtropische woestijn via een hardloofgebied naar zeer vochtige gematigde en subarktische wouden. De koude Humboldtstroom, die langs de Chileense kust stroomt, tempert de zomers in het hardloofgebied zodat deze minder heet en droog zijn dan de andere tot ZB IV behorende gebieden.

Cili behoort tot een ander florarijk dan Californië en het Mediterrane gebied, zodat we hier andere soorten aantreffen. Alleen de cultuurgewassen zijn hetzelfde. Deze zijn door de mens ingevoerd.

4.4.4. Capensisch.

Dit gebied is beperkt tot het uiterste zuid-west puntje van Afrika, maar omvat een heel florarijk: Capensis. De soortenrijkdom is hier zeer hoog. De hardloofvegetatie wordt hier Fijnbos genoemd en is een struikgewas van Proteaceeën. Ook Ericaceeën komen hier veel voor. De bodem is zuur en arm. De veelvuldige branden waren natuurlijk, maar tegenwoordig worden ze vaak door de mens veroorzaakt. Op de Tafelberg hangt een permanente nevel, waardoor het hier zeer vochtig is. Hier treedt verheiding en vervening op.

4.4.5. Australisch.

Ook Australië omvat een heel florarijk: Australis, met als gevolg ook hier een heel eigen vegetatie. Een deel van de Australis is bezet met droog-subtropische vegetatie.(ZB IV). De boomvorm overheerst hier. Deze bomen zijn voornamelijk Eucalyptussoorten. Bijzonder hier zijn o.a. de "grasbomen" (Xanthorrhoea, Kingia). De bodem is heel arm. Dit heeft een grote uitbreiding van het geslacht Drocera tot gevolg gehad, waarvan 47 soorten te vinden zijn. Ook de Adelaarsvaren komt hier voor. Evenals in de andere gebieden van dit zonobioom zijn natuurlijke branden hier talrijk. Behalve om de flora, staat Australië ook bekend om zijn uitzonderlijke fauna. Bekende voorbeelden zijn de eierleggende zoogdieren (vogelbekdier, mierenegel) en de buideldieren. (14)

4.5. Zonobioom V. Warmgematigd, vochtig.

Deze zône is op te vatten als een overgang tussen tropisch-subtropische en gematigde gebieden. Er is geen droge periode, maar wel zijn de zomers warm en de winters koel. De winter is hierdoor een rustperiode voor de vegetatie. We zouden hier kunnen spreken van de vochtige subtropen.

Er kan een splitsing gemaakt worden in de west- en de oostkusten van de continenten.

Westkusten. In Noord-Amerika vinden we van Zuid-Canada tot Noord-Californië de Sequoia sempervirens wouden en naar het noorden Douglassparrewouden. In West-Europa komen deze coniferen niet voor. Hier vinden we heideformaties met soms Berken. Dit zien we in Wales, West-Schotland, N.W. Spanje, de westkust van Noorwegen met de Lofoten.

Oostkusten. Deze gebieden staan onder invloed van de Passaat- en Moessonwinden. De wouden bestaan uit loofverliezende én groenblijvende soorten. Deze soortenrijke gebieden zijn slecht onderzocht zodat er weinig over bekend is. In Australië vinden we langs de oostkust boomvarens zoals Dicksonia antarctica in wouden

van de Antarctische Beuk: Notofagus. De Eucalyptussoorten kunnen hier door het ontbreken van een echte winter meer dan 100 meter hoog worden. (14)

4.6. Zonobioom VI. Gematigde nemorale klimaat.

Dit klimaat wordt gekenmerkt door niet te warme zomers en koude winters. Hier treffen we alleen loofverliezende bomen aan. Het bladverlies van de bomen is hier obligaat, en niet, zoals in de tropen, facultatief; in de tropen verliezen normaal groenblijvende bomen hun blad in een extreem droge tijd. In de gematigde klimaten is de bladval niet direkt door het weer bepaald. Ook in een kas laten de bomen hun blad vallen. Wel kan licht enig uitstel van bladval veroorzaken. Bomen die in de buurt van een straatlantaarn staan blijven in de herfst langer groen. De daglengte blijkt dus wel invloed te hebben.

Overheersende boomsoorten zijn Eik (Quercus) en in het noorden de Berk (Betula). Bossen hebben een of twee boomlagen, een struiklaag en een kruidlaag. De moslaag komt meestal niet tot ontwikkeling door bedekking met gevallen blad. Wel groeien er mossen op verhogingen zoals rotsblokken en boomstammen en -stronken.

Waar vroeger het bos gekapt werd spoelden veel voedingsstoffen uit omdat ze niet meer vastgehouden werden door de bomen. Hierdoor ontstond een zure, arme grond waarop zich een heidevegetatie ontwikkelde. Deze heide werd door de mens in stand gehouden door begrazing en afplaggen ten bate van de potstallen en hiermee bemesting van de akkers.

Gaan we naar het noorden, dan worden de zomers korter en de winters strenger. Hier zien we de naaldbomen verschijnen. Ze zijn winterhard en verliezen geen blad. Ze kunnen dus zodra de temperaturen gaan stijgen in het voorjaar gaan assimileren zodat ze een efficiënter gebruik maken van de korte zomer dan loofbomen, die eerst nog blad moeten vormen. (14)

4.7. Zonobioom VII. Droge gematigde klimaat.

De winters in dit klimaat zijn koud. De geringe hoeveelheid

regen valt, afhankelijk van het gebied, in de winter of in de zomer. Bij grote droogte ontstaan zogenaamde koude woestijnen, zoals de Gobiwoestijn en de woestijnen van het Tibettaanse gebergte. De vegetatietypen worden hier voornamelijk door de bodem bepaald. In iets vochtiger delen van Azië vinden we steppen die i.t.t. de savannes van ZB II soortenrijk en vruchtbaar zijn. De groeiperiode is kort. Deze begint na het smelten van de sneeuw in de lente. Van april tot midden juli is de bloeitijd, waarna alles verdroogt.

In Noord-Amerika vinden we de prairie. Er komen hier veel verschillende vegetatietypen voor, doordat de vochtigheid afneemt van oost naar west en de temperatuur toeneemt van noord naar zuid. Hier komen veel natuurlijke branden voor die boomopslag verhinderen. Bovendien graasden hier vroeger de bisons die bijdroegen tot het boomvrij houden van de prairie totdat de kolonisten begonnen met hun meedogenloze slachting onder deze dieren.

De grassteppen op het zuidelijk halfrond, in Oost-Argentinië, worden pampa's genoemd. In dit gebied valt relatief veel regen, maar toch overtreft de potentiele verdamping de neerslag zodat ook hier een aride klimaat heerst. (14)

4.8. Zonobioom VIII. Koud-gematigde boreale klimaat.

Deze zône begint daar, waar voor loofboomsoorten de zomers te kort zijn en de winters te lang. Het aantal zomerdagen waarbij de temperatuur boven de 10°C komt is hier minder dan 120. De winter is langer dan 6 maanden. De noorgrens van de zône ligt bij 30 dagen 10°C en een winter van 8 maanden.

In deze zône overtreft de neerslag de verdamping. Het klimaat is dus humide. Daar waar water stagneert treedt veenvorming op. We vinden hier vooral veel Sphagnumsoorten. Een zeer groot deel van west-Siberië bestaat uit veen.

Deze zône is in twee gebieden in te delen:
In de oceanische, relatief gematigde streken vinden we de taiga's. Dit zijn sparrebossen met een kruidlaag van Blauwe of Rode bosbes, of klaverzuring. Typisch is hier ook de Wolfs-

klauw (Lycopodium). De bodem is bedekt door een gesloten moslaag. Ook dennenbossen komen voor. Hier bestaat de ondergroei voornamelijk uit heide.
In de continentale, zeer extreme streken is de bodem permanent bevroren tot een diepte van 250-400 meter. (permafrost) Alleen de bovenste 10-50 cm. ontdooit in de zomer. De neerslag is zeer gering, maar de bomen hebben voldoende aan het smeltwater uit ge grond. We treffen hier een open larixbos aan met een ondergroei van dwergstruiken. Verder naar het noorden gaan deze bossen over in dwergstruiktoendra's met o.a. Betula exilis en Rhododendron parviflorum. (14)

4.9. Zonobioom IX. Arktisch toendraklimaat.

Hiet komen de temperaturen maar 55- 188 dagen boven het vriespunt. Door de permafrost is de bodem vrij vochtig, ondanks de zeer geringe hoeveelheid neerslag van 20 mm. per jaar. Toch treedt hier geen veenvorming op zoals bij de niet-arktische toendra vanwege de te geringe produktie van de vegetatie.

Op droge bodems overheerst hier de korstmossentoendra. Op vochtige bodems vinden we ook gewone mossen, maar geen Sphagnum.

Verspreiding van vruchten en zaden gaat hier in 84% van de gevallen door de wind en in 10% door water. Besvruchten (verspreiding door dieren) zien we alleen in de woudtoendra's.

Lemmingen veroorzaken in deze streken grote verstoringen van de vegetatie door kaalvraat en het graven van holen. Zulke gestoorde plaatsen hebben een heel specifieke vegetatie die duidt op een secundaire successie.

Gaan we nog verder richting de pool dan wordt het te koud voor plantengroei. Dit zijn de toendrawoestijnen.

Op Antarctica is geen plantengroei van betekenis. Slechts hier en daar groeit een mosje of wat korstmos. (14)

Hoofdstuk 5

De bodem.

Zoals in paragraaf 3.2.5. al is opgemerkt, is het substraat waarop de plant groeit, de bodem, van grote betekenis voor de mogelijkheden van groei en succes van de plant. Deze neemt er zijn voedsel, water en zuurstof uit op en vindt er houvast.

Het klimaat heeft een grote invloed op de ontwikkeling van struktuur en samenstelling van de bodem. Zo heeft het klimaat niet alleen direkt, maar ook indirekt via de bodem invloed op de individuele plant en op de vegetatiestruktuur en -samenstelling.

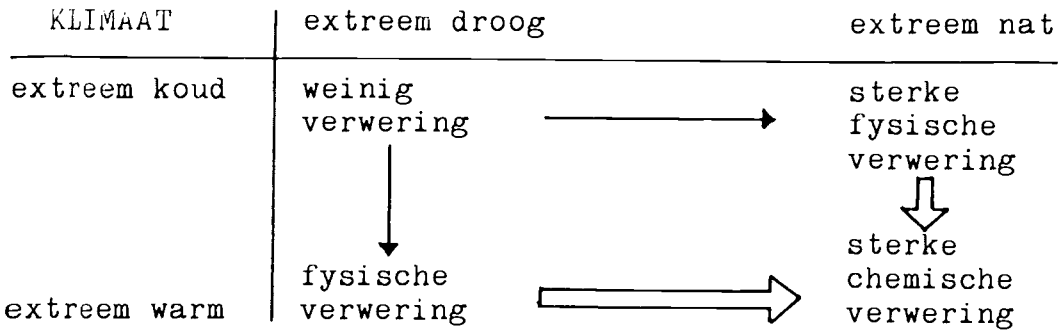
In dit hoofdstuk worden de faktoren die de bodemvorming beïnvloeden behandeld, waarna de eigenschappen van de zonale, dus voornamelijk door het klimaat bepaalde bodems aan bod komen.

5.1. Faktoren die de bodemvorming beïnvloeden.

De samenstelling en struktuur van een bodem zijn afhankelijk van een aantal milieuomstandigheden. De belangrijkste hiervan zijn: klimaat, organismen, reliëf, moedermateriaal en tijd.

5.1.1. Klimaat.

Van de verschillende klimaatselementen hebben de neerslag en de temperatuur de meeste invloed op de bodemvorming. Zo werken deze beide faktoren in op de verwering van het moedergesteente. Hoge temperatuur bevordert de chemische verwering door de inwerking van zuren en CO_2 op het gesteente te aktiveren, mits er voldoende vocht aanwezig is. Bij lage temperaturen krijgt de fysische verwering de overhand. Door afwisseling van vorst en dooi verbrokkelen de gesteentes, wat echter een minder vergaande afbraak betekent dan bij de chemische verwering het geval is. We kunnen dit in een schema alsvolgt samenvatten:



→ : toename fysische verwering: uiteenvallen van gesteenten in primaire mineralen met weinig adsorptievermogen en grote reserve aan kationen, sporenelementen etc.

⇨ : toename chemische verwering: vorming van secundaire (klei)mineralen en (hydr)oxiden v. Fe en Al met matig tot veel adsorptievermogen en minder tot geen reserve aan kationen, sporenelementen etc.

Fig. 17

Hoge temperetuur versnelt ook de omzetting van organisch materiaal in humus.

De neerslaghoeveelheid en de verdeling in de tijd is van grote invloed op de vorming van bodemhorizonten door uitspoeling van bij de verwering of veraarding vrijgekomen klei- en humusdeeltjes en opgeloste chemische bestanddelen. De waterbalans in de bodem wordt bepaald door de neerslag (N) en de potentiële evapotranspiratie (Ep). We kunnen vier bodemwater regimes onderscheiden:

1. percolerend : $N > Ep$ Hiervindt doorspoeling plaats.
2. niet_percolerend : $N \approx Ep$ Wel vochtig, maar geen doorspoeling.
3. uitzwetend : $N < Ep$ Droog, opwaarts transport mogelijk.
4. vorstregime : Afwisselend vorst en dooi.

De wind zorgt voor de verplaatsing van bodemmateriaal, evenals water. (2, 4)

5.1.2. Organismen.

Organische stof is een belangrijk bestanddeel van de bodem.

Dood plante- en diermateriaal wordt via diverse tussenstadia omgezet in humus. Bij deze omzettingsprocessen spelen diverse levende organismen een rol. We zien hier o.a. aan het werk: mollen, wormen, springstaarten, mijten, bacteriën en schimmels. Wormen, mollen en andere gravers vertragen het proces van horizontvorming doordat zij de bovenste bodemlaag homogeniseren.

De vegetatie gaat uitspoeling van bepaalde stoffen tegen (tropisch regenwoud) of bevordert dit juist (heide en naaldbossen door verzuring van de grond). Het organisme dat de laatste tientallen eeuwen de bodem op de meest ingrijpende manier heeft beïnvloed is de mens. Deze invloed bestaat o.a. uit de aan- en afvoer van bodemmateriaal en organische stof, ontginning, ontwatering, grondverbetering, teeltmaatregelen en bemesting. (2, 4)

5.1.3. Reliëf.

Hellingen beïnvloeden in hoge mate de bodemvorming. Hierbij zijn zowel de hellingshoek als de expositie van belang.

Zuidhellingen ontvangen meer zon en dus warmte dan noordhellingen (althans op het noordelijk halfrond), een loefzijde is vochtiger dan een lijzijde.

Op steile hellingen wordt bodemvorming tegengegaan door erosie. Zie fig. 18. In bekkens wordt hierdoor het bodemprofiel overdekt met materiaal, afkomstig van de hellingen (colluvium). Ook via de grondwaterstand werkt het bodemreliëf in op de bodemvorming. (2, 4)

5.1.4. Moedermateriaal.

Het moedermateriaal is de basis voor de vorming van een bodem. Het kan bestaan uit vast gesteente, uit los, aangevoerd materiaal zoals zand en loess, of uit organische stof zoals veen.

De chemische samenstelling van het moedermateriaal is bepalend voor de voedselrijkdom en de zuurgraad van de hieruit ontwikkelde bodem. Zo zal bijv. kalkrijk moedermateriaal een grotere basenverzadiging en minder uitspoeling van kationen tot

gevolg hebben.

De struktuur van een gesteente bepaalt de snelheid van verwering. Een bros gesteente verweert sneller dan een vast gesteente. (2, 4)

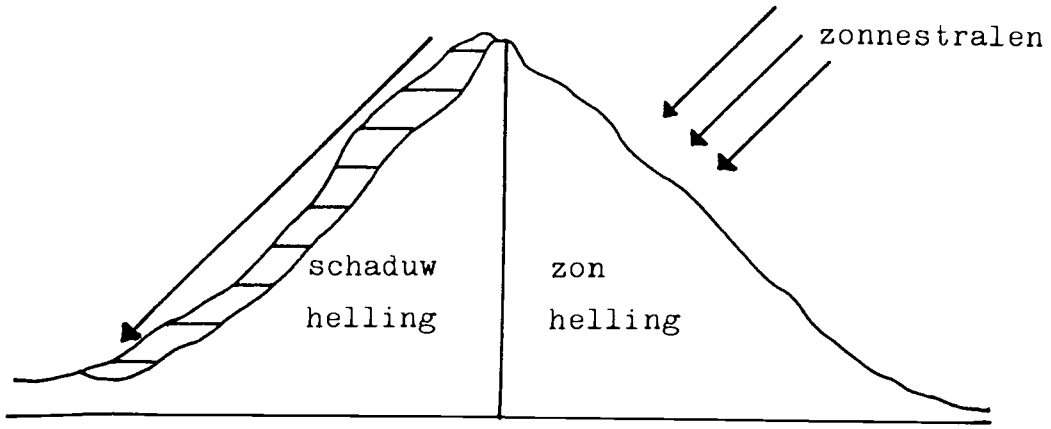
Fig. 18

a. SCHADUWHELLINGEN

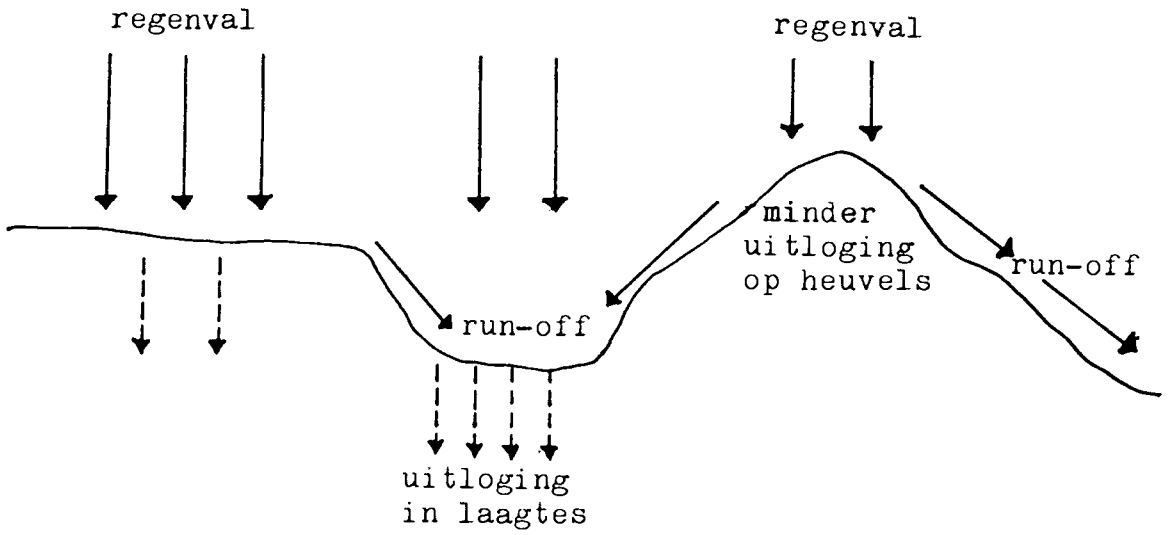
koudere bodem
nattere bodem
beperkte bodemfauna
ophoping aan het oppervlak van zuur organisch materiaal.

ZONHELLINGEN

warmere bodem
drogere bodem
gevarieerde bodemfauna
organisch materiaal wordt in de bodem opgenomen



b.



5.1.5. Tijd.

De vorming van een bodem neemt vele honderden jaren in beslag. Een bodem die zich niet meer verder ontwikkelt en in evenwicht is met de omgeving noemen we een rijpe bodem. In jonge bodems zijn de bodemvormende processen nog in volle gang. Dit kunnen we tegenwoordig nog zien daar waar het moedermateriaal nog niet zo lang geleden is afgezet, bijvoorbeeld op jonge vulkanische eilanden of in de duinen. In het laatste geval kunnen we een mooie reeks van jonge naar oudere bodems zien als we van de zeereep richting binnenduinen gaan. (deze patronen echter verstoord worden door verschijnselen als secundaire duinvorming.) (2)

5.2. Zonale bodems.

Zonale bodems zijn bodems die in een bepaald gebied verwacht worden op grond van het heersende klimaat en de vegetatie. (2) De meest voorkomende worden hier beschreven. De verdeling van deze bodems over de wereld is weergegeven in fig. 23.

5.2.1. Bodems van lage breedtegraden.

Rond de evenaar zijn de bodems in het algemeen zeer oud en diep verweerd door de langdurige chemische verwering die hier plaats heeft kunnen vinden. De pleistocene ijstijden ontbraken hier en de afwezigheid van winters stimuleert nu nog de verwering.

De neerslaghoeveelheid is in deze streken hoog waardoor de gronden uitgeloogd worden. De bovengronden zijn dan ook neutraal tot licht zuur. Echt zure gronden komen hier niet voor door de snelle omzetting van organisch materiaal die zorgt voor een relatief grote hoeveelheid basen in de bodem. Door deze snelle afbraak is de humuslaag maar dun, wat de ontwikkeling van plankwortels bij vele tropische boomsoorten verklaart.

Ondanks de goede drainage treedt geen horizonvorming op doordat de bodem tot op grote diepte homogeen van struktuur is.

Er zijn dus geen struktuurovergangen, waar in het algemeen ophoping van uitgespoeld materiaal plaatsvindt.

Alluminium- en ijzeroxiden zijn slecht oplosbaar en spoelen niet uit. De ijzeroxiden veroorzaken de dieprode kleur van veel tropische bodems. Soms is de drainage van de bodem gestoord en is de grondwaterstand relatief hoog. Hier vinden we in de grondwaterzône gereduceerd ijzer, dat de bodem een blauwgrijze kleur geeft.

In klimaten met een droge tijd kan wel horizonvorming optreden. Hier vinden we bruine of gele gronden met een inspoelingshorizon van klei of ijzerophoping. Deze gronden zijn zuur en voedselarm. Dit komt o.a. voor in droge bossen en savannen in Afrika.

Een hoge grondwaterstand gaat het uitspoelen van (de geringe hoeveelheden) opgelost ijzer tegen. Hier hoopt ijzer zich op wat resulteert in een vochtige, plastische substantie die wel gebruikt wordt voor het maken van bouwstenen. Bij droging ontstaat door irreversibele harding een rood gesteente dat lateriet genoemd wordt. Ook in natuurlijke situaties treedt deze uitdroging vaak op. Als het lateriet dan aan de oppervlakte komt kan weer verwering optreden zodat het nieuw gevormde gesteente dan als moedermateriaal gaat fungeren.

De voedselrijke Krasnozems komen voor op basenrijk moedermateriaal in tropen en subtropen. Het zijn bruine of rood-bruine gronden zonder horizonontwikkeling. Hierop worden veel tropische produkten geteeld zoals suikerriet en ananas.

Op basenrijk materiaal in de tropen met een droge en een natte tijd ontstaan zwarte kleigronden of Vertisols. (2, 11)

5.2.2. Bodems in de warme klimaten van de middelste breedtegraden.

Deze bodems zijn onder te verdelen in een aantal groepen:

5.2.2.1. Woestijngronden.

In de woestijngebieden overtreft de potentiele verdamping het hele jaar de neerslag. Hier treedt dus geen uitspoeling en uitloging op. De regenval is hier minder dan 150 mm. per jaar.

Er kunnen hier twee gronden onderscheiden worden:

Sierozems. De regenval is hier onregelmatig. Deze bodems ontwikkelen zich op loess-achtig moedermateriaal. Door de droogte is de organische stof produktie laag met als gevolg een dunne, zwakke humushoudende laag (A-horizon). De omzetting van de organische stof gaat langzaam waardoor de bodems voedselarm zijn. Doordat geen uitspoeling plaatsvindt hopen $CaCO_3$ of gips zich vlak onder het oppervlak op.
Raw Mineral Soils. Hier treedt geen profielvorming op. Organische stof on de bodem ontbreekt doordat de primaire produktie minimaal is en doordat het dode materiaal verwaait. Deze bodems zijn dan ook extreem voedselarm. Door opwaarts transport van zouten kunnen aan het oppervlak korsten van calciumcarbonaat, calciumsulfaat en ijzeroxides ontstaan. Dit proces wordt salinisatie genoemd.

5.2.2.2. Chernozems en Chestnutsoils.

De chernozems vinden we op de noordamerikaanse prairies en op de russische steppes. Ze ontstaan op loess of loess-achtig moedermateriaal. De gemiddelde zomertemperatuur is hier 19 tot 21°C. De hoeveelheid neerslag bedraagt ± 550 mm. per jaar, maar de zomers zijn droog. Als in de lente de sneeuw smelt kan uitloging plaatsvinden. In de zomers stopt de uitloging omdat dan de neerslag de verdamping overtreft. Door deze lichte uitloging is de bodem licht zuur. Calciumcarbonaat is uit de bovenste bodemlaag uitgespoeld en hoopt zich op op een diepte van 90-180 cm. beneden maaiveld.

Door de warme lente en zomer en de vroege zomerregens is de primaire produktie van de vegetatie hoog. Een rijke bodemfauna zorgt voor humusvorming en een doormenging van de bovengrond waardoor een dikke A-horizon ontstaat (80-100 cm. dik). Deze grote hoeveelheid organische stof en de hoge adsorptiecapaciteit van de kleimineralen (montmorilloniet) dragen zorg voor een hoge vruchtbaarheid. Dit heeft ertoe geleid dat de oorspronkelijke vegetatie van soortenrijke graslanden heeft moeten wijken voor cultuurgewassen door de ontginningswoede

van de plaatselijke bevolking.

De chestnutsoils ontwikkelen zich ook op loess, maar onder de drogere prairies en steppes. De regenval bedraagt hier 340-360 mm. per jaar. Bovendien is de potentiele verdamping hoger dan bij de chernozemgebieden door de hogere gemiddelde zomertemperatuur: 20-25°C. Door de droogte is de primaire produktie van de vegetatie geringer met als gevolg een dunnere A-horizon (< 25 cm.)

5.2.2.3. Bodems van de warm-gematigde oostkusten.

Het klimaat waar deze bodems voorkomen is warm en vochtig. De winters zijn kort en de neerslag valt gelijk verdeeld over het jaar. Door de grote hoeveelheid neerslag in kombinatie met een goede drainage van de bodem vinden we hier podzol ontwikkeling. De inspoelingshorizon (B-horizon) is verrijkt met klei en ijzer en geeft deze bodems een gele of rode kleur.

Evenals de noordelijke podzolen, waarover later meer, zijn deze bodems zuur en voedselarm door de uitloging.

5.2.2.4. Mediterrane bodems.

In het gebied rond de Middellandse Zee vinden we bruine bodems die geografisch gezien een uitloper vormen van de ten noorden hiervan gelegen bruine bosgronden. De bruin-rode en rode gronden hebben een dikke, met klei en ijzer verrijkte B-horizon, waardoor de rode kleur ontstaat.

De cinnamonsoils komen voor in het droogste deel van dit gebied, daar waar de zomers het langst zijn. Ze zijn kalkrijk en licht geel-bruin van kleur. De hoeveelheid klei neemt toe met de diepte.

5.2.3. Bodems in de koele klimaten van de middelste breedtegraden.

In deze klimaten zijn een aantal zonale bodems te onderscheiden, waaronder de podzolen en de bruine en grijze bosgronden.

Gemeenschappelijk hebben deze bodems dat ze allemaal tot op zekere diepte uitgeloogd en/of uitgespoeld zijn doordat in deze streken de neerslag de potentiele verdamping overtreft.

Bij uitloging worden goed oplosbare zouten direkt uitgespoeld en in de loop van de tijd worden moeilijker oplosbare verbindingen zoals calciumcarbonaat uitgewassen.

De verzuring van de bodem bevordert het vervangen van basen als Ca, Na, Mg enz. uit het adsorptiecomplex (klei-humuscomplex) door H^+ ionen waardoor een verarming van de bodem optreedt. Na lange tijd van uitloging zien we dat alleen kwarts, kaoliniet, gehydrateerde ijzeroxiden en enkele andere heel stabiele mineralen achterblijven.

Onder uitspoeling verstaat men in het algemeen het uitwassen van klei- en humusdeeltjes uit de bovengrond door een percolerend waterregime. (2, 11)

5.2.3.1. Grijze bosgronden.

De grijze bosgronden zijn meer continentaal gelegen dan de bruine, en vormen zo een overgang tussen de podzolen en de chernozemgronden in Noord Amerika en Rusland.

Er is een duidelijke uigeloogde, grijze A-horizon te onderscheiden en een B-horizon waar klei en organisch materiaal zijn ingespoeld.

5.2.3.2. Bruine bosgronden.

De bruine bosgronden ontwikkelen zich onder loofverliezende wouden, vaak op kalkhoudend moedermateriaal. Dit kan zandsteen, klei of loess zijn. Het klimaat is gematigd. De hoeveelheid neerslag is niet genoeg voor podzolisatie, maar wel om uitspoeling van carbonaten uit de bovengrond te veroorzaken. De bovengrond is hierdoor licht zuur. Basenverzadiging en pH lopen op met toenemende diepte. De hoeveelhei organisch afval is hoog en de omzetting hiervan is efficiënt door een aktief bodemleven. Hierdoor zijn deze gronden vrij voedselrijk.

5.2.3.3. Podzolen.

Podzolen worden gekarakteriseerd door een asgrijze laag vlak onder het bodemoppervlak. Door uitloging en uitspoeling worden opgeloste stoffen, inclusief ijzer en alluminium, en organische verbindingen uit de humus uitgewassen uit de bovenste horizonten en afgezet in de B-horizonten. In bodems waar ijzer ontbreekt, ontstaat een humuspodzol.

Podzolen komen meestal voor op pleistocene fluvio-glaciale afzettingen, maar kunnen ook op zeer uiteenlopend moedermateriaal ontwikkelen, van klei tot kalkzandsteen.

Een voorwaarde voor de ontwikkeling van een podzolprofiel is het voorkomen van koude winters en korte, vrij warme zomers. De uitspoeling vindt plaats in de lente en zomer, als de bodem ontdooid is.

Podzolen zijn in het noorden van nature geassocieerd met coniferenwouden: de boreale wouden ofwel taiga's. In meer zuidelijke gebieden vinden we ze op voedselarme zandgrond, onder heide.

Door de geringe hoeveelheid licht die tot de bodem doordringt in de dichte wouden en door de lage pH is er veel minder bodemleven dan bij de bruine bosgronden. Hierdoor ontstaat humusophoping. De afbraak van de humus gebeurt voornamelijk door bacteriën en schimmels.

Podzolen zijn hierdoor veel voedselarmer dan de bruine bosgronden. Ondanks de vrij hoge kationen adsorptie capaciteit van de A_1horizon is de basenverzadiging laag door de hoge H^+ concentraties.

5.2.4. Arktische bodems.

Het moedermateriaal van deze bodems is zeer divers. Het loopt uiteen van Pre-Cambrium in Canada, Krijt in Spitsbergen tot keileem en alluvium uit recenter tijden.

In deze koude klimaten overheerst de fysische verwering. Dit treedt op in periodes waarin vorst en dooi elkaar afwisselen.

Door de vorst ontstaan vele fysische verschijnselen die grote invloed hebben op de bodemvorming. De belangrijkste hiervan zijn: Permafrost. Dit is het permanent bevroren zijn van de ondergrond. De bovengrond ontdooit tijdens de zomer. Het smeltwater kan niet wegzakken in de bevroren ondergrond waardoor de bovengrond drassig wordt en al bij geringe helling van het terrein gaat schuiven over de bevroren laag. Dit proces staat bekend als solifluktie.

Een ander verschijnsel dat door permafrost wordt veroorzaakt is cryoturbatie. Dit treedt op als na de zomer de bovenste laag van de bovengrond weer bevriest en dus een nog ontdooide laag insluit. Als deze ontdooide laag ook verder afkoelt zet hij uit, waardoor de bovenste, bevroren laag barst en het nog onbevroren materiaal naar buiten komt. Zo wordt de bodemlaag die in de zomer ontdooit, dooreengewerkt.

Cryoturbatie en solifluktie gaan het vormen van bodemhorizonten tegen, evenals de door de permafrost veroorzaakte slechte drainage van de bodem, die geen uitspoeling toelaat. (2, 11)

Hoofdstuk 6

De faktor water.

Bij het doornemen van de voorafgaande hoofdstukken valt het op dat water in hoge mate de tot stand koming van klimaat en bodem en dus de ter plaatse voorkomende vegetatie beïnvloedt.

In dit hoofdstuk zal de faktor water nader belicht worden. De rol die het water speelt bij de vorming van de bodem en bodemprofielen is al uitgebreid behandeld in hoofdstuk 5. Hier zal verder dan ook niet op in worden gegaan. Een aantal aspekten die nog niet aan de orde zijn gekomen en die, zij het op kleinere schaal, grote invloed uitoefenen op de vegetatiesamenstelling en -struktuur zullen hier nader bekeken worden.

6.1. Bodemwater.

In het algemeen kunnen we in een bodem drie waterzônes onderscheiden:

1. Grondwaterzône. Dit is de zône beneden het freatisch niveau ofwel grondwaterspiegel. Hier zijn alle poriën met water gevuld, afgezien van eventuele ingesloten lucht. De hoogte van het freatisch niveau is van groot belang voor de vochtvoorziening van de bodem.
2. Capillaire zône. Deze ligt direkt boven de grondwaterzône. Het water uit deze zône is capillair uit het grondwater opgestegen. De scheiding tussen grondwater en capillair water is moeilijk te maken omdat in het onderste deel van de capillaire zône ook alle poriën met water gevuld kunnen zijn. De dikte van deze zône hangt af van het poriënvolume: in zandgrond dun, in kleigrond dik. De krachten die hierbij een rol spelen worden behandeld in paragraaf 6.4.
3. Hangwaterzône. Deze bevindt zich boven in het profiel. Het water is capillair gebonden en afkomstig van het regenwater. De hangwaterzône kan al dan niet in contact staan met de capillaire zône, afhankelijk van de grondwaterspiegel en de bodemstruktuur. (4)

6.2. Ionentransport.

De ionen waarvan de plant voor zijn voeding afhankelijk is kunnen in verschillende vormen in de bodem aanwezig zijn. Het meest belangrijk voor de plant zijn de vormen waarin de ionen snel opneembaar zijn. Dit zijn er twee, te weten:

1. In oplossing in het bodemvocht. Deze ionen zijn mobiel en kunnen het snelst naar de plantewortel getransporteerd worden, maar zijn daarentegen ook makkelijk uitspoelbaar.
2. Gebonden aan het adsorptiecomplex. Door de negatieve lading van bodemdeeltjes en organische stof worden hieraan kationen gebonden. Deze ionen zijn in evenwicht met de ionen in de bodemoplossing. Gronden met een groot totaal oppervlak van bodemdeeltjes, dus kleiïge en organische gronden, hebben een grotere concentratie kationen dan gronden met een kleiner inwendig oppervlak.

Het water in de bodem maakt ionentransport mogelijk door de bodem naar de plant waar de ionen vervolgens opgenomen kunnen worden. Hierbij spelen twee processen een rol:

1. Diffusie. Door opname van ionen door de plantewortel ontstaat een concentratieverschil tussen het bodemvocht direkt om de plantewortel en dat in de omgeving. Hierdoor ontstaat een diffusie van ionen van hoge naar lage concentratie, dus van de omgeving naar de plantewortel toe.
2. Transport door waterstroming. Door wateropname door de plant ontstaat een lagere waterpotentiaal rondom de plantewortel. Water zal dan van een hogere potentiaal in de omgeving naar de wortel stromen en de opgeloste ionen meenemen.

De vocht- en nutriëntenvoorziening hangen dus nauw samen. Op een droge grond zal de plantegroei dan ook niet alleen beperkt worden door een gebrek aan water maar ook door voedselgebrek. (4, 12)

6.3. Veldcapaciteit en verwelkingspunt.

In bodems waar het grondwater en de capillaire zône te diep

zitten om de plant van vocht te voorzien, is deze aangewezen op het hangwater. De maximale hoeveelheid hangwater die een bodem kan bevatten wordt de veldcapaciteit genoemd. Dit is dus het vochtgehalte van een bodem die, na door regen volledig verzadigd te zijn, enige dagen vrij heeft kunnen draineren zodat alleen het capillair gebonden water overblijft. (4)

Van de bodemstruktuur hangt het dan af hoeveel hangwater er vastgehouden wordt en dus hoeveel water er voor de plant beschikbaar is. (8)

Toch is de hoeveelhei water die een bodem kan vasthouden niet gelijk aan de hoeveelheid die opneembaar is door de plant. Plantewortels moeten een zuigkracht uitoefenen om het water uit de bodem op te kunnen nemen. Deze kracht is echter beperkt. Als het water met een grotere kracht aan de bodemdeeltjes is gebonden dan de zuigkracht die de plantewortel maximaal kan uitoefenen, kan dit water niet meer opgenomen worden. De plant verwelkt. Deze vochttoestand van de bodem wordt daarom het verwelkingspunt genoemd. (4)

Het verwelkingspunt is, evenals de veldcapaciteit, afhankelijk van de bodemstruktuur. (zie ook 6.4.) Bij het al dan niet bereiken van het verwelkingspunt is de luchtvochtigheid van belang.: Bij een hoge luchtvochtigheid zal de plant weinig water verdampen waardoor de zuigspanning die de wortels uitoefenen op het bodemvocht gering is. Er wordt weinig water opgenomen en het verwelkingspunt zal niet bereikt worden. Bij een drogere lucht daarentegen, zal de plant meer water verdampen, waardoor de zuigkracht van de wortels groter is. De kans dat het verwelkingspunt bereikt wordt is dus groter bij droge dan bij vochtige lucht. (8)

We kunnen nu, ter verduidelijking, de volgende vergelijking opstellen:

$$W_b max = V_{bodem,\ veldc.} - V_{bodem,\ verw.}$$

waarin: $W_b max$ = de maximale hoeveelheid beschikbaar water voor

de plant; $V_{bodem,\ veldc.}$ = het vochtgehalte van de bodem bij veldcapaciteit; $V_{bodem,\ verw.}$ = het vochtgehalte van de bodem bij verwelkingspunt. (11)

Nogmaals, dit geldt alleen bij goed gedraineerde gronden, dus daar waar enerzijds het grondwater zo diep zit dat het geen direkte invloed heeft op de waterhuishouding van de bovengrond, en anderzijds het regenwater niet stagneert.

6.4. Vochtspanning.

Zoals we bij de bespreking van de capillaire- en hangwaterzône in paragraaf 6.1. al gezien hebben, is het bodemvocht met bepaalde krachten aan de bodemdeeltjes gebonden. We kunnen hierbij drie verschillende krachten onderscheiden:

1. Capillaire krachten. Deze wordt gevormd door de de krachten tussen de watermoleculen onderling (cohesie) en de aantrekkingskrachten tussen de bodemdeeltjes en de watermoleculen (adhesie). Dit zorgt voor opstijging van water in nauwe poriën. Hoe nauwer de porie, deste hoger zal het water stijgen. Hiermee valt te verklaren dat kleigronden een dikkere capillaire zône hebben dan zandgronden (zie ook 6.1.). Deze dikte kan oplopen tot 1.5 meter boven het grondwaterniveau. (4, 8)

2. Osmotische krachten. Door de negatieve lading van de bodemdeeltjes is de concentratie kationen nabij deze deeltjes hoger dan elders, waardoor een osmotische aantrekkingskracht ontstaat op het water. Hierdoor wordt water in een dun laagje om de bodemdeeltjes gebonden. In bodems met een hoge kationen adsorptie kapasiteit (K.A.K.), dus in klei- en organische bodems, wordt dus meer water osmotisch gebonden dan in bodems met een lage K.A.K. Deze osmotische krachten kunnen een waarde van 100 atmosfeer bereiken.

3. Adhesiekrachten. Door deze krachten wordt een laagje van slechts enkele moleculen dik aan de bodemdeeltjes gebonden met een kracht van meer dan 100 atmosfeer. De hoeveelheid water die hierbij betrokken is, is zeer klein en dus niet van belang voor

de plant.

De binding van het bodemvocht aan de bodemdeeltjes noemt men de vochtspanning. De maat die algemeen voor de vochtspanning gebruikt wordt is de pF. Dit is de logaritme van de vochtspanning in cm. waterdruk.

Als een bepaalde grond een klein volume% water bevat zijn alleen de kleinste poriën gevuld. Dit water is met grote kracht gebonden en de pF is dus hoog. Bij meer verzadiging, dus een groot volume% water, zijn ook de grotere poriën met water gevuld. Dit water is makkelijk door de plant aan de bodem te onttrekken door de geringe bindinskracht: de pF is laag.

Om een vochtkarakteristiek van een bepaalde bodem te krijgen kun je nu in een grafiek de pF uitzetten tegen het volume% vocht van de bodem. Dit is de zgn. pF-curve. In fig. 19 zijn de curves van een aantal gronden weergegeven.

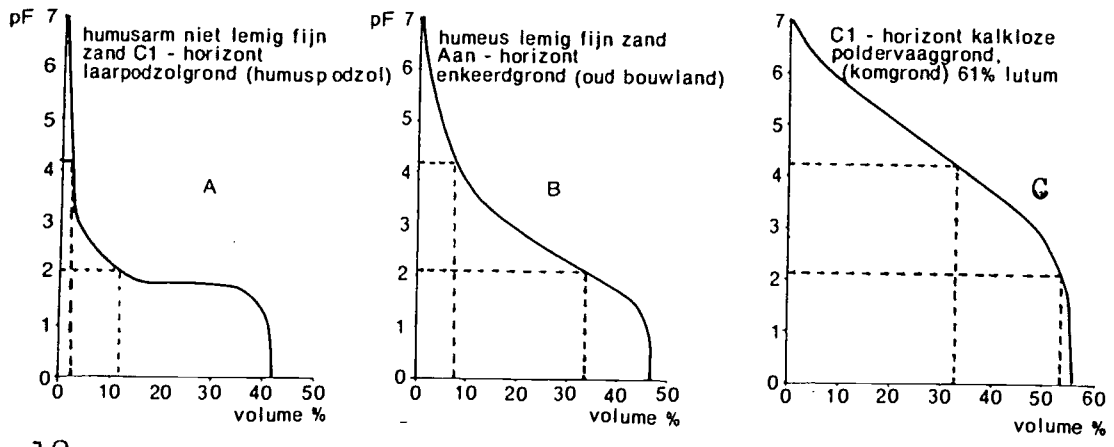


Fig. 19

Deze grafiek is o.a. te gebruiken voor het globaal bepalen van de veldcapaciteit en het verwelkingspunt. Uit onderzoek is gebleken dat de veldcapaciteit bij de meeste gronden overeenkomt met een pF van 2.0 à 2.3 en het verwelkingspunt met een pF van 4.2, war overeenkomt met een zuigspanning van de wortels van 15 aomosfeer. Uit de grafiek kunnen we het bijbehorende vochtgehalte van de grond aflezen. Aangezien de beschikbare hoeveelheid water voor de plant het verschil is tussen de veld-

capaciteit en het verwelkingspunt, is dit nu ook te berekenen. Voor de drie gronden uit fig. 19 is de beschikbare hoeveelheid water voor de plant:

A: 12 - 2 = 10%

B: 33 - 8 = 25%

C: 53 - 33 = 20%

We zien dat de humusarme, niet lemige zandgrond (A), de kleinste hoeveelheid water beschikbaar heeft voor de plant. Dit komt door de relatief grote poriëndiameter van een zandgrond waardoor weinig water capillair gebonden is. Het grootste deel zakt meteen door naar het grondwater. Op deze manier doorredenerend, zouden we verwachten dat de kleigrond (C), met de kleinste poriëndiameter, de grootste hoeveelheid water beschikbaar zou moeten hebben. Dit blijkt niet zo te zijn. De oorzaak hiervan kunnen we ook uit de grafiek afleiden. Als bij de kleigrond het volume% water daalt beneden 33% is al het water gebonden met een kracht die groter is dan 15 atmosfeer (pF> 4.2). De bindingskracht neemt immers toe naarmate de poriëndiameter afneemt. Deze kleigrond heeft dus een groot percentage poriën die te klein zijn om wateropname toe te laten: de klei is "te zwaar". Daarentegen heeft het humeuze, lemige, fijne zand (B) een zeer klein percentage van deze poriën en een grote hoeveelheid poriën waarin de pF ligt tussen 2.1 en 4.2.

Uit een pF-curve is dus ook de verdeling van de poriëngroottes (en dus de korrelgroottes) af te lezen. We zien zo ook dat de zandgrond (A) een grote hoeveelheid relatief grote poriën bevat waarin de pF beneden 2.1 blijft en waar dus na drainage geen hangwater in zal achterblijven. Deze hoeveelheid is bij de humeuze zandgrond kleiner en bij de kleigrond uiterst klein. Zo kunnen verschillende gronden bij eenzelfde pF een heel verschillend vochtgehalte hebben.

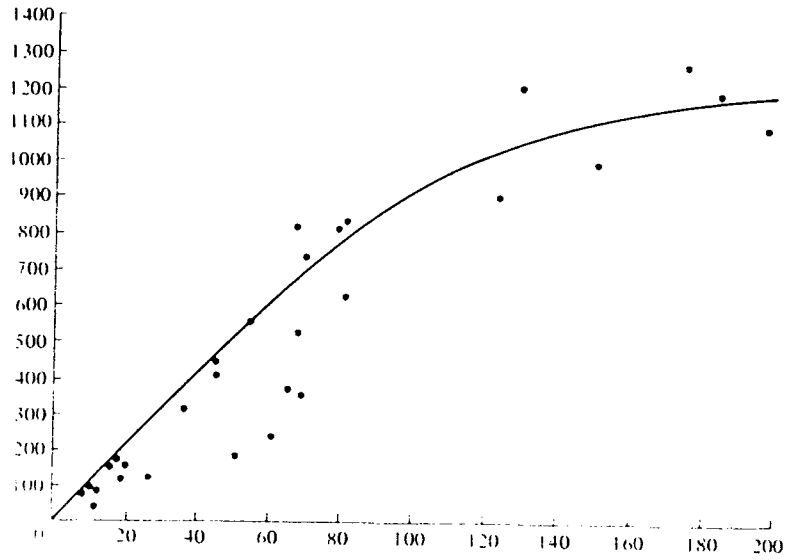
De pF waarden bij veldcapaciteit en verwelkingspunt van resp. 2.1 en 4.2 gelden in de meeste gevallen. Er zijn echter

uitzonderingen. Woestijnplanten en planten die aangepast zijn aan een zoute omgeving bijvoorbeeld, kunnen een zuigspanning ontwikkelen die de 15 atmosfeer ver overschrijdt. Voor deze planten ligt het verwelkingspunt op een bepaalde bodem bij een lager vochtgehalte. Ze kunnen dus nog vocht aan de bodem onttrekken als planten zonder deze aanpassing al verwelken. (4, 8, 12)

6.5. Water en metabolisme.

De vochtvoorziening van de plant wordt bepaald door neerslag, vochtgehalte van de bodem en luchtvochtigheid. (8) De hoeveelheid water die een plant op kan nemen beïnvloed in hoge mate de celturgor en hierdoor de celstrekking en -deling, en dus de groei. Als we de verdeling van neerslag en produktiviteit van de vegetatie over de wereld bekijken, blijkt er dan ook een duidelijke relatie te bestaan. Uit fig. 20 is af te lezen dat bij toenemende hoeveelheid jaarlijkse neerslag de produktiviteit van de vegetatie stijgt. (10) Zie ook fig. 22 en 23.

Fig. 20



X-as: gemiddelde jaarlijkse neerslag (cm.)

Y-as: netto jaarlijkse bovengrondse primaire produktie (drooggewicht, g/m^2/jaar)

Wat echter ook een rol speelt in de opname van water door de plant is de bodemtemperatuur. De permeabiliteit van de celmembranen van wortels is afhankelijk van de temperatuur. Bij een lage temperatuur kan de permeabiliteit zo klein worden dat de plant zelfs uit een vochtige bodem geen water op kan nemen. (11)

Vele planten verhogen de ionenopnamecapaciteit door een symbioseaan te gaan met een schimmel (mycorrhiza). Deze schimmel krijgt organische stoffen van de plant en vergemakkelijkt voor de plant de opname van ionen en water. Dit zien we o.a. bij veel orchideeën. (12)

Planten kunnen overmatig transpireren tegengaan door het tijdig sluiten van de huidmondjes (stomata). Als door transpiratie en gebrek aan aanvulling van vocht vanuit de bodem de celturgor in het blad daalt, sluiten deze. Sluiting bij droogte domineert over een CO_2 tekort in het blad. Bij voldoende vochtvoorziening zorgt dit laatste voor het open gaan van de stomata.

Als de huidmondjes gesloten zijn, wordt toch nog water verdampt door diffusie door de epidermiscellen en de cuticula. Hierdoor zullen bladeren bij aanhoudende droogte toch verwelken. Xerofyten hebben een dikke cuticula waardoor de transpiratie beperkt wordt en dus na sluiten van de stomata weinig tot geen water meer verdampt. Boevendien hebben deze planten vaak weinig stomata die meestal aan de onderkant van de bladeren gelegen zijn, hiermee de transpiratie extra beperkend. Deze stomata sluiten al bij een klein tekort aan water. Natuurlijk verhindert dit ook de uitwisseling van CO_2 en O_2 door de stomata, waardoor de groeisnelheid van xerofyten beduidend lager ligt dan bij gygrofyten, die veel huidmondjes hebben die voornamelijk aan de bovenkant van het blad liggen en die langer openblijven bij watertekort. (11, 12)

Door watertekorten in de plant worden veel fysiologische processen beïnvloed. We wijzen hierbij nogmaals op het C_4 metabolisme en het CAM van droogteresistente planten. (par. 3.1.1.) Het gaat te ver hier uitgebreid in te gaan op de droogtefysiologie, gezien de complexiteit van dit aspekt. In figuur 21

wordt in het kort de waterstressgevoeligheid van enkele fysiologische processen weergegeven. (12)

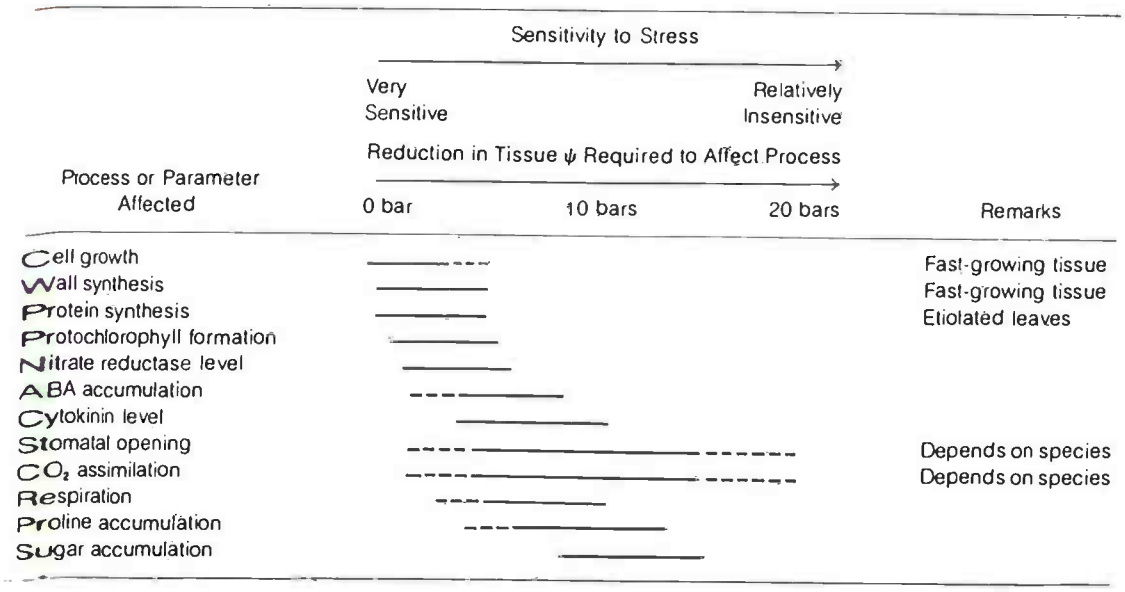


Fig. 21

6.6. waterverzadiging.

In gebieden waar veel regen valt en/of de grondwaterstand hoog is, krijgt de bodem na een regenbui niet de gelegenheid vrij te draineren. Deze gronden bevatten in de bovengrond, naast het capillair gebonden water, niet gebonden en dus vrij water. Op bodems met overwegend vrij grote poriën, bv. zandgronden, kan dit water van grote betekenis zijn voor de vegetatie. Daarentegen kan het op fijne kleibodems een negatieve invloed hebben door verslechtering van de doorluchting, en inklinking en dichtslibbing. (8) Dit laatste wordt veroorzaakt door het uiteenvallen van de struktuurelementen van de bodem door het vocht. De grond vervloeit dan zodat de bodem ineenzakt en zich een harde korst vormt na uitdroging. (4)

Bij toename van het watergehalte van de bodem neemt de wateropname en groei van de planten geleidelijk toe. Dit gaat echter niet onbeperkt door. Na een bepaald verzadigingspercentage van de bodem neemt de opname van water en groei snel af bij toene-

mende verzadiging. Deze sterke afname van de groeisnelheid wordt veroorzaakt door zuurstofgebrek van de plantewortels door de verslechtering van de bodemdoorluchting. (8) Een goede doorluchting van de bodem is niet alleen belangrijk voor de zuurstofvoorziening van de wortels. Onder anaerobe omstandigheden worden door bepaalde bacteriën voor planten toxische stoffen uitgescheiden. Deze stoffen kunnen het evenwicht in groeistoffen zoals auxinen en abscissinezuur verstoren. Ook wordt bij O_2-gebrek glucose omgezet in ethylalcohol, wat eveneens toxisch is voor de plant.

Planten die aangepast zijn aan waterverzadigde bodems hebben luchtkanalen in de stengels waardoor O_2 uit de atmosfeer via de bladeren naar de wortels wordt getransporteerd. (11) Sommige planten hebben het vermogen ethylalcohol te detoxificeren door een verhoogde ADH activiteit.

6.7. Zoute milieus.

Een heel apart probleem bij de opname van water ontstaat als de plant in een zout milieu groeit. Een hoge zoutconcentratie in de bodem levert voor de planten twee moeilijkheden op:

1. De opname van water wordt bemoeilijkt door de negatieve osmotische potentiaal in de bodem, waardoor uitdroging van de plant kan optreden.
2. De hoge concentratie zouten die in de plant ontstaat bij onbeperkte wateropname is toxisch. Hiervoor zijn voornamelijk natrium-, carbonaat- en chloorionen verantwoordelijk.

In de loop der tijden is een aantal plantesoorten zich aan gaan passen aan deze omstandigheden:

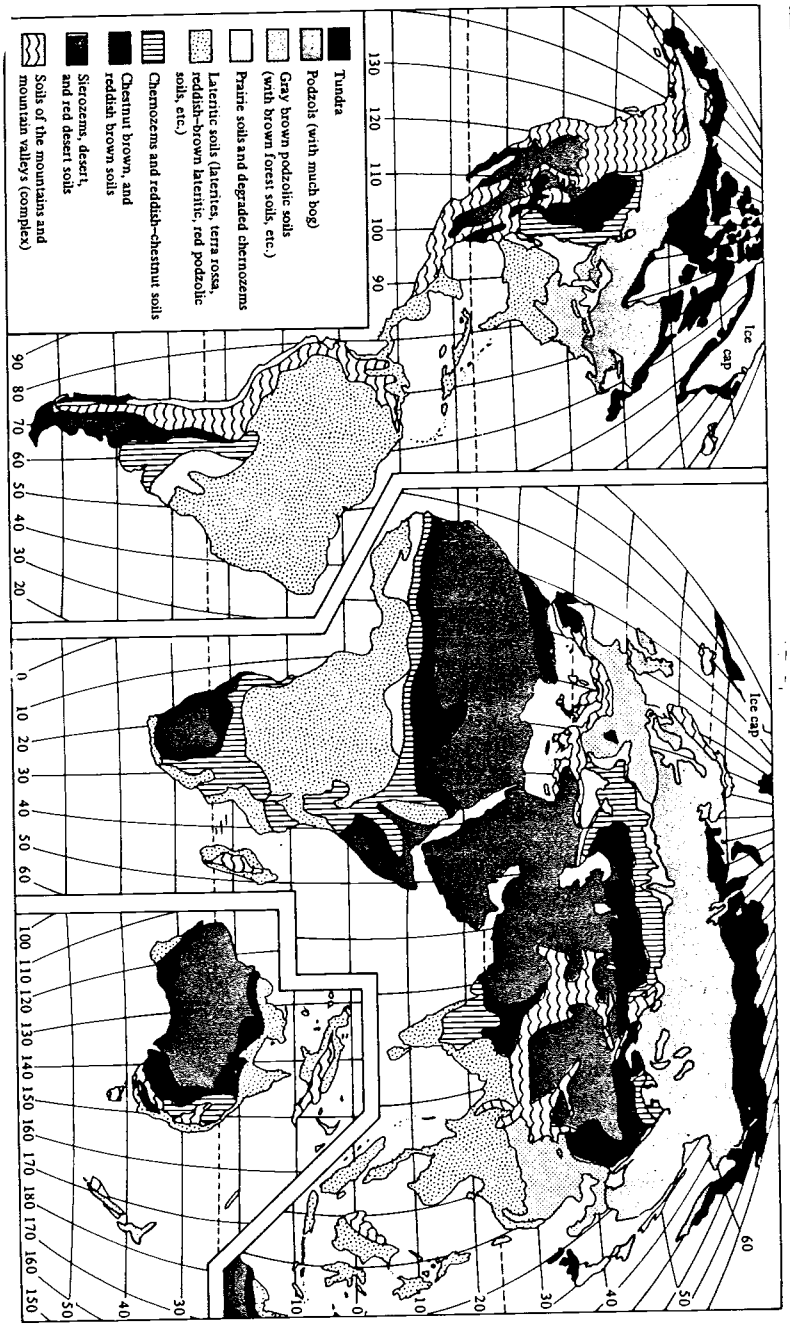
Sommige aan zoute milieus aangepaste planten (halofyten) zorgen voor een sterk negatieve osmotische potentiaal in de bladeren door opslag van bijv. het aminozuur proline in de cel. Hierdoor kan toch water opgenomen worden: de zuigspanning van de wortels is hoger.

Het voorkomen van te hoge concentraties toxische zouten in

de cel wordt vaak bereikt door het uitscheiden van het teveel aan zouten via de bladeren. Vaak gebeurt dit via speciale zoutklieren.

Ook de opname van voldoende kalium kan in zoute bodems een probleem vormen omdat dit ion bij de passieve opname moet concurreren met natriumionen, die hier in grote concentraties aanwezig zijn. Een oplossing hiervoor is het stimuleren van de selektieve, aktieve K^+ opname door middel van ultrafiltratie. Hierbij worden K^+ ionen uit de bodemoplossing opgenomen en Na^+ ionen hieraan afgegeven. Dit laatste om de elektrische neutraliteit in de plant te behouden. (11, 12)

Fig. 23


Tundra
Podzols (with much bog)
Gray brown podzolic soils (with brown forest soils, etc.)
Prairie soils and degraded chernozems
Lateritic soils (laterites, terra rossa, reddish-brown lateritic, red podzolic soils, etc.)
Chernozems and reddish-chestnut soils
Chestnut brown, and reddish brown soils
Sierozems, desert, and red desert soils
Soils of the mountains and mountain valleys (complex)
Ice cap
Ice cap

Hoofdstuk 7

Een terugblik op de zonale vegetaties.

In hoofdstuk 2 is al besproken hoe het komt dat er niet overal op aarde evenveel regen valt. In fig. 22 is te zien hoe de hoeveelheid neerslag verdeeld is in de verschillende werelddelen. In deze paragraaf wordt nog eens kort ingegaan op de betekenis van de waterhuishouding voor de plantengroei in de verschillende zonale vegetaties.

7.1. Tropisch regenwoud.

In het tropisch regenwoud zoals we dit vinden in zonobioom I is de hoeveelheid neerslag gelijk verdeeld over het jaar. Dit, samen met de gelijkmatige temperatuur, zorgt voor een grote en constante vitaliteit van de vegetatie. Er hoeven geen aanpassingen aan wisselende omstandigheden ontwikkeld te worden. Dit leidt waarschijnlijk mede tot de soortenrijkdom van de vegetatie en de grote verscheidenheid aan levensvormen die we hier vinden.

Toch zijn de klimatologische omstandigheden niet voor alle planten gelijk, ondanks het gelijkmatige macroklimaat. De planten in de bovenste etages van het bos, dus de bomen en de epifyten, hebben te kampen met een sterke daling van de luchtvochtigheid in de loop van de dag. Vanaf het opkomen van de zon om 6-7 uur 's morgens tot 1-2 uur 's middags daalt de luchtvochtigheid van ± 95% tot ± 30%. In de middag begint het te regenen. Het is zeer aannemelijk dat deze daling er de oorzaak van is dat de meeste tropische bomen leerachtige bladeren hebben. Hierdoor wordt de verdamping beperkt. Ook bij de tropische epifyten zien we verschillende aanpassingen aan de droogte zoals leerachtige bladeren (Bromelia's, Orchideeën) en de voorraadknollen van orchideeën waarin water opgeslagen wordt, de pseudobulben.

In de onderste etages van het woud is de luchtvochtigheid veel stabieler en altijd hoog. De verdampingssnelheid van de

planten is dan ook vrij laag. Ze hebben vaak zeer dunne bladeren met een groot oppervlak, bijvoorbeeld de banaan.

Uiteraard zijn er talrijke overgangsvormen tussen de hygrofyle schaduwplanten en de relatief droogteresistente bomen en epifyten te vinden in de middelste etages van het woud. (8)

7.2. Moessonwouden en savannes.

Daar waar in de tropische zône de neerslag niet hoog genoeg is om de bodem blijvend vochtig te houden en waar bovendien een jaarlijkse droogteperiode voorkomt, vinden we vele overgangsvormen van regenwoud naar woestijn, zoals de moessonwouden, de savannes en de halfwoestijnen.

De bomen verliezen in de droge tijd hun loof. De moessonwouden staan op zandbodems waar het water vrij diep in de bodem kan doordringen. Zo blijft het beschikbaar voor de bomen in de droge tijd. In de savannegebieden daarentegen, is de bodem ondoorlatender door de laterietlagen in de ondergrond. (zie ook par. 4.2.) Hierdoor blijft het water in de bovenste bodemlaag en verdampt snel in de droge tijd. Hier zijn de grassen in het voordeel omdat zij een droge periode kunnen verdragen: Ze groeien alleen in de natte tijd. In de droge tijd sterven ze bovengronds af zodat ze geen water nodig hebben. Hier kunnen slechts verspreid staande bomen overleven. (8)

7.3. Woestijn.

In de woestijn is water de belangrijkste beperkende factor voor de plantengroei. Andere factoren spelen nauwelijks een rol. De neerslag is zeer gering, en door de open vegetatie is de verdamping vanuit de bodem hoog. Een groot deel van de neerslag wordt dus rechtstreeks verdampt en gaat verloren voor de vegetatie. (8)

7.4. Subtropische vegetaties.

In de subtropische gebieden vinden we klimaten met zomer-

droogte en winterregen of met zomerregen en winterdroogte. Deze eerste zijn voor de plant droger dan de tweede, ook al valt er jaarlijks een gelijke hoeveelheid neerslag. Dit komt door de hogere temperaturen in de zomer waardoor in een zomerregengebied een groot deel van de neerslag direkt verdampt en niet voor de plant beschikbaar is. In winterregengebieden daarentegen, kan de vegetatie een groter deel van de neerslag opnemen. De bodem kan hier echter niet het overschot aan neerslag vasthouden als reserve voor de droge zomer, zodat ook hier geen hoge boomgroei mogelijk is. (8)

7.5. Steppes en prairies.

De waterhuishouding van de bodem in deze gebieden komt grotendeels overeen met die van de savanne. Het water dringt niet ver in de bodem door. In dit geval is de oorzaak hiervan de geringe hoeveelheid neerslag en de hoge watercapaciteit van de bodem. De amerikaanse prairies zijn wat vochtiger dan de euraziatische steppes. Op zandgrond met een grote doorlatendheid kan zich op de prairies toch bos ontwikkelen. Is dit het geval, dan stijgt de luchtvochtigheid onder de bomen waardoor zich een mesofyle ondergroei kan ontwikkelen. Dit i.t.t. de xerofyle steppe- en prairieplanten. (8)

7.6. Taiga's en moerassen.

In de noordelijke wouden is de neerslag niet een van de belangrijkste facroren voor de vegetatie. Van meer belang zijn hier de lichtfactor (in bossen), de bodemgesteldheid en de temperatuur.

Als hier echter de waterverzadiging van de bodem zo hoog oploopt dat de plantewortels zuurstofgebrek krijgen, ontstaan moerassen. De omstandigheden voor bomen zijn hier te ongunstig en dit wordt nog eens versterkt door het verschijnen van Sphagnumsoorten die wegvloeiïng van het water tegengaan.

Toch is de neerslag in deze gebieden niet overvloedig genoeg om wateroverschotten te veroorzaken. (zie fig. 22)

Dee oorzaken hoervan zijn een hoge luchtvochtigheid en dus weinig verdamping, en een slechte drainage van de bodem. De voor hun ontstaan vereiste hoge luchtvochtigheid is er de oorzaak van dat veel moerassen langs de kusten liggen.

De ontwikkeling van een boomloos moeras is alleen mogelijk daar waar de bodem het hele jaar verzadigd is met water. Bomen verdragen wel tijdelijke overstroming zoals die veroorzaakt worden door bijvoorbeeld smeltwater in het voorjaar. (8)

7.7. Maritieme en alpiene droogtegrens van bos.

De windsnelheid neemt in het algemeen toe met de hoogte boven het aardoppervlak. Ook hoog in de bergen is de wind meestal hard. Hoge windsnelheden veroorzaken een hoge verdampingssnelheid. Als gevolg hiervan krijgen bomen het vaak moeilijk met hun watervoorziening in gebieden met harde winden. Dit is een belangrijke oorzaak van het voorkomen van boomgrenzen gevolgd door bergweiden in bergstreken, en strandweiden in kuststreken, hoe tegenstrijdig dit laatste ook lijkt. Door de harde zeewind ontstaat hier op enige hoogte een droog, typisch xerofytenklimaat terwijl op de bodem het vochtige mesofytische klimaat heerst dat we in deze streken verwachten. (8)

Hoofdstuk 8

De mens in het oecosysteem.

Vanaf zijn ontstaan nam de mens deel aan het oecosysteem waarin hij leefde. Door zijn bestaan oefende hij er invloed op uit zonder echter het oecologisch evenwicht, de stabiliteit, te verstoren. Dit veranderde toen de mens zich steeds verder ontwikkelde en een steeds groter aandeel opeiste in het geheel. Het modificeren van het oecosysteem en het verstoren van het biologisch evenwicht begonnen met de opkomst van de landbouw. Deze verstoring nam steeds grotere vormen aan door de toename van het aantal mensen en de ontwikkeling van de technologie.

De landbouw "ontaardde" in de steeds grotere monocultures van vandaag de dag, door het streven van de mens naar een maximale produktiviteit. Deze produktiviteit gaat echter sterk ten koste van de stabiliteit van het oecosysteem, zo je hier nog van een oecosysteem kunt spreken. Deze lage oecologische stabiliteit heeft als gevolg dat het systeem erg vatbaar is voor verstoringen zoals epidemiën en uitputting van de grond, waardoor grote hoeveelheden kunstmest en bestrijdingsmiddelen nodig zijn om de oogsten niet te laten mislukken. Vooral in dichtbevolkte gebieden is men welhaast verplicht tot deze vorm van landbouw over te gaan om iedereen van voldoende voedsel te kunnen voorzien.

In droge gebieden is de bevolkingsgroei van de laatste eeuw de oorzaak van de explosieve oprukking van de woestijnen. Door overbegrazing en houtkap voor brandhout verdwijnt de vegetatie. Het zand gaat stuiven, overstuift nog wel begroeide delen en zo wordt het verwoestijningsproces nog extra versneld. De Sahara breidt zich hierdoor naar het zuiden uit met een snelheid van enkele kilometers per jaar. De hoeveelheid grasland voor het vee wordt kleiner en hiermee het probleem steeds groter. Het centrum van de Tharwoestijn in India was 2000 jaar geleden nog jungle. (15)

De oecologische problemen die ontstaan door onkundig handelen van de mens zijn legio. Eén hiervan wil ik hier toch wat uitgebreider behandelen omdat het een probleem is dat op wereldniveau speelt. Dit is het probleem van het tropisch oerwoud.

In de tijden dat ernog geen sprake was van de massale kap van het oerwoud paste de plaatselijke bevolking een goed functionerende vorm van landbouw toe. In de droge tijd werd een stukje bos gekapt en de stammen verbrand. Dan werden er gedurende een jaar of twee zeer uiteenlopende gewassen door elkaar op de vruchtbare as verbouwd. Na deze periode was de grond uitgeput en werd een eind verder een nieuw stuk gekapt. Het oude land werd aan zijn lot overgelaten en kon vrij snel weer begroeid raken met bos. Zo kreeg de bodem niet de kans uit te drogen en te lateriseren. Deze vorm van landbouw staat bekend als "Shifting Cultivation". (15)

Toen de economisch verder ontwikkelde landen interesse kregen in het tropische hout, begon de massale kap van het oerwoud. De enorme kapvlakten konden niet meer op een natuurlijke manier bebost worden. Vooral op hellingen volgde een snelle erosie van de bovenste dunne, vruchtbare laag door blootstellong aan de overvloedige regens. Hierdoor werd de uitgeloogde, arme grond aan de zon blootgesteld waardoor er zich een lateriet-laag vormde.

Dunne laterietkorsten kunnen soms gebroken worden en daarna beplant, maar de bodem is zo arm dat grote hoeveelheden (kunst)mest gebruikt moeten worden.

Nadat de bovengrond is weggeërodeerd, is de vochtcapaciteit van de bodem zo sterk gedaald dat regenwater niet meer vastgehouden kan worden, maar direkt over de hellingen afstroomt naar de rivieren. Hierdoor krijgen deze een grotere hoeveelheid water te verwerken dan normaal. Dit, samen met het feit dat de weggeërodeerde grond uiteindelijk in de rivieren terecht komt en deze zo "verstopt", leidt tot grote overstromingen die katastrofale gevolgen hebben voor de plaatselijke bevolking en het

nog intakte oerwoud.

Een ander effekt van het kappen van oerwoud is het wegvallen van transpiratie waardoor benedenwinds het klimaat droger wordt met alle gevolgen vandien voor bodem, flora en fauna.

Zelfs op regerinsniveau blijkt er vaak weinig begrip te zijn voor deze problemen. Een sprekend voorbeeld is het volgende:

In Iata in het Amazonebekken, zette de regering van Brazilië een landbouwgemeenschap op om de plaatselijke bevolking te helpen met hun voedselprobleem. In minder dan 5 jaar bleek dit projekt een fiasko, doordat de ontboste grond één grote laterietvlakte was geworden. (15)

Toch begint het langzamerhand tot een aantal mensen door te dringen dat kappen niet de oplossing is voor het voedselprobleem. Projekten worden opgezet om kale hellingen weer te bebossen. Hierbij wordt op de hulp van de plaatselijke bevolking gerekend. Dit laatste stuit echter op grote problemen. Deze mensen weiden hun runderen en geiten op de met taai gras begroeide hellingen. Bij herbebossing wordt hen deze "weide" ontnomen. Waar moeten ze dan heen met hun vee? Waar moeten ze dan van leven tot de tijd dat het bos zo ver ontwikkeld is dat ze dàar hun voedsel kunnen halen? Voor hen geldt -en geef ze eens ongelijk- alleen hun voedselvoorziening op korte termijn. Hun bestaansmogelijkheden op langere termijn worden hierdoor naar de achtergrond verschoven.

Er zal nog heel wat kennis, tijd en geld in gestoken moeten worden in de oplossing van deze problemen.

Literatuur.

1. Bray, R.H. 1954 A nutrient mobility concept of soil-plant relationships. Soil Science 78: 9-22.

2. Bridges, E.M. 1979 World soils. Cambridge.

3. Cox, C.B. Healy, I.N. Moore, P.D. 1977 Biogeography, an ecological and evolutionary approach. New York.

4. Cursus bodemkunde, Deel I. 1979 wageningen.

5. Ehrich, P.R. Erich, A.H. Holdren, J.P. 1973 Human ecology. Problems and solutions. San Fransisco.

6. Gill, A.M. Groves, R.H. Noble, I.R. (editors) 1981 Fire and the Australian biota. Canberra.

7. Krebs, Ch. J. 1978 Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. New York.

8. Lundegårdh, H. 1957 Klima und Boden. Jena.

9. Olsen, S.R. Kemper, W.D. 1968 Movement of nutrients to plantroots. Advances in agronomy 20: 91-151.

10. Pianka, E.R. 1978 Evolutionary ecology. New York.

11. Russel, E.W. 1973 Soil conditions and plant growth, London.

12. Salisbury, F.B. Ross, C.W. 1978 Plant physiology. California.

13. Walter, H. 1973 Allgemeine Geobotanik. Stuttgart.

14. Walter, H. 1984 Vegetation und Klimazonen. Stuttgart.

15. World ecological areas programme. 1980 A proposal to save the world's tropical rainforests. The ecologist 10: 1-67.

16. Wulff, E.V. 1950 Historical plant geography. U.S.A.