

AFD. SOCIOLOGIE NMB. 50
 LARD. J. SOCIOLOGIE
 Buren 1943 23
 Wageningen

CENTRALE LANDBOUWCATALOGUS

0000 0063 8839

Biosfeer en Mens

Deze uitgave bevat de teksten van de voordrachten die zijn uitgesproken tijdens het symposium Biosfeer en Mens, dat werd georganiseerd door de Biologische Raad van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen op 31 maart en 1 april 1970 in het RAI-Congrescentrum te Amsterdam.

BIOSFEER & MENS

Handwritten: 11/16 - 50



**BIBLIOTHEEK
DER
LANDBOUWHOGESCHOOL
WAGENINGEN**

**Centrum voor Landbouwpublikaties en Landbouwdocumentatie
Wageningen - 1970**

Handwritten: 11/16/83

ISBN 90 220 0318 3

**Copyright: Pudoc, Centrum voor Landbouwpublikaties en Landbouw-
documentatie, Wageningen**

Druk: A. Verweij, Wageningen

Inhoud

Openingswoord

Mr. J. Nittel <i>Namens de Minister van Onderwijs en Wetenschappen</i>	1
--	---

Inleiding

Prof. Dr. A. Quispel <i>Botanisch Laboratorium der Rijksuniversiteit te Leiden</i>	5
--	---

De geschiedenis van de atmosfeer

Prof. Dr. M. G. Rutten <i>Geologisch Instituut der Rijksuniversiteit te Utrecht</i>	15
---	----

De invloed van de mens op de atmosfeer

Prof. Dr. F. H. Schmidt <i>Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut te De Bilt</i>	41
--	----

De genese van het water en invloed van het menselijk handelen daarop

Prof. Ir. A. Volker <i>Dienst voor Waterhuishouding en Waterbeweging, Rijkswaterstaat te Den Haag</i>	53
---	----

De bodem als natuurlijke milieufactor

Prof. Dr. Ir. F. A. van Baren <i>Bodemkundig Instituut der Rijksuniversiteit te Utrecht</i>	64
---	----

De invloed van het menselijk handelen op de biocoenosen in het water

Dr. H. L. Golterman <i>Limnologisch Instituut van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen te Nieuwersluis</i> . .	80
---	----

De terrestrische oecosystemen : De genese en de gevolgen van de menselijke technologie

Dr. W. H. van Dobben *Instituut voor Oecologisch Onderzoek te Arnhem* 104

De mens en zijn oecosystemen

Prof. Dr. H. A. P. C. Oomen *Koninklijk Instituut voor de Tropen te Amsterdam* 134

De invloed van de technische ontwikkeling op de oecologie van de mens

Prof. Dr. J. W. Tesch *Organisatie voor toegepast natuurwetenschappelijk onderzoek, TNO te Den Haag* 150

Terugblik en toekomst

Prof. Dr. A. Quispel *Botanisch Laboratorium der Rijksuniversiteit te Leiden* 172

Literatuur 185

Register 193

Openingswoord

uitgesproken door

MR. J. NITTEL

namens de Minister van Onderwijs en Wetenschappen

Vraagstukken met betrekking tot het milieu waarin we leven mogen zich de laatste jaren verheugen in een toenemende publieke belangstelling, niet alleen van verenigingen, particuliere organisaties en bedrijven, maar ook van gemeenten, provinciale besturen en van de rijksoverheid.

De oorzaken van deze belangstelling, namelijk de algemene verontrusting over de exponentieel groeiende beïnvloeding van het milieu door de mens, en de vele incidentele gevallen waarin ergens overduidelijk de maat overloopt, zoals bij gelegenheid van de vergiftiging van de Rijn, geven allerminst aanleiding tot vreugde. Men kan slechts verheugd zijn (over het feit) dat mensen aan het denken worden gezet over de orde van grootte waarmee de natuur wordt beïnvloed, benut, en zelfs uitgebuit, en hoe groot het incasseringsvermogen en het herstellingsvermogen zijn van het grote oecosysteem aarde, waarvan we het voortbestaan toch wel wensen voor ons en voor komende geslachten. Hiermee zijn de mondiale dimensies geschetst en op niets minder dan dat heeft het symposium 'Biosfeer en Mens', hoewel bedoeld voor Nederlanders, betrekking.

Onmiskenbaar hangt de titel van dit symposium samen met die van het door de UNESCO voorgestelde internationale onderzoekprogramma 'Man and the Biosphere', dat in 1972 van start zal gaan. De omkering in de titel is goed te begrijpen: hier staat centraal de biosfeer, waarmee de mens met zijn cultuur onlosmakelijk is verbonden, waarvan hij afhankelijk is, waaraan hij is onderworpen. Het symposium zal zich niet bezig houden met het bevolkingsvraagstuk, hoewel dit het belangrijkste probleem is bij de zo verontrustend groeiende beïnvloeding van de biosfeer door de mens, en al zijn deskundigen van mening, dat het voor een gezond milieubeheer noodzakelijk is, dat de

wereldbevolking niet in het huidige tempo blijft toenemen.

De wereldwijde zorg voor en over de biosfeer is niet van de laatste jaren. Dat zal in dit symposium wel blijken. Maar de internationale samenbundeling van krachten van milieubeheer en biosfeeronderzoek is wel van jonge datum. Daar is in de eerste plaats de samenwerking in de International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN). Maar het gecoördineerde onderzoek is vooral de vrucht van het International Biological Programme (IBP), onder auspiciën van de International Council of Scientific Unions (ICSU) en daarin speciaal de International Union of Biological Sciences (IUBS). Maar internationale samenwerking ten aanzien van biosfeeronderzoek moet geleerd worden, zowel in het interuniversitaire als het interdisciplinaire vlak. Voor beide is het IBP een goede ontmoetingsplaats en oefenschool geworden.

Multidisciplinair internationaal onderzoek moet niet alleen geleerd worden, het vergt ook aanmerkelijk meer voorbereidingstijd dan individueel onderzoek. Voordat eind 1963 het IBP zich aan de wereld presenteerde en in 1964 Nederland besloot er aan deel te nemen, waren vier jaren van discussie in de ICSU en de IUBS verstreken. Het duurde daarna nog twee jaar, voor er met bijzondere financiële steun van het Ministerie van Onderwijs en Wetenschappen en onder medewerking van de Nederlandse organisatie voor zuiver-wetenschappelijk onderzoek (ZWO) een begin werd gemaakt met de eerste onderzoeken in het kader van het IBP. Dit begin droeg in hoofdzaak het karakter van een aanpassing aan, of een uitbreiding van reeds lopend onderzoek aan de internationale vraagstellingen.

Nu eenmaal ervaring is opgedaan, nu er wegen zijn gevonden en commissies en werkgroepen in het leven zijn geroepen, hoeft het minder lang te duren om zowel internationaal als in eigen land de stap te doen van het IBP naar de veel ruimere opzet en doelstellingen van het UNESCO-programma 'Man and the Biosphere'. Dit symposium kan daarbij als een katalysator werken.

Bij het spreken over een ruimere opzet zullen veler gedachten ongetwijfeld ook uitgaan naar een verruiming van de middelen voor het biosfeer-onderzoek. Maar daar men, evenals in het gezin, ook in de volkshuishouding iedere cent slechts eenmaal kan uitgeven, zal iedere gedachte aan verruiming direct moeten leiden tot het opnieuw vaststellen van prioriteiten.

Daarmee is inderdaad, zoals door de Koninklijke Nederlandse Aka-

demie van Wetenschappen onder de aandacht van de Ministerraad werd gebracht, milieubeleid met recht overheidsbeleid, in de samenwerking tussen regering en volksvertegenwoordiging. Vele sectoren van de maatschappij, en daarmee veel departementen, zijn bij milieuvragen betrokken, zoals ook internationaal uiteenlopende organisaties elk op eigen wijze zich bezig houden met het milieu van de mens en de natuurlijke rijkdommen van de biosfeer. De Raad van Europa nam het initiatief tot het Europees Natuurbeschermingsjaar 1970. De Noordatlantische Verdragsorganisatie (NAVO) boog zich over milieuvragen op aandrang van de president van de Verenigde Staten. De Organisatie voor Economische Samenwerking en Ontwikkeling (OECD), het Ontwikkelingshulp-programma van de Verenigde Naties (UNDP), de Wereld Gezondheidsorganisatie (WHO), de Voedsel en Landbouw Organisatie van de Verenigde Naties (FAO), de Onderwijskundige, Wetenschappelijke en Culturele Organisatie van de Verenigde Naties (UNESCO), alle zijn zij nauw betrokken bij de vraag, hoe deze wereld leefbaar te houden voor allen die erop wonen. Zozeer zijn alle volken op aarde hierbij betrokken, dat de Algemene Vergadering van de Verenigde Naties besloot om in 1972, tegelijk met het begin van 'Man and the Biosphere', een wereldbijeenkomst te beleggen over 'Human Environment'. Deze zal plaats vinden in Zweden, het land dat in veel opzichten toonaangevend is bij het treffen van maatregelen tot behoud en beheer van de natuurlijke rijkdommen van de biosfeer.

Op nationaal niveau zijn minstens evenzovele organisaties bij het milieubeheer en -onderzoek betrokken. De vraag rijst, wat hierbij de bijzondere taak van de Minister van Onderwijs en Wetenschappen is. Heeft men de gezondheid van mens, dier en plant op het oog en de produktie van gezond voedsel, dan bestaan daarvoor de betreffende instanties. Stelt men zich op het standpunt, dat wie vervuult ook betaalt, dan zal bij economen en juristen belangstelling gewekt moeten worden. Wil men een halt toeroepen aan de explosieve bevolkingstoename in ons land en in de wereld, dan heeft men in de eerste plaats met een sociaal en ethisch probleem te maken, waarvoor van natuurwetenschappelijke zijde geen nieuwe informatie meer nodig lijkt te zijn. Wil men geraken tot een in biologisch-oecologische zin beter verantwoorde ruimtelijke ordening, dan krijgt men met zes departementen te maken, O. en W. nog niet eens meegerekend: CRM, Defensie, Landbouw, Verkeer en Waterstaat, Economische Zaken, en Sociale Zaken en Volksgezondheid.

Uit het feit, dat dit symposium wordt geopend namens de Minister van Onderwijs en Wetenschappen blijkt, dat bij de organisatoren de gedachte leeft, dat slechts door een krachtige bevordering van het onderzoek, zowel zuiver-wetenschappelijk als toegepast, de noodzakelijke fundamentele kennis kan worden verkregen van onze *oikos*. Zonder deze kennis is geen verantwoorde basis denkbaar voor welke maatregel dan ook betreffende het gebruik, beheer en behoud van de biosfeer.

Ook de zorg voor de overdracht van deze kennis, vanaf de kennis der natuur in het basisonderwijs tot de aard- en levenswetenschappen in het universitaire onderwijs ligt duidelijk op de weg van O. en W. De voortgaande integratie van aard- en levenswetenschappen tot een samenhangende milieukunde, waarvan de opzet van dit symposium zo duidelijk blijkt geeft, is daarbij een verheugend symptoom. Moge hiervan een krachtige stimulans uitgaan voor het geïntegreerde multi-disciplinaire onderzoek van de biosfeer ten behoeve van het welzijn van aarde, plant, dier en mens.

Inleiding

PROF. DR. A. QUISPÉL

'Er zullen schepselen op deze aarde gezien worden, die steeds elkaar zullen bevechten, met zeer grote verliezen en vele doden aan elke kant. Zij zullen geen grenzen kennen voor hun boosaardigheid; met hun krachtige leden zal een groot aantal bomen in de onmetelijke wouden van de wereld met de grond worden gelijk gemaakt; en wanneer ze zich volgepropt hebben met voedsel zal het hun lusten bevredigen om dood, kwellingen, slavernij, verschrikkingen en verbanning uit te delen aan elk levend wezen. En als gevolg van hun grenzenloze hoogmoed zullen ze wensen tot de hemel op te stijgen, al zal het overvloedige gewicht van hun lichamen hen hier beneden houden. Er zal niets overblijven op de aarde of onder de aarde of in de wateren, dat niet vervolgd en aangevallen of vernietigd zal worden, en wat in het ene land is zal worden overgeplant naar het andere; en hun eigen lichamen zullen worden tot het graf en het doorgangsoord van alle levende lichamen die ze verslagen hebben.

O aarde! wat weerhoudt U ervan U te openen en hen hals over kop te storten in de diepe kloven van Uw grote afgronden en grotten, en een dergelijk wild en meedogenloos monster niet langer te tonen voor het aangezicht van de hemel?"

Deze woorden werden geschreven, nu ongeveer vijf eeuwen geleden, door Leonardo da Vinci. Het is mij niet bekend waarom Leonardo deze woorden schreef in de vorm van een profetie. Hadden ze betrekking op de mensheid van zijn eigen tijd en was de profetie slechts een literaire vorm? Of wilde hij toch ook tot uiting brengen, dat het vernietigend optreden van de mens tegenover de natuur in later eeuwen nog ernstiger vormen zou gaan aannemen? Zeker is in ieder geval dat het genie van Leonardo hier een visie gaf op het menselijk handelen, die ons twintigste eeuwers, afgezien van die ene regel over de onmo-

gelijkheid van het vliegen, wel zeer modern aandoet.

Zeker heeft het ook in later tijd niet ontbroken aan mensen, die een waarschuwend geluid lieten horen, maar deze vormden toch slechts hoge uitzonderingen. Eerst omstreeks en na de tweede wereldoorlog werden hun stemmen talrijker en de waarschuwingen overtuigender. De gegevens, die de natuuronderzoekers verzamelden, waren er dan ook naar. Het bleek hoe de mens op veel plaatsen, waar eens een bloeiende cultuur had geheerst, slechts woestijnen had achtergelaten: de troosteloze getuigen van een wanbeleid ten aanzien van de bodem. Erosie en stofstormen van kostbare landbouwgronden toonden dat dit wanbeleid allerminst tot de oudheid beperkt was. Door grote irrigatiewerken, we herinneren hier aan het werk van de 'Tennessee Valley Authority', werd getracht het gevaar te keren en verarmde grond weer in landbouwkundig bruikbare vorm terug te voeren. Maar op andere plaatsen ging de strijd tegen de natuur voort zonder dat men blijk gaf te beseffen, hoezeer de mens voor zijn voortbestaan van deze natuur afhankelijk was.

Talrijke wetenschappelijke resultaten, die aanvankelijk met gejuich werden begroet en waarvan niemand zal ontkennen dat ze grootse resultaten hebben opgeleverd, bleken nevenwerkingen te hebben, waar men aanvankelijk niet aan had gedacht. Het betere inzicht in de plantevoeding leidde tot de toepassing van kunstmest, waardoor geweldige vergrotingen van de oogsten mogelijk waren. Men vergat alleen, of kon zich nog niet voorstellen, dat de grond ook organische stof nodig had om de gewenste structuur te handhaven met als gevolg de reeds genoemde erosieverschijnselen en stofstormen. De medische wetenschap bereikte prachtige resultaten bij de bestrijding van ziekten, in het bijzonder van de infectieziekten waardoor veel menselijk leed kon worden vermeden. Men vergat er echter aan te denken, dat hierdoor de natuurlijke regulatie van het aantal mensen werd verbroken en verzuimde tijdig naar maatregelen te zoeken om de geboorten op corresponderende wijze te beperken. Men ontwikkelde bestrijdingsmiddelen voor insecten en onkruiden, die aanvankelijk een zegen voor de mensheid leken te zijn, tot men merkte hoezeer de wereld door de ophoping van persistente giftige stoffen werd bedreigd. Het was vooral Rachel Carson, die in haar aanvankelijk fel bestreden boek de gevaren signaleerde. Beangstigend waren de feiten, die ze had verzameld. Niet minder beangstigend was de kritiek van kortzichtigen en belanghebbenden. Beangstigend omdat hieruit bleek, dat machtige groepen alles

in het werk wilden stellen om de aandacht van de gevaren af te leiden.

Toch was de invloed van het boek van Rachel Carson zeer groot. Het door haar gesignaleerde gevaar bleek echter slechts een onderdeel van een gevaar van veel grotere omvang. De ophoping van persistente insecticiden was immers slechts één aspect van de ophoping van stoffen, die een ingrijpende en meestal desastreus invloed op het natuurlijk milieu uitoefende: de ophoping van afvalstoffen in het water, van uitlaatgassen van auto's, giftige gassen uit fabrieksschoorstenen en uit de schoorstenen van de woonhuizen in onze atmosfeer.

We kunnen niet zeggen, dat dit probleem van de 'pollutie', de verontreiniging van bodem, water en lucht, thans niet midden in de belangstelling staat. Vanwaar die grote belangstelling? Is het een modeverschijnsel, een onderdeel van een meer algemene onvrede met de moderne technologisch beïnvloede maatschappij, die we vooral bij veel jongeren aantreffen? Is het de afbeelding van onze bloeiende aarde, gefotografeerd vanuit de Apollocabines in zijn scherpe contrast met de desolaatheid van het maanoppervlak, die ons ervan heeft doordrongen, wat we aan deze planeet zijn verschuldigd? Of is het eenvoudig de ernst van de situatie, waaraan zelfs de meest verwoede industrialisatiemaniak zich niet meer kan, maar vaak nog wel wil, onttrekken?

Zonder twijfel speelt dit laatste punt een zeer grote rol en daarom is het bijzonder verheugend, dat thans allerwege de alarmbel wordt geluid. Maar laten we ervoor zorgen, dat deze alarmbel geluid blijft worden en dat men er naar blijft luisteren. Laten we ons ervoor hielden al te gemakkelijk te denken, dat de huidige verontrusting zal aanhouden en niet straks weer gevolgd zal worden door een afleiding naar andere problemen in de gemakzuchtige sfeer van 'het zal met dat milieu nog wel meevallen'. Het zal de taak zijn van onder andere de biologen niet alleen deze alarmbel te blijven bedienen, maar ook de wegen te wijzen waarlangs het gevaar kan worden bezworen. Daarvoor is kennis van zaken nodig. Daarvoor is vooral ook een goede en voortdurende voorlichting onmisbaar. Als zodanig moeten we dit symposium vooral opvatten.

Die voorlichting is immers allerm minst eenvoudig. De bioloog staat steeds weer voor het probleem, dat de studie van levende systemen zo ingewikkeld is, dat zelden volledig positieve uitspraken gedaan kunnen worden.

In de meeste gevallen zal hij niet veel verder kunnen gaan dan het

afwegen van mogelijkheden en het wijzen op risico's. Maar deze risico's kunnen zo groot zijn, en het zal in de volgende bladzijden blijken hoe groot deze risico's zijn, dat het ten enenmale onverantwoord zou zijn ook maar op enigerlei wijze dergelijke risico's te accepteren. Zo balanceert de voorlichting, die de bioloog moet geven, tussen het alarmeren voor gevaren, waarvan de draagwijdte niet volledig te overzien valt, en anderzijds een 'laissez faire', dat in veel ernstiger mate onverantwoordelijk is. Het dilemma, waarvoor hij zich gesteld kan zien, is daarom ook zo groot, omdat een te voorbarige of te overdreven alarmering de overtuigingskracht van zijn alarm teniet kan doen. Wie immers in een betoog onjuistheden aantreft, zal minder geneigd zijn de juistheden op andere plaatsen als overtuigend te aanvaarden. Verschillende boeken en artikelen in het verleden, vaak met de beste bedoelingen geschreven, misten hun doel door hun eenzijdige overdrijving en het gebruik van onjuiste argumenten. De kritiek op het boek van Rachel Carson vond ook hier op enkele plaatsen een aangrijpingspunt. Maar juist weer de hierboven geschetste onzekerheden, waar de bioloog mee heeft te werken, maken altijd het plaatsen van kritische kanttekeningen mogelijk.

Hoe gemakkelijk men hier het tegengestelde kan bereiken van wat men beoogt zou ik kunnen illustreren met het recente voorbeeld van de waarschuwingen van de Amerikaanse biofysicus Sternglass tegen de gevaren van radioactieve 'fall-out'. Op grond van statistieken betreffende de kindersterfte in de na-oorlogse decennia constateerde hij een onderbreking in de dalende lijn in de periode van de kernproeven. Dit wees op een tot nu toe nog niet onderkend gevaar van de radioactieve neerslag: een invloed op de kindersterfte op zeer jonge leeftijd. Indien dit inderdaad het geval is, zou het de plicht van de onderzoeker zijn, die zo iets ontdekt, er onmiddellijk de aandacht op te vestigen. Dit zou nog des te meer urgent zijn omdat, juist toen Sternglass zijn gevolgtrekkingen maakte, er felle discussies gaande waren over de ontwikkeling van antiraket-raketten die, indien gebruikt, tot zeer ernstige vormen van 'fall-out' zouden leiden. Enkele wetenschappelijke tijdschriften weigerden echter, en voor zover ik de gegevens kan beoordelen terecht, de publikatie van Sternglass op te nemen, aangezien de bewijskracht verre van overtuigend was. Toch maakte Sternglass zijn theorie wereldkundig o.a. in het tijdschrift 'Esquire', dat wel niemand als een officiële bron van wetenschappelijke informatie zal beschouwen. De kritiek bleef niet uit en de scherpste kwam van de op

dit punt wel zeer onverdachte zijde van de Pugwash-beweging. De Engelse professor Rotblat viel Sternglass scherp aan met het verwijt dat hij, door het publiceren van dergelijke onvoldoende gegronddveste beweringen, het vertrouwen aantastte in de geloofwaardigheid van wel gefundeerde bezwaren tegen de aanslag op ons milieu met radioactieve neerslag.

Ik heb dit voorbeeld hier genoemd om te laten zien hoe moeilijk het kan zijn om tegen elkaar af te wegen de gevaren van een voorbarige en van een te late waarschuwing, om aldus te tonen hoe belangrijk het is te komen tot een juist overzicht van de beschikbare en betrouwbare informatie. Alleen hierop gebaseerde beschouwingen hebben immers overtuigingskracht, terwijl aan de andere kant hieruit juist zal blijken welke hiaten onze kennis vertoont en hoe nodig het is door intensief onderzoek deze hiaten op te vullen. Het is met het oog op het verstrekken van deze informatie dat de bijdragen in dit boek zijn geschreven.

Informatie die betrekking heeft op de dunne schil van onze planeet, waarin zich het leven ontwikkelde: de biosfeer. Een sfeer, die het milieu omvat voor de levende organismen en die zelf door deze organismen wordt beïnvloed. In deze biosfeer heeft ook de mens zijn plaats en van deze biosfeer is deze mens afhankelijk.

Het onderzoek van de biosfeer is van onnoemelijk gecompliceerde aard. Het lijkt me dan ook juist om in deze inleiding deze problematiek te benaderen door eerst een eenvoudig model als uitgangspunt te kiezen, uitgaande van het algemene wetenschappelijke principe dat we eerst het eenvoudige moeten leren kennen alvorens het gecompliceerde te kunnen benaderen.

Daar het probleem van de biosfeer een probleem is uit de milieukunde kunnen we uitgaan van de eenvoudigste en goed controleerbare relatie van één organisme met zijn milieu, zoals we dat bijvoorbeeld kunnen bestuderen tijdens de groei van een microörganisme.

We kiezen een microörganisme, bijvoorbeeld een bacterie, en zoeken een voedingsoplossing, die alle stoffen bevat die voor de groei en ontwikkeling van deze bacterie nodig zijn. Deze voedingsoplossing dient alle elementen te bevatten, die in de celbestanddelen moeten worden ingebouwd en wel in een gemakkelijk opneembare vorm, terwijl een organische stof, zoals glucose, moet dienen als koolstof- en als energiebron. We brengen nu een geringe hoeveelheid cellen in deze voedingsoplossing, plaatsen het geheel in een incubator bij de meest

geschikte temperatuur, en bepalen op regelmatige tijdstippen de hoeveelheid gevormde cellen. Wanneer we de aldus verkregen resultaten uitzetten tegen de tijd krijgen we een groeikromme van het type, dat alle biologen vertrouwd is, omdat we het bij de bestudering van elk groeiproces tegenkomen.

Na een aanvankelijke aanpassingsperiode treedt de logaritmische fase van de groeikromme op, waarin de groei met constante snelheid plaats vindt, hetgeen dus leidt tot een exponentiële toename van het aantal cellen (we noemen deze fase logaritmisch omdat we bij het uitzetten van de logaritme van het aantal cellen tegen de tijd een rechte evenredigheid vinden). Na enige tijd begint echter de groeisnelheid af te nemen tot deze tot stilstand komt en het maximum aantal cellen is gevormd, dat onder de gegeven cultuuromstandigheden gevormd kon worden. Tellen we het totaal aantal cellen, dan blijft deze hoeveelheid gedurende enige tijd constant, tellen we echter alleen de hoeveelheid levenskrachtige cellen, dan blijkt dit aantal al spoedig af te nemen: het bereiken van de maximale hoeveelheid cellen wordt al spoedig gevolgd door het afsterven van een deel der cellen.

Wat bepaalt nu dit maximale niveau? In de meeste gevallen blijkt dit bepaald te worden door de hoeveelheid voedingsstoffen. Indien een tekort aan voedingsstoffen de oorzaak vormt van het einde van het groeiproces kunnen we de groei weer doen hervatten, en dus een grotere opbrengst krijgen, door de voedingsstoffen, die opraakten, opnieuw toe te voegen. Er kan echter ook een andere oorzaak zijn voor het einde van de groei en het begin van het afsterven. Vaak blijkt, dat verdere toevoeging van voedingsstoffen geen invloed heeft, of reeds bij voorbaat overbodig lijkt omdat de groei tot stilstand kwam voordat een der voedingsstoffen op is. In deze gevallen blijkt de groei tot stilstand te zijn gekomen door het ophopen van een of ander schadelijk stofwisselingsprodukt. De cellen hebben door dergelijke excretieproducten hun eigen milieu vergiftigd.

Nog illustratiever wordt de hier gevonden relatie tussen grootte van de bereikbare populatie, hoeveelheid voedsel en afscheiding van giftige stoffen, wanneer we de bacterie kweken in een chemostaat volgens het principe van de continue cultuur.

Volgens dit principe wordt de cultuurvloeistof aan de ene kant voortdurend aangevuld met verse voedingsoplossing, terwijl aan de andere kant een evengrote hoeveelheid oude voedingsoplossing met daarin aanwezige cellen wordt afgevoerd. Er komt nu geen einde aan

de groei, maar er stelt zich wel een constante groeisnelheid in, zo groot dat de vorming van nieuwe cellen gelijke tred houdt met de afvoer van cellen, waardoor de totale hoeveelheid cellen in het cultuurvat constant blijft. Deze hoeveelheid blijkt geheel geregeld te kunnen worden door de snelheid van aanvoer en verversing: afhankelijk hiervan stelt zich de grootte van de bacteriepopulatie in.

We zien hier op een eenvoudige en experimenteel gemakkelijk te benaderen wijze de illustratie van de algemene wet die zegt, dat de grootte van een populatie een functie is enerzijds van de aanvoer van voedingsstoffen, anderzijds van de afvoer van schadelijke excretieproducten.

Deze relatie wordt gecompliceerder, wanneer we niet met één, maar met meerdere soorten te maken hebben. Dan treden ook de betrekkingen tussen deze soorten naar voren, zoals de competitie om de voedingsstoffen en de onderlinge beïnvloeding, doordat de excretieproducten voor het ene organisme ernstiger gevolgen hebben dan voor het andere. Men denke hierbij bijvoorbeeld aan de uitscheiding van antibiotica, maar ook aan de mogelijkheid van uitscheiding van stimulerende stoffen. Tenslotte kunnen dergelijke modelexperimenten ons leiden tot een beter inzicht in de gecompliceerde situatie van de natuurlijke populaties in de milieus van de biosfeer.

Hier is echter geen onderzoeker, die de aanvoer en afvoer regelt: hier worden de aan- en afvoer bepaald door de activiteit van de andere organismen. Dankzij de verschillen in metabolische activiteit der verschillende organismengroepen treedt een kringloop op van de stof, waardoor de stoffen niet aan de biosfeer worden onttrokken, maar er steeds weer in een bruikbare vorm worden terug gebracht.

We kunnen dit eenvoudig illustreren aan het bekende voorbeeld van de kringloop van de stikstof. De groene planten nemen de stikstof op in de vorm van ammoniumzouten of nitraten. Ze bouwen hieruit hun celbestanddelen op, waarbij de eiwitten kwantitatief het hoofdbestanddeel vormen. Wanneer dieren de planten eten worden de planteneiwitten afgebroken en omgezet in de dierlijke eiwitten. Met de uitscheidingsprodukten en bij het afsterven komt deze organische stikstof weer in de bodem terug en wordt afgebroken door de bacteriën, die betrokken zijn bij het mineralisatieproces. Dit wordt zo genoemd, omdat de stikstof, die de bacteriën niet zelf voor hun opbouw gebruiken, weer als ammonium-ion in de bodem vrij komt. De nitrificerende bacteriën zetten deze ammonium weer om in nitraat. Beide worden weer

door de planten opgenomen. De kringloop is gesloten, al zijn er nog complicaties. Complicaties doordat er uitloging optreedt, waardoor de opgeloste stoffen met het bodemwater worden afgevoerd naar beken, rivieren en de zee, waar ze echter opnieuw in de kringloop van de daar levende organismen worden betrokken. Er kan echter ook stikstof langs deze weg voor de biosfeer verloren gaan. Bepaalde bacteriën kunnen nitraten reduceren tot gasvormige stikstof, die naar de atmosfeer ontwijkt. De verdere ontwikkeling van het leven is daarom alleen mogelijk doordat de verliezen aan stikstof weer worden gecompenseerd door de activiteit van de stikstofbindende bacteriën, die de gasvormige elementaire stikstof kunnen gebruiken.

Kenmerkend voor een dergelijke kringloop is, dat de organismen van elkaar afhankelijk zijn, maar vooral ook dat er in deze onderlinge afhankelijkheid een duidelijke regulatie meespeelt. Zeer opvallend zien we bijvoorbeeld deze regulatie bij de binding van elementaire stikstof, die geregeld wordt door de behoefte, d.w.z. door de hoeveelheid reeds in het milieu aanwezige gebonden stikstofverbindingen. Zo zien we bijvoorbeeld hoe bij de belangrijkste stikstofbindende systemen, de wortelknolletjes van de Leguminosen, niet alleen het biochemisch proces van de stikstofbinding door ammoniumzouten en nitraten wordt onderdrukt, maar ook de vorming van de knolletjes wordt afgeremd. Afwezigheid van gebonden stikstof stimuleert daarentegen aanleg en groei van nieuwe knolletjes en de activiteit van het stikstofbindend systeem.

Werpen we opnieuw een blik op een kringloop, ditmaal van de koolstof. Ook hier vinden we wederzijdse afhankelijkheid: terwijl de groene planten de koolzuur uit de atmosfeer of de opgeloste koolzuur in het water omzetten in organische stof, wordt deze organische stof door de heterotrofe organismen, waartoe alle dieren behoren, weer gebruikt als koolstofbron en afgebroken tot koolzuur. Onmiddellijk hiermee verbonden is de kringloop van de zuurstof, doordat de groene planten tijdens hun koolzuurassimilatie water splitsen tot zuurstof, terwijl de dieren deze zuurstof weer voor de oxydatie van de organische stof nodig hebben.

Maar een nog belangrijker aspect is hier het energetische. De opbouw van de organische systemen kost energie, die o.a. geleverd wordt door de afbraak van de organische stof. Bij al deze energetische omzettingen treedt altijd ook dissipatie op: een groot deel van de energie gaat als warmte verloren en kan niet meer door de levende

systemen worden gebruikt. Alle leven op aarde zou daarom reeds lang de energiedood zijn gestorven, wanneer het proces van de fotosynthese niet bij voortduring had gezorgd voor de toevoer van energie door gebruik te maken van de enige bron die ons continu vanuit de hemelruimte bereikt: de energie van het zonlicht. Hier is geen sprake meer van een gesloten kringloop: de toevoer van energie langs deze weg compenseert het verlies aan vrije energie, dat nu eenmaal onafwendbaar is volgens de tweede hoofdwet van de thermodynamica.

Het is dit proces, waarbij de zonlichtenergie wordt gebruikt voor de opbouw van organische stof uit koolzuur, met het belangrijke neven-effekt van de zuurstofproductie uit water, dat als 'primaire productie' de basis vormt, waarvan alles verder in de biosfeer afhankelijk is. Een schatting van de omvang van deze primaire productie is moeilijk te geven, het verkrijgen van betrouwbare gegevens hierover was een der hoofdthema's van het Internationale Biologische Programma. Een veel geciteerde oudere schatting werd gegeven door Rabinowitch. Volgens deze is de primaire productie in de oceanen ongeveer drie maal zo groot als op de vastelanden. Men interpreteert deze gegevens niet in die zin, dat de oceanen dus een onuitputtelijke produktiebron (en zuurstofbron) vormen. Men trekke er wel de gevolgtrekking uit, dat we juist ten aanzien van de oceanen geen enkel risico mogen lopen.

Het is de taak van het onderzoek over de biosfeer een beter inzicht te verkrijgen van die primaire productie, van de kringlopen en de onderlinge afhankelijkheid der organismen, van de regulerende processen in de biosfeer, maar ook van het ontstaan van de biosfeer. Want zeker was die biosfeer niet steeds zo als we hem vandaag kunnen onderzoeken. Water, lucht en bodem hadden vóór de komst van het leven andere karakteristieken dan heden ten dage en zijn meegeëvolueerd met de evolutie van het leven en van de levensgemeenschappen. De biosfeer van vandaag is het produkt van een miljardenjarige evolutie. In dit produkt bevindt zich de mens, *Homo sapiens*.

Het was deze *Homo sapiens*, die dankzij het gebruik van zijn menselijke geest, zich onttrok aan de regulerende factoren, die bij andere soorten de populatiedichtheid bepaalden, die een levensstijl ontwikkelde, waarbij niet alleen de producten van de huidige primaire productie verbruikt werden, maar ook die van de miljarden jaren levensgeschiedenis vóór hem. Om deze invloed echter goed te kunnen begrijpen, en om te kunnen bepalen welke maatregelen nodig zijn om de gevaren van een verwoeste biosfeer op te vangen is kennis nodig.

Kennis van de biosfeer, van de ontwikkeling van de biosfeer, van de aard der levensgemeenschappen en van de menselijke invloed en afhankelijkheid. In deze geest zijn de bijdragen in dit boek samengesteld.

De geschiedenis van de atmosfeer

PROF. DR. M. G. RUTTEN

Inleiding

De studie van de ontwikkeling der atmosfeer is, onder invloed van de onderzoeken naar het ontstaan van het leven, pas in vrij recente tijd op gang gekomen. Voordien was natuurlijk wel bekend, dat de aarde met zijn rond 21% vrije zuurstof een atmosfeer bezat die afweek van alles wat men verder van de samenstelling van het heelal afwist. Maar verder dan wat vage speculaties over deze afwijkende toestand is men eigenlijk niet gekomen.

Wat betreft de zuurstof kan men natuurlijk onderstellen, dat door de groene planten die op aarde voorkomen, een groter of kleiner deel ervan door organische dissociatie van koolzuur, tijdens de fotosynthese, is ontstaan. Wat betreft de tijd daarvóór is wel aangenomen, dat de anorganische dissociatie van water, met medewerking der zonnestraling, de nodige vrije zuurstof geleverd zou hebben.

Over de vraag of het leven op aarde langs natuurlijke weg ontstaan zou kunnen zijn is vele eeuwen gefilosofeerd. Men sprak van een pansperma, men had het over een verder onbegrepen 'principe' zoals het vitalisme. Maar afgezien van enkele dikke boeken heeft dit nooit tot tastbare resultaten geleid.

Het moderne natuurwetenschappelijke onderzoek werd ingeleid door de Russische biochemicus Oparin, wiens werk in het westen pas wijdere bekendheid kreeg na de tweede druk (1938) van zijn in het Engels vertaalde boekje 'The origin of life'. Onafhankelijk van Oparin, maar wel op een later tijdstip, had de Engelse biophysicus Haldane zich met hetzelfde probleem bezig gehouden, terwijl van de hand van de Engelse physicochemicus Bernal in 1949 en in 1951 verhandelingen verschenen over 'The physical basis of life' die veel tot de verheldering van het probleem bijgedragen hebben. En we mogen, ofschoon zijn directe bemoeiingen met het vraagstuk van het ontstaan van het

leven pas van latere tijd stammen, bij deze 'werkers van het eerste uur' zeker de Amerikaanse chemicus Urey niet vergeten.

Deze onderzoekers, van hoe verschillende pluimage ze ook waren, hadden één ding gemeen: een progressieve instelling. Ze konden er geen vrede mee hebben dat het leven gedurende de geologische historie langs natuurlijke weg geëvolueerd zou zijn, maar dat het allereerste leven op boven-natuurlijke of buiten-natuurlijke, kort gezegd op onnatuurlijke wijze ontstaan zou zijn. In plaats van een dergelijke voorstelling, die voor elke moderne natuuronderzoeker die werkelijk dóórdenkt onaanvaardbaar moet zijn, zochten ze naar een mogelijkheid waarop het leven zich uit niet-leven geëvolueerd kon hebben.

Het antwoord luidde, dat een dergelijke evolutie ten enen male onmogelijk is in de huidige, zuurstofrijke atmosfeer, doch aan de andere kant zeer wel mogelijk geweest zou zijn indien de aarde eens een anoxigene, zuurstofloze of zuurstofarme oeratmosfeer gekend zou hebben. In de huidige atmosfeer is het leven namelijk alleen mogelijk doordat al het levende materiaal door membranen van de buitenwereld afgescheiden is, waardoor de afbraak van organische materie, bijvoorbeeld door oxydatie, verhinderd wordt. Bovendien is de energie van het zonlicht dat thans de aardoppervlakte bereikt ten enen male onvoldoende om organische moleculen in enigermate redelijke hoeveelheden langs anorganische weg te synthetiseren. Dit zal in een anoxigene oeratmosfeer juist andersom geweest zijn. Ten eerste kon toen door de afwezigheid van vrije zuurstof en het daaruit gevormde ozon het zeer energierijke kortgolvlige ultraviolette licht tot op de aardoppervlakte doordringen, waardoor kleine 'organische' moleculen langs anorganische weg gevormd konden worden. En ten tweede werden deze moleculen niet meteen geoxydeerd, en hadden ze dus een veel hogere levensverwachting dan ze thans zouden bezitten. Door condensatie en polymerisatie konden zich uit de door het ultraviolette zonlicht gesynthetiseerde bouwstenen grotere moleculen vormen, waaruit het leven dan geleidelijk kon evolueren.

In dezelfde tijd dat de hierboven geschetste progressieve ideeën ontwikkeld werden, maakte de Franse bioloog Lecompte du Noüy (zie bijvoorbeeld 1947) furore met zijn boeken waarin gesteld werd dat het leven niet langs natuurlijke weg ontstaan kon zijn, en dat het dús geschapen was. Hij stelde vast, dat de kans dat 'toevallig' één van de grote organische moleculen die het huidige leven kenmerken langs anorganische weg ontstaan zou zijn, statistisch vrijwel onmeetbaar klein

is en dat, indien zo iets al eens plaats gevonden zou hebben, het door membranen onbeschermd molecuul onmiddellijk aan oxydatie te gronde zou zijn gegaan.

Het is duidelijk, dat we hier dezelfde argumenten terugvinden als door Oparin cum suis aangevoerd zijn, maar zonder de vermelding dat deze alleen geldigheid hebben in de huidige oxygene atmosfeer. Bovendien zal het eerste leven heus niet de beschikking gehad hebben over de grote, ingewikkelde moleculen van het huidige leven, die per slot enkele miljarden jaren de tijd gehad hebben uit eenvoudiger voorlopers te evolueren. Voor mij is het steeds weer vreemd, dat de onnatuurlijke gedachten van du Noüy, die de buiten- (of boven) natuurlijke gebeurtenis der schepping van het leven voorstond, als 'positief' gewaardeerd worden, de natuurlijke verklaring van Oparin cum suis daarentegen als 'negatief'. Ik zal me hier verder beperken tot de hypothese die tracht het ontstaan van het leven langs natuurlijke weg te verklaren en me verre houden van enige boven- of buitennatuurlijke hypothese.

De ideeën over een natuurlijke ontstaanswijze van het leven op aarde kregen pas grotere bekendheid door het 1e Symposium van de Internationale Biochemische Unie, door Oparin (1959) gepubliceerd. Hierbij heeft een grote rol gespeeld dat het Miller (1959) in het laboratorium van Urey inderdaad gelukt is, langs anorganische weg in een reducerende omgeving 'organische' moleculen te produceren. Op deze vraagstukken kon hier slechts kort worden ingegaan; daarna dienen we vooral het nieuwere onderzoek aan te halen dat van belang is voor de historie van de atmosfeer.

Het astronomische aspect

De ideeën over een reducerende, anoxygene oeratmosfeer van de aarde werden sterk gesteund door het feit dat astronomen, voornamelijk langs spectrometrische weg, konden vaststellen dat de atmosfeer van planeten en sterren, maar ook de intrastellair ruimte, overal een reducerend karakter heeft als gevolg van de overmaat aan waterstof. Urey's boek (1952) 'The planets' heeft hier baanbrekend werk verricht.

Later bleek echter, dat hier van een foute correlatie sprake was. Want zelfs als men de moderne zienswijze van een 'koud' ontstaan van de aarde (door samenballing van interstellair stof) aanhangt, dan

is hierbij door het verloren gaan van zwaartekracht zoveel warmte geproduceerd, dat de temperatuur aan de buitenkant van de aarde vele honderden graden Celsius bedragen moet hebben, waarbij de oorspronkelijke atmosfeer geheel teloor gegaan zou zijn. Wanneer we dus thans van geologische zijde van de oeratmosfeer spreken, dan is dit astronomisch gezien een secundaire atmosfeer, ontstaan door het verdwijnen in gasvorm van de lichtere elementen uit de oorspronkelijke homogene aarde, een proces dat nog steeds doorgaat.

Maar omdat de aarde, hoe dan ook, uit interstellair materiaal is opgebouwd, moet ook de 'secundaire' oeratmosfeer een reducerend karakter hebben. Geochemici (Abelson, 1966; Rasool, 1967) verschillen van mening over de preciese samenstelling van deze oeratmosfeer, maar voor de anorganische vorming van de primitieve 'organische' bouwstenen van het leven doet het er niet zoveel toe, of deze oeratmosfeer uit, bijvoorbeeld CO_2 , H_2O , N_2 en H_2 heeft bestaan, of uit H_2O , CH_4 , NH_3 , CO en H_2 . We kunnen dan ook vaststellen dat van astronomische zijde het bestaan van een oeratmosfeer van reducerend karakter geheel aanvaardbaar is.

Het chemisch aspect

De baanbrekende experimenten van Miller (1959) zijn zo bekend, dat het niet nodig is ze hier uitvoerig te behandelen. Het zij genoeg er aan te herinneren dat in een gesloten circuit, waarin zich oorspronkelijk bijvoorbeeld water, methaan, ammoniak en waterstof bevond, onder invloed van elektrische ontladingen achtereenvolgens blauwzuur, aldehyden en aminozuren vormden, terwijl na verloop van tijd zelfs peptizatie van de aminozuren plaats vond.

Deze proeven zijn later op allerlei manieren herhaald, en het resultaat was dat, wanneer men slechts uitgaat van een reducerende omgeving, zich steeds 'organische' moleculen vormden. Dit geschiedde in allerlei soorten van omgeving, van waterig bij kamertemperatuur tot droog bij zeer hoge temperatuur (als bij een vulkaan in uitbarsting) en met behulp van allerlei soorten energie, zoals elektrische vonken, kortgolvlige ultraviolette bestraling, en zelfs zomaar warmte. Een ware stortvloed van publikaties over de anorganische synthese van 'organische' moleculen vloeide uit deze onderzoeken voort. Ze zijn grotendeels verwerkt in het nieuwe boek van Calvin (1969), die voor deze ontwikkeling het woord 'Chemical Evolution' van Oparin (1964) heeft

overgenomen, terwijl de nieuwste resultaten verwerkt zullen worden in de verslagen van de Derde Internationale Conferentie over de oorsprong van het leven, die in april in Frankrijk gehouden werd. Voor ons doel is echter een samenvatting die reeds uit 1965 dateert voldoende; ze luidt als volgt:

'The efforts of several groups over the past decade have shown that a large number of compounds of biological interest may be synthesized from the simple precursors methane, ammonia, hydrogen and water, under prebiological conditions. This list of compounds includes organic acids, purines, pyrimidines and many of the amino acids'. . . 'We now have many, if not all of the compounds of small molecular weight that are the components of macromolecules. (And) we must conclude that these compounds were formed because they are plausible reaction products thermodynamically and kinetically' (Buchanan, 1965).

Deze, ten dele zeer verfijnde, experimenten zouden niet mogelijk geweest zijn wanneer niet in dezelfde tijd een revolutionaire ontwikkeling in de analyse-methoden van de organische chemie plaats gevonden had. Kort gezegd komt deze er op neer dat, in plaats van de oude filosofie van 'Breek 't maar in stukjes, dan kunnen we daaruit het oorspronkelijk geheel weer opbouwen', fysische analyse-methoden ontwikkeld werden die de te onderzoeken stof zoveel mogelijk intact lieten. Het gaat hier speciaal om de chromatografische methoden, en wel voornamelijk de gaschromatografie.

Een zichzelf respecterend laboratorium dat in deze richting werkt, beschikt niet alleen over een aantal gaschromatografen, maar bovendien over een aan de gaschromatograaf gekoppelde massaspectrometer. Een deel van de stoffen die de gaschromatograaf verlaten passeert deze massaspectrometer waarin ze, bij de ionisatie aan de ingang, uiteenvallen. De moleculairgewichten en de relatieve levensduur van deze bouwstenen wordt door de massaspectrometer gemeten, waaruit men conclusies over de oorspronkelijke samenstelling kan trekken. In de verst ontwikkelde apparatuur wordt dit zelfs aan een speciaal geprogrammeerde computer, die zowel op de gaschromatograaf als op de massaspectrometer aangesloten is overgelaten. De nauwkeurigheid van zo'n apparatuur is zo verbluffend groot, dat men zelfs van stoffen die maar in hoeveelheden van nannogrammen (van miljardste grammen dus) niet alleen de samenstelling, maar ook de hoeveelheid in een monster meten kan.

Dit levert natuurlijk bijzondere problemen op in verband met een eventuele verontreiniging van de monsters. We zullen in de loop van dit symposium meer over verontreiniging te horen krijgen, maar we hebben hier te maken met een verontreiniging van veel subtielere aard. Bekend is het verhaal van de organisch geochemicus uit Washington, die twee jaar gewerkt had aan een perfect apparaat om aminozuren te analyseren. Als proef zette hij een duimafdruk in zijn monster, en hij kreeg zijn eigen aminozuur-spectrum uitstekend gereproduceerd terug. En toen een Californische collega een artikel over aminozuren in een 1000 miljoen jaar oude afzetting in Minnesota publiceerde, bedacht hij zich 'that those geologists always wrap their samples in newspapers' en hij vond dat de drukinkt van een pagina van de Minnesota Times precies hetzelfde aminozuur-spectrum leverde als dat beschreven van de Precambrische sedimenten.

De moleculaire fossielen

Desondanks is het toch gelukt met deze nieuwe verfijnde analysemethoden in Precambrische sedimenten organisch materiaal aan te tonen waarvan men aanneemt dat het restanten zijn van organismen die geleefd hebben tijdens hun afzetting. Dit onderzoek is vooral door het werk van de Engelsman Eglinton en de Amerikaan Calvin op gang gebracht (zie Eglinton & Calvin, 1967).

Op het eerste gezicht schijnt dit in tegenspraak te zijn met wat in de Inleiding gezegd is, namelijk dat organische stoffen die niet in levende organismen, en dus ook in dode, voorkomen, door oxidatie en andere processen vernietigd zullen worden. Dit is inderdaad zo, als men de grote organische moleculen van eiwitten, koolhydraten of vetten als geheel beschouwt. Maar verschillende van deze moleculen hebben componenten die zich zeer moeilijk verder laten afbreken. In dit verband is vooral van belang de 'staart' van vertakte alkanen die de moleculen van de organische pigmenten zoals chlorofyl bezitten. Deze staarten breken bij de degradatie van chlorofyl en andere pigmenten gemakkelijk af, en zijn dan zeer stabiel omdat ze tot de paraffinen behoren, die vrijwel even weinig affiniteit tot andere elementen vertonen als de edelgassen. Wel worden in de loop van de tijd de ketens korter.

Een uitvoeriger behandeling van deze en verwante 'moleculaire fossielen' vindt men bij Calvin (1969). Hier dient volstaan te worden met

te constateren, dat uit de verhouding van vertakte alkanen met verschillend C-nummer in éénzelfde monster aannemelijk gemaakt kan worden, dat ze door degradatie uit grotere organische biogene moleculen ontstaan zijn, en niet door anorganische synthese uit kleinere organische bouwstenen. En wanneer men deze conclusie aanvaardt, dan volgt daaruit dat deze alkanen degradatieproducten van organische pigmenten, en wel waarschijnlijk van chlorofyl of een van zijn voorlopers zijn. Zodoende kan men uit het voorkomen van deze moleculaire fossielen niet alleen afleiden dat er tijdens de afzetting van deze sedimenten reeds leven op aarde was, maar ook dat dit reeds chlorofyl ontwikkeld had en dus in staat was tot organische fotosynthese.

Er is onder de specialisten enig verschil van mening over de vraag, welke de oudste sedimenten zijn waarin op deze wijze leven is te herkennen. En na de successen die met de abiotische synthese van organisch materiaal in een reducerende omgeving bereikt zijn, wordt het ook steeds moeilijker hier een aanvaardbare scheidingslijn te leggen. Voor hen die in de historische ontwikkeling, die zelfs deze zo jonge tak van wetenschap doorgemaakt heeft, geïnteresseerd zijn, verdient een vergelijking van de opeenvolgende publicaties van Calvin aanbeveling (Calvin, 1965; Mc Carthy & Calvin, 1967; Calvin, 1968, 1969).

Ik geloof te kunnen zeggen dat voor de Soudan Iron Formation van het Canadese Schild de aanwezigheid van moleculaire fossielen algemeen aanvaard wordt, terwijl over de Fig Tree en Onverwacht Series van het Barberton Land in Zuid-Afrika onzekerheid bestaat. De Soudan Iron Formation wordt doorsneden door stollingsgesteenten met een ouderdom van 2,7 miljard jaar, de Fig Tree en Onverwacht Series door 3,2 miljard jaar oude stollingsgesteenten. In beide gevallen zijn de sedimenten zeker ouder dan de hen doorsnijdende stollingsgesteenten, maar hoeveel ouder zij zijn is onbekend. Ofschoon op records beluste onderzoekers in de meer algemene literatuur de klemtoon leggen op de resten van levende organismen uit de Onverwacht Serie wil ik hier aan de voorzichtige kant blijven en stellen dat als bewezen mag gelden dat leven op aarde, in staat tot organische fotosynthese, reeds 2,7 miljard jaar geleden bestond.

Het geologisch aspect

Wanneer de aarde eens een anoxygene oeratmosfeer bezeten heeft, dan moet dat uit het karakter van de in die tijd gevormde sedimenten

af te leiden zijn. Onder de huidige oxygene atmosfeer zijn immers alleen oxyden zoals kwarts, SiO_2 , stabiel, en daardoor vormen zich tegenwoordig ook vrijwel alleen kwartzanden. Onder een anoxygene oeratmosfeer moeten echter ook andere mineralen, zoals sulfiden, relatief stabiel geweest zijn. De samenstelling van de zanden uit die periode zal veel meer van fysische dan van de chemische eigenschappen van de individuele mineraalkorrels afhankelijk geweest zijn.

Na een eerste poging in 1955 door Rankama, die trachtte aan te tonen dat de afbraakmaterialen van een Precambrische dioriet in Finland niet sterker geoxydeerd waren dan het oorsprongs gesteente, werd deze gedachte zeer succesvol toegepast op Precambrische goud- en uranium-houdende ertsen door de Duitse ertsgeoloog Ramdohr (1958). Het bleek dat deze ertsen, die alleen in het Oud- en Midden-Precambrium voorkomen, behalve hun gehalte aan goud en uranium (dat ons verder alleen interesseert voor zover we aandeelhouder in deze mijnen zijn) voor een groot gedeelte bestaan uit oude zanden en conglomeraten van afgeronde korrels van pyriet, FeS_2 . Dergelijke afzettingen kunnen zich, in deze massale hoeveelheden, heden ten dage onmogelijk vormen, daar de pyrietkorrels tijdens het transport uitgebreid met de atmosfeer in aanraking komen, en daarbij geoxydeerd worden.

Naast deze oude pyrietzanden komen de wat moeilijker te interpreteren ijzerertsen voor die onder de naam van 'Banded Iron Formations' bekend staan, en bijvoorbeeld rondom Lake Superior in grote hoeveelheden aangetroffen worden.

Zoals steeds, vereist een geologische analyse een uitvoerige beschrijving en interpretatie, die hier niet nader uiteen gezet behoeft te worden. Wie hier speciaal in geïnteresseerd is zij verwezen naar de oorspronkelijke publikatie van Ramdohr (1958) en enkele verhandelingen van mijzelf (Rutten, 1969, 1970b). Het voorlopige resultaat is, dat sedimenten die in een anoxygene oeratmosfeer gevormd zijn een ouderdom van minstens 1,8 miljard jaar moeten hebben, terwijl sedimenten gevormd onder een althans ten dele oxyderende atmosfeer al van 1,4 miljard jaar geleden bekend zijn. De overgang van de anoxygene oeratmosfeer tot de oxygene huidige atmosfeer moet dus tussen 1,8 miljard en 1,4 miljard jaar geleden begonnen zijn. De toename aan vrije zuurstof in de atmosfeer is daarna doorgegaan, misschien met één of meer onderbrekingen, en zoals we in de volgende paragraaf zullen zien, werd met het Ordovicium, 0,4 à 0,5 miljard jaar geleden, een gehalte bereikt dat ongeveer 1/10 van het huidige bedroeg.

Enkele eigenschappen der atmosfeer

We zijn dus gekomen tot een model waarbij de aarde in haar vroege geologische historie een oeratmosfeer gekend heeft, die in wezen haar tweede atmosfeer was, met een reducerend karakter doordat ze weinig vrije zuurstof bevatte. Hoe hoog, of liever hoe laag, dit gehalte was, weet men echter niet. Sulfiden, zoals de pyrietkorrels in die oude sedimenten, zijn namelijk zelfs bij de kleinste gehalten aan vrije atmosferische zuurstof instabiel. Dat desondanks in die tijd pyrietzanden ontstonden is te danken aan het feit dat de sedimentatie, en daarmee de afsluiting van de atmosfeer, sneller verliep dan de oxydatie (zie verder Rutten, 1970b, Hoofdstukken 13 en 15).

Het onderzoek van de atmosfeer door middel van raketten en satellieten heeft de laatste jaren zoveel gegevens over onze huidige dampkring verschaft, dat men op grond daarvan de zeer uiteenlopende eigenschappen van de verschillende lagen van de atmosfeer heeft kunnen afleiden. We kunnen bij de bespreking hiervan uitgaan van het werk van de Amerikaanse fysici Berkner en Marshall (1965, 1966), dat nog steeds het beste algemene overzicht biedt, hoewel het misschien wat enkele numerieke details betreft door nieuwere gegevens achterhaald is.

Wanneer we ons daarbij beperken tot een van de voor ons belangrijkste aspecten, de doorlating of de absorptie van het kortgolvlige ultraviolette zonlicht, dan blijkt dat hiervoor slechts de concentratie van vier der atmosferische gassen, namelijk waterdamp, koolzuur, zuurstof en ozon, van belang zijn, daar de overige gassen dit licht ongehinderd doorlaten. De absorptiecoëfficiënten voor deze gassen voor ultraviolet licht met golflengten tussen 1000 Å en 2200 Å zijn in figuur 1 samengevat. Het blijkt dat deze coëfficiënten voor alle vier gassen tussen 1000 Å en 1800 Å liggen, maar daarboven voor waterdamp, koolzuur en zuurstof snel dalen. Alleen de absorptiecoëfficiënt van ozon behoudt ongeveer dezelfde grootte, hetgeen zich voortzet tot vlak bij het zichtbare licht, tot golflengten boven 3000 Å. Het feit dat een oxygene atmosfeer zoals de huidige het ultraviolette zonlicht absorbeert ligt dus niet aan de vrije zuurstof zelf, maar aan de daarmee steeds samen voorkomende ozon.

Een ander belangrijk punt is de verdeling van de gassen over de atmosfeer. In het algemeen zullen ze, met het ijler worden van de atmosfeer in hogere luchtlagen een exponentiële afname met de hoogte

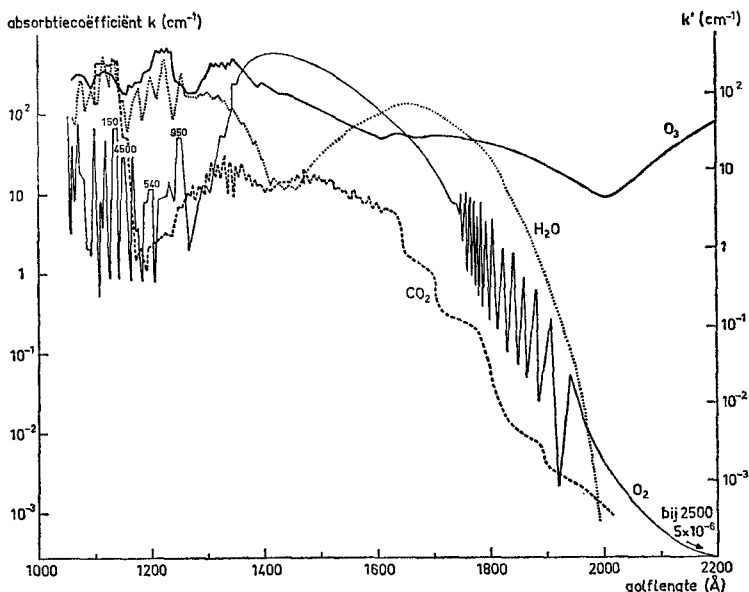


Fig. 1. Absorptiecoëfficiënten van de vier atmosferische gassen die voor de absorptie van het ultraviolette zonlicht tussen de golflengten van 1000 Å en 2200 Å van belang zijn (naar Berkner & Marshall, 1959). De rechter coördinaat geeft niet de absorptiecoëfficiënt zelf, maar de coëfficiënt voor de absorptie tot 1 erg cm⁻² sec⁻¹ per golflengteband van 50 Å. Beneden deze waarden is praktisch geen energie beschikbaar voor fotosynthetische reacties.

te zien geven. Maar juist in het hierboven besproken geval blijken twee van de vier behandelde gassen, en wel ozon en waterdamp, een uitzonderingspositie in te nemen.

In de huidige atmosfeer wordt ozon uit zuurstof gevormd in de hogere luchtlagen, onder absorptie van kortgolvig ultraviolet zonlicht. Het gevormde ozon daalt door de atmosfeer omlaag, maar omdat het zo sterk oxyderend werkt, vindt er geen reële accumulatie plaats nabij het aardoppervlak, zodat de ozon thans ongeveer gelijkelijk door de gehele dampkring verdeeld is. Voor waterdamp ligt de zaak heel anders. Hier is de zogenaamde 'cold trap' van belang, een zone in de atmosfeer op rond 10 km hoogte, waarin zeer lage temperaturen voorkomen. Hierin vriest vrijwel alle waterdamp uit, zodat dit in de hogere atmosfeer slechts in zeer geringe hoeveelheden voorkomt.

Het Urey-mechanisme

De ongelijke verdeling van waterdamp en zuurstof over de atmosfeer leidt tot een zeer belangrijke gevolgtrekking over de maximale hoeveelheid zuurstof die in een primitieve atmosfeer door de anorganische fotodissociatie van waterdamp ontstaan kan. Het bestaan van dit reguleringsmechanisme werd het eerst vermoed door Urey en later kwantitatief uitgewerkt door Berkner & Marshall (1966). Het berust op twee grondslagen, ten eerste op de beperking van de verbreiding van waterdamp door de 'cold trap', ten tweede op het feit dat het ultraviolette golflengtebereik dat water doet dissociëren ook aanleiding geeft tot de vorming van ozon uit zuurstof. De uit de waterdamp gevormde zuurstof verdeelt zich nu over de atmosfeer volgens een lijn die aan een exponentiële functie herinnert en komt daarbij dus ook in de hogere atmosfeer, boven de 'cold trap'. Hier kan de zuurstof dan het ultraviolette licht opvangen voor het de gelegenheid krijgt om water te dissociëren, waarbij op den duur een situatie ontstaat waarbij zich zoveel zuurstof in de hogere atmosfeer bevindt, dat geen verdere dissociatie van waterdamp meer kan optreden. Volgens de berekeningen van Berkner & Marshall doet zich deze situatie al voor bij een gehalte van 0,001 PAL (Present Atmospheric Level), dat is dus bij een duizendste van de thans aanwezige hoeveelheid vrije zuurstof (Fig. 2).

Berkner & Marshall leggen er de nadruk op, dat dit Urey-mechanisme, de beperking van de hoeveelheid anorganisch gevormde zuurstof tot op een duizendste van de tegenwoordige hoeveelheid, een algemene natuurkundige wet is geldig voor elke planeet, van welk zonnestelsel dan ook, met een zodanige oppervlaktetemperatuur dat er vloeibaar water aanwezig is. Indien we afzien van de mogelijkheid van een buitenaardse of bovennatuurlijke beïnvloeding, dan is de enige mogelijkheid om dit niveau te doorbreken de biogene produktie van zuurstof bij de organische fotosynthese.

Daarbij zal zelfs in het begin de organische fotosynthese nog geen verandering brengen. Het Urey-mechanisme werkt immers uitsluitend op de totale hoeveelheid vrije atmosferische zuurstof, waarbij het om het even is of die van de anorganische dissociatie van water, of van de organische fotosynthese afkomstig is. In het begin zal dus de organische produktie van zuurstof niet meer doen dan de anorganische produktie afremmen. Pas wanneer de organische fotosynthese zo verbreid is dat ze in staat is de gehele anorganische produktie van zuurstof te

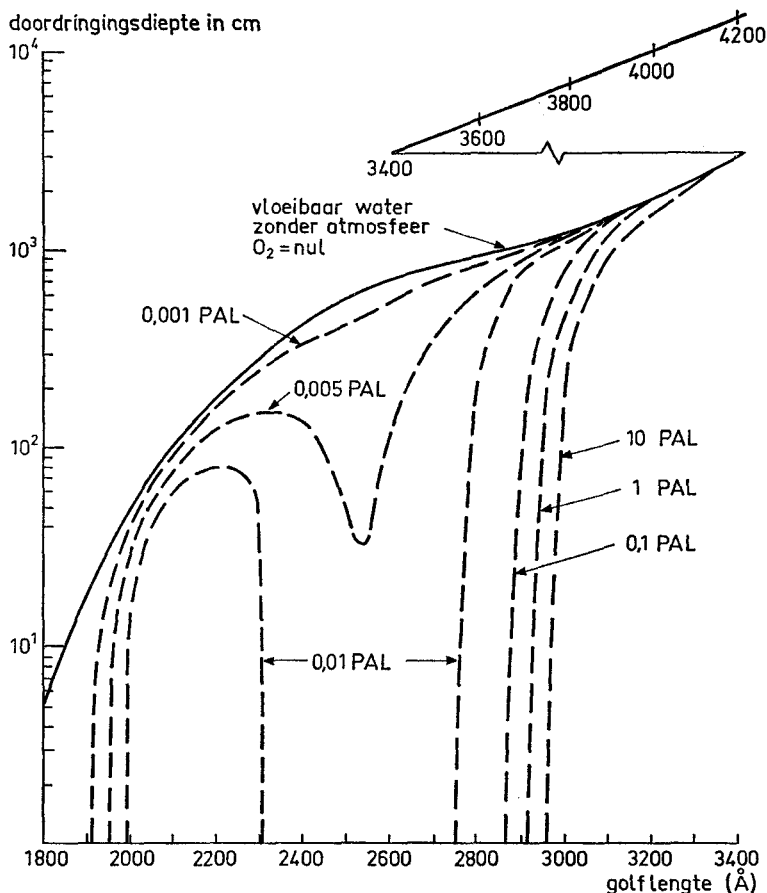


Fig. 2. Verdeling van waterdamp en zuurstof in een anoxygene atmosfeer (naar Berkner & Marshall, 1966).

De hoeveelheid waterdamp is gelijk gesteld met de huidige, daar deze, zolang er vloeibaar water op aarde geweest is, weinig verschil vertoond zal hebben. De hoeveelheid zuurstof is aangenomen op 0,001 PAL. De lijnen geven de geïntegreerde hoeveelheden op verschillende hoogten in de atmosfeer in de eenheid 'pathlength STP', dat is de hoogte van de kolom die dit gas zou hebben, wanneer het samengedrukt was tot 'Standard Temperature and Pressure', (0°C en 1 atm). Bij 0,001 PAL zuurstof is de atmosfeer al op een hoogte van 12 km, bij een STP van 35 cm, ondoorschijnend voor het ultraviolette zonlicht dat waterdamp kan dissociëren, zodat er geen anorganische vorming van zuurstof meer optreedt. Dit getal varieert enigermate met de hoeveelheid koolzuur in de atmosfeer, maar dit geeft geen wezenlijke verandering in het principiële beeld.

vervangen, en bovendien nog de verliezen aan vrije zuurstof op te vangen welke bijvoorbeeld bij de oxydatie van gesteenten optreden, pas dan zal het Urey-niveau van 0,001 PAL vrije atmosferische zuurstof doorbroken worden.

Het Pasteur-niveau

Organische fotosynthese moet, volgens de gegevens van de moleculaire fossielen, reeds zeer vroeg in de geologische historie van de aarde, zeg drie miljard jaar geleden, plaats hebben gevonden. Aan de andere kant wijzen de oude sedimenten er op, dat tot ongeveer 1,8 miljard jaar geleden de aarde een anoxygene atmosfeer, met weinig zuurstof heeft gehad. De produktie van vrije zuurstof door organische fotosynthese, die na de doorbreking van het Urey-niveau zeker doorgegaan is, en die met de uitbreiding van het leven op aarde zelfs zeer wel exponentieel toegenomen kan zijn, moet dus afgeremd zijn. Berkner en Marshall (persoonlijke mededeling, 1966) brengen dit in verband met het zogenaamde Pasteur-mechanisme waarbij in de huidige microbenwereld facultatieve anaeroben hun metabolisme van fermentatie in ademhaling wijzigen. Deze overgang ligt bij ongeveer 0,01 PAL vrije zuurstof, dat is dus ongeveer 1% van de tegenwoordige hoeveelheid.

Aangezien facultatieve anaeroben thans onder geheel verschillende groepen van microben gevonden worden, mogen we aannemen dat hieraan een algemene biochemische regel ten grondslag ligt, die het pas bij een gehalte van 0,01 PAL vrije zuurstof voor deze organismen aantrekkelijk maakt om van fermentatie op respiratie over te gaan. Daarom mogen we verder veronderstellen dat dit ook in de geologische historie het geval geweest is, waarbij we dan beter van 'facultatieve ademhalers' kunnen spreken. Natuurlijk zal er de eerste keer dat het gehalte aan vrije zuurstof de 0,01 PAL overschreed een zekere achterstand opgetreden zijn totdat de eerste, waarschijnlijk nog zeer primitieve ademhaling optrad. Maar uit de evolutie van het leven tijdens het Fanerozoicum weten we, dat nieuwe oecologische nissen in het algemeen in geologisch gezien korte tijd gevuld worden, zodat we als zeker mogen aannemen dat dit voor een ontwikkeling die voor het organisme zó voordelig is als de overgang van fermentatie naar ademhaling ook het geval geweest zal zijn.

Ook het Pasteur-niveau werd uiteindelijk doorbroken, waardoor de weg vrij kwam voor de ontwikkeling van de moderne oxygene atmos-

feer. Waarschijnlijk vond dit plaats kort na de genoemde 1,8 miljard jaar geleden waarop de jongste sedimenten die onder de anoxygene atmosfeer gevormd werden voorlopig gedateerd zijn. De aanleiding tot het doorbreken van het Pasteur-niveau is waarschijnlijk gelegen in de ontwikkeling van een betere vorm van fotosynthese, waardoor meer zuurstof geproduceerd kon worden dan door de oxydatie van gesteentemateriaal en door de ademhaling verbruikt werd. Men kan hierbij bijvoorbeeld denken aan een overgang van een oorspronkelijke 'foto-organotrofie' waarbij het langs anorganische weg gevormde organische materiaal gebruikt werd, naar een vorm van 'fotolithotrofie', waarbij anorganisch materiaal werd gebruikt. Dat wil zeggen: een omschakeling op de 'fotosynthese der groene planten'. Maar men kan ook denken aan een ontwikkeling van de eucaryote cel, waarin de fotosynthese aan organellen gebonden is en die veel efficiënter verloopt dan in een procaryote cel. Maar voorlopig zijn dit nog maar gissingen en in feite ligt de oorzaak van de verbreking van het Pasteur-niveau nog geheel in het duister.

De historie van de atmosferische zuurstof

Indien we er thans toe overgaan om op grond van de hierboven geschetste overwegingen een historie van de atmosferische zuurstof op te stellen, dan zal het voor een ieder duidelijk zijn, dat dit slechts een zeer schematische en een zeer voorlopige proeve kan zijn. Het is aan de vele recente gegevens uit allerlei richtingen van onderzoek te danken, dat het thans mogelijk is met een dergelijk schema te komen.

In Fig. 3 zijn de gehalten aan atmosferische zuurstof en koolzuur als functie van de tijd uitgezet. Op de abcis zijn bovendien de grote orogenetische perioden vermeld zoals die thans uit de absolute datering van het Canadese precambrische schild bekend zijn. Op de ordinaat is het gehalte in fracties van PAL aangegeven, een grootte die voor O_2 in absolute waarde geheel verschillend is van die voor CO_2 . Bij een ouderdom van 0 jaar, rechts in de figuur, hebben beide gassen een gehalte van $PAL = 1$.

We zullen ons eerst met de historie van de vrije zuurstof bezig houden.

De ouderdom van de aarde wordt tegenwoordig geschat op $4\frac{3}{4}$ miljard jaar, en de oudst bekende gesteenten (mantelgesteenten die door jonge tectonische bewegingen in de St. Peter and Paul Rocks,

midden in de Atlantische Oceaan, omhooggebracht zijn) worden op $4\frac{1}{2}$ miljard jaar gedateerd. In Fig. 3 is aangenomen, dat de aarde $4\frac{1}{2}$ miljard jaar geleden reeds zover afgekoeld was, dat op dat tijdstip aan de aardoppervlakte vloeibaar water aanwezig was. Door anorganische fotodissociatie van waterdamp ontstond vrije zuurstof, waarvan het gehalte door de werking van het Urey-mechanisme gelimiteerd werd op een duizendste PAL (a).

In deze tijd werden op grote schaal organische moleculen gevormd door anorganische fotosynthese onder invloed van het kortgolvlige ultraviolette licht dat (met uitzondering van de band die ozon uit zuur-

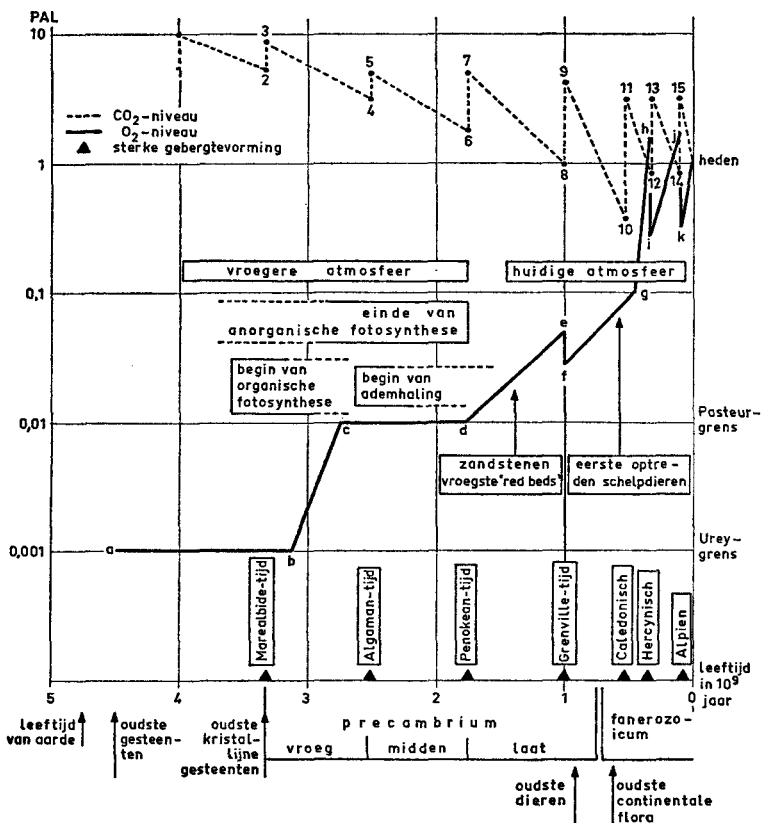


Fig. 3. Schematische historie van het gehalte aan atmosferische zuurstof en koolzuur (naar Rutten, 1970a, b).

stof vormt) in volle sterkte de aardoppervlakte bereiken kon. Hieruit ontwikkelde zich een primitief leven dat al vrij snel de mogelijkheid van organische fotosynthese verwierf. Pas nadat deze nieuwe vorm van zuurstofproductie dusdanige vorm had aangenomen dat de verliezen ontstaan door de oxydatie van gesteenten aan de aardoppervlakte gecompenseerd konden worden, werd het Urey-niveau doorbroken en nam het gehalte aan atmosferische zuurstof toe (b).

Onder gelijkblijvende omstandigheden mag men aannemen dat het leven, en daarmee ook de zuurstofproductie, zich exponentieel ontwikkelde, hetgeen in de semi-logarithmische voorstelling van Fig. 3 door een rechte lijn wordt weergegeven. De toename aan zuurstof ging door, totdat hieraan bij ongeveer 0,01 PAL een halt werd toegevoegd onder invloed van het Pasteur-mechanisme. Door de zich op dit niveau ontwikkelende facultatieve ademhalers (de voorlopers der facultatieve aeroben van heden) werd voorlopig alle boven dit niveau geproduceerde zuurstof door ademhaling verbruikt (c).

Noch de plaats van (b), noch die van (c), evenmin als de helling van de lijn (b,c) zijn op het ogenblik met enige zekerheid te bepalen. In Fig. 3 is (c) geplaatst bij de jongst mogelijke leeftijd van de Soudan Iron Formation (ouder dan 2,7 miljard jaar) de oudste afzetting waarin met zekerheid alkanen werden aangetroffen die als 'staarten' van oude chlorofyl-moleculen geduid mogen worden. Er zijn echter oudere 'banded iron formations', waarvan de absolute datering evenwel nog niet erg vast staat, maar die toch reeds op het bestaan van een atmosfeer met 'een beetje' zuurstof wijzen. En indien de met meer enthousiasme dan met feitenmateriaal aangekondigde biogene herkomst van de koolwaterstoffen in de Fig Tree en Onverwacht Series van Zuid Afrika (ouder dan 3,2 miljard jaar) inderdaad bevestigd wordt, moet (c), en daarmee de lijn (b,c), ongeveer een centimeter naar links, over een half miljard jaar, verschuiven. Aan de principes van het hier geschetste historische beeld verandert dat echter weinig.

Zoals al vermeld, maken de specifieke sedimentaire ertsen uit het Onder- en Midden-precambrium, en speciaal de pyrietzanden van de goud- en uranium-ertsen, het waarschijnlijk, dat de zuurstofarme anoxogene atmosfeer tot 1,8 miljard jaar geleden aanwezig gebleven is. Indien men hierbij de regulerende invloed van het Pasteur-mechanisme voor deze oeratmosfeer aanvaardt, dan vloeit hieruit als definitie van de anoxogene atmosfeer voort: een atmosfeer met maximaal een honderdste PAL aan vrije zuurstof. Deze regulerende werking van het

Pasteur-mechanisme is in Fig. 3 voorgesteld door de lijn (c,d).

Kort na 1,8 miljard jaar geleden moet dan met de doorbreking van het Pasteur-niveau de vorming van onze huidige oxygene atmosfeer begonnen zijn. Van de in de Inleiding reeds genoemde processen die tot deze doorbraak geleid kunnen hebben, komt mij persoonlijk de ontwikkeling van de eucaryote cel als de meest waarschijnlijke voor. Maar dit is, zoals reeds aangeduid, niet meer dan een gissing. In elk geval zijn de thans bekende oudste eucaryote cellen niet meer dan 1 miljard jaar oud (Schopf, 1968), terwijl de door Barghoorn op de in april 1970 gehouden 'Third Conference on the origin of life' getoonde foto's van zogenaamd eucaryote cellen van de 2 miljard jaar oude Gunflint Formation niet erg overtuigend waren. Aan de andere kant moet de fossilisatietoestand van deze oeroude organismen wel dermate gunstig zijn om aan te kunnen tonen dat ze uit eucaryote cellen bestaan, dat negatieve resultaten voor de datering van de 'oudste eucaryoot' weinig waarde in de schaal leggen.

Hoe het ook zij, het Pasteur-niveau is ééns doorbroken, en een volgend belangrijk stadium in de historie van de atmosferische zuurstof werd bereikt bij een gehalte van ongeveer een tiende PAL. Volgens de berekeningen van Berkner en Marshall wordt bij dit gehalte aan vrije zuurstof het letale deel van het ultraviolette zonlicht geheel in de atmosfeer geabsorbeerd, zodat het leven zich vrijelijk op het land kon uitbreiden en geen beschermende laag van water of aarde meer nodig had (Fig. 6). Dit punt komt overeen met het eerste optreden van een echt continentale flora, wat volgens de laatste pollenanalytische onderzoeken in het Ordovicium, 0,45 miljard jaar geleden, plaats vond (zie punt (g) in Fig. 3).

Tussen de punten (d) en (g) is in Fig. 3 tussen de punten (e) en (f) nog een teruggang in het zuurstofgehalte getekend. Deze teruggang, die zuiver hypothetisch is, valt samen met de grote Grenville orogeenese, de laatste grote gebergtevormende periode van het Precambrium. Ze werd aangenomen omdat tijdens dergelijke gebergtevormende bewegingen relatief veel ongeoxydeerd materiaal uit de diepere aardkorst naar de aardoppervlakte gebracht wordt, hetgeen een extra aanslag op de atmosferische zuurstof betekend zal hebben. Of dit inderdaad van een dergelijke invloed geweest is dat een teruggang van het gehalte van atmosferische zuurstof het resultaat was, is niet bewezen. De lijn (e,f) is dan ook alleen aangebracht om op deze theoretische mogelijkheid te wijzen; ze is hier van geen verdere betekenis.

Wat de latere historie van de atmosferische zuurstof betreft, wordt aangenomen dat de vestiging van een continentale flora een verhoogde zuurstofproductie met zich mee bracht, zodat de zuurstoftoename na het Ordovicium sneller verliep dan daarvoor. Dit is in Fig. 3 weergegeven door de steilere helling van de lijn (g,h). Hiermede bereiken we in het Boven Carboon een zuurstofgehalte dat boven dat van de huidige atmosfeer lag, wat in goede overeenstemming is met het toenmalige optreden van de bekende reuzeninsekten. Men kan zich immers moeilijk voorstellen dat, bij het gebrekkige ademhalingssysteem van insecten, door middel van tracheeën, het bestaan van zulke 1 m grote dieren in de huidige atmosfeer mogelijk zou zijn.

Verder is in Fig. 3 aangenomen dat, vlak na het Boven Carboon, tijdens de grote Hercynische orogenese, het zuurstofgehalte weer gedaald is, om dan via de hypothetische lijn (h,i,j,k) tenslotte bij (p) - voor 'present' - op het huidige niveau te belanden.

Het is, na deze historische analyse, van belang er nadrukkelijk op te wijzen dat er voor het gehalte aan vrije atmosferische zuurstof over het Fanerozoicum al evenmin absolute cijfers ter beschikking staan als voor het Precambrium. Veel erger is, dat er over eventuele variaties in het gehalte aan atmosferische zuurstof in historische tijd ook vrijwel niets bekend is. De samenstelling van onze atmosfeer werd, zonder enige reden, tot voor kort zo vanzelfsprekend als vaststaand aangenomen, dat bij mijn weten geen enkel meteorologisch instituut ooit de moeite heeft genomen, om deze samenstelling over langere tijd te analyseren.

Uit het voorgaande moge blijken, dat het gehalte aan vrije zuurstof van onze atmosfeer geenszins constant behoeft te zijn. Dit gehalte is het resultaat van drie onafhankelijk variabelen: de produktie door organische fotosynthese, het verbruik door anorganische oxydatie van minerale en organische stoffen, en de organische oxydatie. Daarbij is de ademhaling waarschijnlijk veruit de belangrijkste component. Er is, op het huidige niveau van atmosferische zuurstof, geen enkel buffermechanisme bekend dat dit niveau op of nabij de magische 21% zou kunnen houden. Een nauwkeurige en over lange tijd voortgezette analyse van de samenstelling van onze atmosfeer schijnt mij dan ook zeer noodzakelijk.

Historie van het atmosferische koolzuur

Na de uitvoerige, zij het schematische, analyse van de historie der atmosferische zuurstof, moeten we over het atmosferische koolzuur veel korter zijn, eenvoudig omdat daarover nóg veel minder bekend is. Theoretisch kan men stellen dat het verloop van het koolzuurgehalte tegengesteld geweest moet zijn aan dat van de zuurstof. Zuurstof ontwikkelt zich immers (behalve in de allereerste tijd van de aardhistorie toen er nog geen organische fotosynthese bestond) door het verbruik van koolzuur. Tegenover dit verbruik van het atmosferische koolzuur staat dat het (althans tot vóór de industriële revolutie toen de mens begon op grote schaal fossiele brandstoffen te oxyderen) alleen werd aangevuld door vulkanische gassen. Aangezien het vulkanisme tijdens de grote orogenetische perioden vele malen sterker geweest is dan tijdens de rustiger tussen gelegen perioden der aardhistorie, zal de aanvulling van het atmosferische koolzuur overwegend tijdens deze perioden plaats gevonden hebben. Voor zuurstof zagen we daarentegen, dat door het grotere aanbod van ongeoxydeerd materiaal afkomstig uit de diepere aardkorst, juist in die perioden mogelijk een teruggang te constateren viel.

Er zijn voor koolzuur geen regulerende mechanismen bekend, zoals het Urey- en het Pasteur-mechanisme voor zuurstof, waardoor de in Fig. 3 weergegeven curve voor koolzuur een nog sterker hypothetisch karakter heeft dan voor zuurstof. Een verder verschil tussen zuurstof en koolzuur is dat de zuurstof zich voornamelijk in de atmosfeer, het koolzuur voornamelijk in het zeewater bevindt. Depleties of aanvullingen van atmosferisch koolzuur worden dus in de eerste plaats aangevuld door het herstellen van het evenwicht tussen de oceanen en de atmosfeer (voor cijfers zie Rutten, 1966, 1970b).

In Fig. 3 is aangenomen dat, gezien de sterkere vulkanische activiteit in de vroege aardhistorie, het CO_2 -gehalte toen ook hoger lag dan thans. De aanname van een gehalte van 10 PAL is echter arbitrair. Tijdens de rustige perioden tussen de grote orogenen (1,2), (3,4), etc., zal de voorraad koolzuur onder invloed van de organische fotosynthese afgenomen zijn. Een afname, die in verband met de veronderstelde uitbreiding van het leven, steeds sterker is geworden, hetgeen zijn uitdrukking vond in de toenemende steilte van de desbetreffende lijnen. De toename van het atmosferische koolzuur vond dan voornamelijk plaats rondom de grote orogenen, hetgeen schematisch weergegeven

is door de verticale lijnen (2,3), (4,5), etc. Deze toename is, bij gebrek aan nadere gegevens, als gelijk aangenomen in de opeenvolgende orogenetische perioden, en gesteld op ongeveer 2 PAL. Door de semi-logarithmische weergave van Fig. 3 lijkt het echter alsof deze toename met de tijd groter gedacht werd, maar dit is geenszins het geval.

In het geschetste beeld valt op, dat het zeer wel mogelijk is dat in de lange rustige periode tussen de Penokean en de Caledonische orogenesen het koolzuur zover opgebruikt werd dat het gehalte onder het huidige daalde. De zuurgraad van de oceanen zou daarmee in die tijd onder de huidige gelegen hebben, waardoor het voor verscheidene groepen van dieren mogelijk werd om, onafhankelijk van elkaar, schalen van fosfaat of carbonaat te vormen. Deze 'nieuwe mode in het dierenrijk', zoals ze eens door Van der Vlerk aangeduid werd, zou zich dan later hebben kunnen handhaven doordat deze groepen de kunst ontwikkelden om bij een verhoging van het koolzuurgehalte hun schalen door middel van een pereostracum te beschermen. Deze mode ontwikkelde zich, zoals bekend, aan het begin van het Cambrium, terwijl de ontwikkeling van de eerste (voorlopig nog schaalloze) dieren verder terug gelegen heeft, in een tot nu toe onbekend tijdstip van het Laat-precambrium.

De historie van de atmosfeer en de ontwikkeling van het leven

Tot besluit van dit schematisch overzicht van de historie van de atmosfeer lijkt het gewenst, nog even in te gaan op het verband tussen deze ontwikkeling en die van het leven. Dit moge beperkt blijven tot de geschiedenis van de atmosferische zuurstof, aangezien de variaties in het gehalte aan zuurstof en het begeleidende ozon voor de ontwikkeling van het leven het belangrijkste geweest zijn. Verder wil ik mij beperken tot een korte bespreking van drie stadia in deze relatie, namelijk die bij een gehalte aan atmosferische zuurstof van 0,001 PAL, 0,01 PAL en 0,1 PAL. Het zal uit het voorgaande duidelijk zijn, dat deze getallen niet al te precies opgevat mogen worden, mede in verband met de vele onzekerheden die nog bestaan in de numerieke gegevens die aan de berekeningen ten grondslag liggen. Bedoeld wordt slechts een overzicht te geven van de ontwikkeling van het leven, of misschien beter gezegd van de levensmogelijkheden, bij een gehalte aan atmosferische zuurstof dat ongeveer met de genoemde waarden

overeenkomt.

De gegevens voor een dergelijke reconstructie werden door Berkner & Marshall (1965) in een figuur samengevat welke de doordringingsdiepte van zonlicht in water onder atmosferen met verschillende zuurstofgehalten weergeeft (Fig. 2). In deze figuur werd niet alleen de absorptie van de zuurstof zelf verwerkt, maar ook die van de hoeveelheid ozon die daarmee wetmatig samen voorkomt.

We zien dat in het hypothetische geval van vloeibaar water zonder atmosfeer (de getrokken lijn) ultraviolet zonlicht van 3000 Å rond 10³ cm, dat is dus 10 m, in water doordringt, een getal dat voor het kortere ultraviolette licht vooreerst slechts weinig afneemt. Deze situatie verandert maar weinig bij de normale vrije hoeveelheid vrije zuurstof van 0,001 PAL. Men kan dus stellen dat tijdens het Urey-niveau leven slechts mogelijk was onder een beschermende waterlaag van 10 m dik.

Bij een atmosfeer met 0,01 PAL vrije zuurstof is hierin al een grote verandering opgetreden. Een deel van het ultraviolette zonlicht, en wel dat deel dat voor het leven het meest letaal is, tussen 2300 Å en 2700 Å, wordt al in de atmosfeer geabsorbeerd, terwijl ultraviolet licht tussen 2000 Å en 2300 Å al door één meter water geabsorbeerd wordt. Het leven is thans dus veilig onder een bedekking van slechts 1 m water.

Bij een atmosfeer met 0,1 PAL vrije zuurstof ten slotte, wordt al het schadelijke ultraviolette zonlicht al in de atmosfeer geabsorbeerd. We hebben dit feit al gebruikt om het bereiken van dit gehalte te correleren met het eerste optreden van een continentale flora tijdens het Ordovicium.

In al deze beschouwingen werd stilzwijgend voorbijgegaan aan het feit dat het ultraviolette zonlicht ook door een dunne laag aarde geabsorbeerd wordt, zodat ook bij een atmosfeer met slechts 0,001 PAL vrije zuurstof het leven in poriën in de grond zeer wel mogelijk is. Aangezien de biomassa in deze laatste biotoop echter waarschijnlijk nooit belangrijk geweest is, en aangezien voor de evolutie van het leven, en evenzo van het allereerste leven uit de nog levenloze organische materialen, goede contacten tussen de individuele organismen (of misschien beter entiteiten) nodig geweest zijn, wordt hier korthedshalve alleen aan de levensmogelijkheden in water aandacht besteed.

Indien we thans de gegevens van Fig. 2 toepassen, dan zien we dat de levensmogelijkheden bij een atmosfeer met 0,001 PAL vrije zuur-

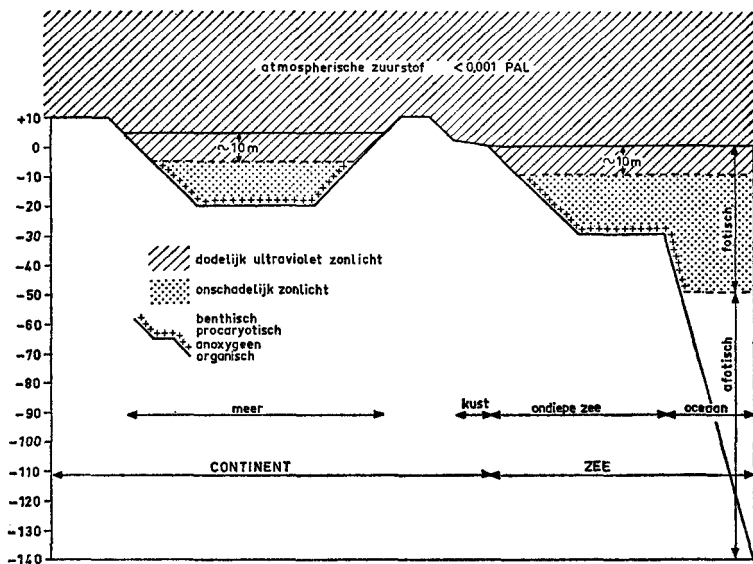


Fig. 4. Levensmogelijkheden bij een atmosfeer met 0,001 PAL vrije zuurstof (naar Rutten, 1970a, b).

stof, zoals deze in Fig. 4 voorgesteld zijn, nog uiterst beperkt waren. In deze en de volgende twee figuren is steeds dezelfde opeenvolging van morfologische eenheden gegeven: links ligt de uitloper van een uitgestrekt en geheel gepeneplaniseerd continent, waarop middelgebergten noch hooggebergten voorkomen. Deze situatie komt waarschijnlijk overeen met die in de lange rustige tijden welke telkens tussen twee opéénvolgende orogenetische perioden aanwezig geweest zijn. Dan volgt een groot meer, mutatis mutandis een lagune, en een afsluitende kuststrook. Tenslotte komen we rechts op de figuur in zee, waarop naast een hellende kust een ondiepe shelf-zee en de helling naar de oceaan weergegeven zijn. De grens tussen de fotische en de afotische zone is hier op 50 m gelegd. Weliswaar blijkt uit Fig. 2 dat het zichtbare, voor de organische fotosynthese belangrijke, zonlicht nog tot 100 m doordringt, alvorens onder de 'uitdovingsgrens' van 1 erg per cm^2 per seconde per golflengteband van 50 Å breed te komen, maar de biomassa neemt onder 50 m diepte al zo sterk af, dat aan deze praktische grens de voorkeur gegeven wordt.

Bij een atmosfeer met 0,001 PAL vrije zuurstof dringt, zoals we in

Fig. 4 zagen, het letale deel van het ultraviolette zonnelicht tot 10 m in water door. Daarbij moeten we in aanmerking nemen dat, volgens alle thans beschikbare gegevens, het leven in die tijd nog volledig procaryoot was. Een procaryote planktonische cel kan zich natuurlijk door zijn soortelijk gewicht aanpassen aan een bepaalde waterdiepte, maar hij mist de mogelijkheid om door een snelle variatie van zijn organellen zijn soortelijk gewicht aan te passen aan storende invloeden, zoals de golfslag. En aangezien de golfbeweging in de oceanen tot 30 m diepte reikt, de fotische zone slechts tot 50 m, lijkt het uitgesloten dat in die tijd planktonisch leven mogelijk geweest is. Bij dit niveau van vrije zuurstof bestond dus slechts benthonisch leven, tussen 10 m en 50 m waterdiepte, terwijl ademhaling nog onbekend was.

De levensmogelijkheden bij een atmosfeer met 0,01 PAL vrije zuurstof, in Fig. 5 schematisch voorgesteld, zijn al zeer sterk verbeterd. Ten eerste wordt nu, zoals we in Fig. 2 zagen, het meest letale deel van het ultraviolette zonlicht in de atmosfeer geabsorbeerd, terwijl het kortgolvlige ultraviolet dat, mede door zijn geringere intensiteit, die in Fig. 2 niet verwerkt kon worden, minder gevaarlijk is, slechts tot 1 m diepte in water kan doordringen. Men mag aannemen dat planktonisch leven in dit stadium mogelijk was, zij het dat het niet regelmatig aan de oppervlakte van meren en oceanen kon vertoeven. Wanneer het door de golfslag kortstondig naar de oppervlakte getransporteerd werd, zorgde diezelfde golfslag er voor dat het snel weer onder zijn beschuttende watermantel van 1 m terecht kwam, en was er nog niet al te veel kwaad gesticht. Berkner & Marshall (1965) karakteriseren dit niveau dan ook op dramatische wijze met te constateren dat 'Life has conquered the seas'.

Pas na hun desbetreffende publikatie werden Berkner & Marshall geattendeerd op de regulerende mogelijkheden van het Pasteur-mechanisme. Dit is zeer belangrijk, omdat onder éénzelfde atmosfeer zoet water meer zuurstof opneemt dan zout water. Het is dus zeer wel mogelijk dat, zoals in Fig. 5 voorgesteld is, op dit niveau ademhaling al mogelijk was in de grote meren, maar nog niet in de oceanen. Dit klemmt des te meer omdat de afzettingen van het Onder- en Midden-Precambrium, die naar we mogen aannemen ongeveer bij dit gehalte aan vrije zuurstof gevormd zijn (zie de lijn (c,d) in Fig. 3), in veel sterkere mate een continentale genese hadden dan in de latere tijden van de aardhistorie het geval was. Zo zijn de goud-uranium-ertsafzettingen van rivieren en delta's, terwijl de 'banded iron formations' in

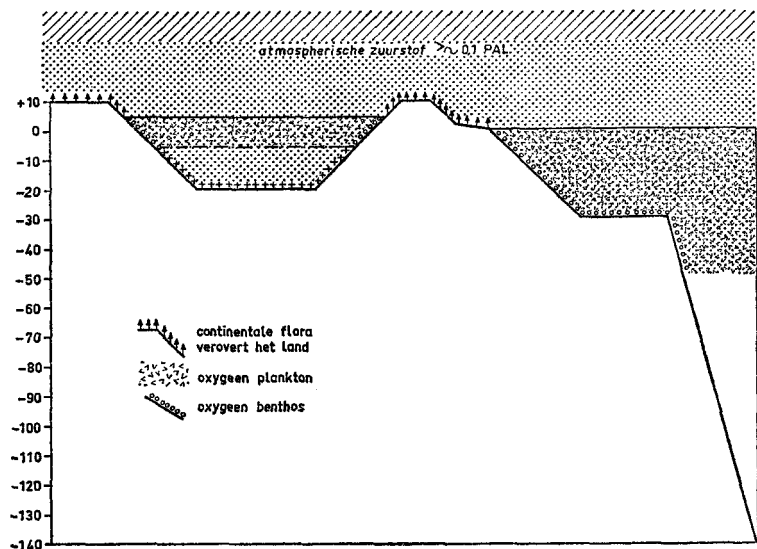
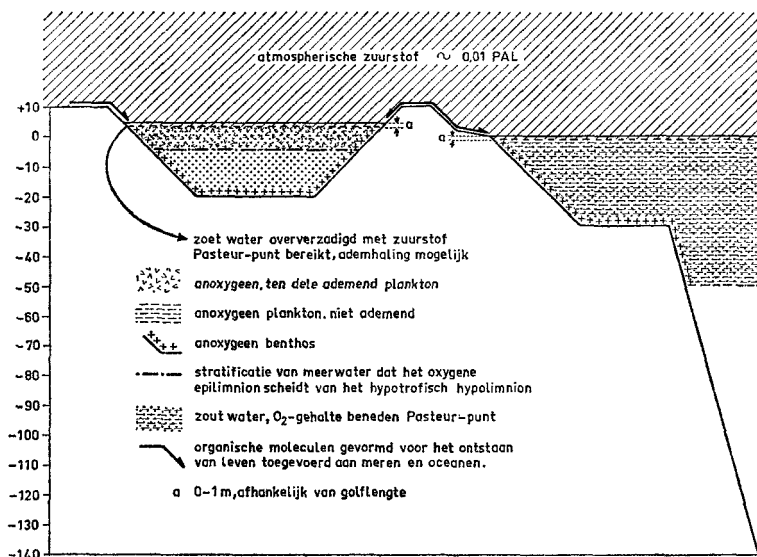


Fig. 5 en 6. Levensmogelijkheden bij een atmosfeer met 0,01 PAL en met 0,1 PAL vrije zuurstof (naar Rutten, 1970a, b).

grote meren gevormd zijn.

Als een zijsprong in dit betoog moge vermeld worden, dat het kortgolvlige ultraviolette zonlicht op de continenten nog steeds tot de aardoppervlakte doordrong, en daar in staat was de anorganische fotosynthese van organische bouwstenen voort te zetten. Deze materialen zullen door de rivieren in de meren en de oceanen gebracht zijn, wat door de dikke lijnen in Fig. 5 aangegeven is, en het contemporaine leven in die meren en oceanen kon zich dus voeden met deze anorganisch gevormde organische moleculen. Het is waarschijnlijk, dat dit samen voorkomen van een soort voor-leven en het vroege leven zelf zich over een periode van misschien wel 2 miljard jaar heeft uitgestrekt. Voor een geoloog, die altijd zeeën van tijd nodig heeft voor zijn beschouwingen over evolutie, is dit een aangename prettige bijkomstigheid. Het heeft echter weinig te maken met het onderhavige onderwerp, en de geïnteresseerde lezer moge verwezen worden naar de uitvoeriger behandeling in Rutten (1970a, b).

Het derde stadium, bij 0,1 PAL vrije zuurstof, geeft, zoals in Fig. 6 is weergegeven, al vrijwel de tegenwoordige toestand. Om met Berkner en Marshall te spreken: 'Life has conquered the land', en ademhaling is thans overal mogelijk, behalve, evenals thans, in het hypertrofe hypolimnion van meren en rivieren.

In Fig. 6 werd niet verder ingegaan op het relatief hogere zuurstofgehalte in meren, in vergelijking tot de contemporaine oceanen. Maar als me nog één zijsprong veroorloofd is, dan wil ik toch onder de aandacht brengen dat de zoetwater-oorsprong der Vertebraten, die onder de dieren ongeveer het hoogste zuurstofgehalte nodig hebben om zich thuis te voelen, hiermede wellicht samenhangt.

Conclusies

Het belangrijkste element in de geologische historie van de atmosfeer is de ontwikkeling van de vrije zuurstof. Ze is, boven het minieme gehalte van één duizendste van het huidige, geheel van biogene aard, ontstaan als gevolg van de organische fotosynthese.

Het gehalte aan vrije atmosferische zuurstof is op het huidige niveau in een labiel evenwicht tussen de produktie door organische fotosynthese en het verbruik door verschillende vormen van oxydatie. Onder het laatste hoofd neemt sinds 1880 de verbranding van fossiele koolstofvoorraden een steeds grotere plaats in.

De figuren 4, 5 en 6 geven in grote lijnen weer hoe de levensmogelijkheden op aarde beperkt zullen worden indien het gehalte aan vrije zuurstof door ingrijpen van de mens teruggedrongen wordt.

Het is te hopen dat betere, hoewel daardoor waarschijnlijk duurder, technologische ontwikkelingen aan de schadelijke gevolgen van de huidige industrialisatie paal en perk zullen kunnen stellen.

De invloed van de mens op de atmosfeer

PROF. DR. F. H. SCHMIDT

Inleiding

In de bijdrage van Professor Rutten werd aangegeven, hoe langzaam en vooral hoe gecompliceerd het proces is geweest dat heeft geleid tot het ontstaan van de tegenwoordige dampkring van de aarde. Het ligt natuurlijk voor de hand dat men niet mag veronderstellen, dat daarin gedurende de laatste, laat ons zeggen driekwart eeuw door de mens grote veranderingen zijn aangebracht. Ondanks de toenemende urbanisatie en industrialisatie, en ondanks het in de laatste vijftientig jaar steeds toenemende verkeer, zijn deze veranderingen niet in de verste verte vergelijkbaar met die welke zich langs natuurlijke weg in vele miljoenen jaren hebben voltrokken.

Maar al is de menselijke invloed op de samenstelling en het gedrag van de atmosfeer dan ook betrekkelijk klein geweest, dit betekent nog niet dat men ze mag veronachtzamen. Men dient te bedenken dat ook kleine veranderingen grote gevolgen kunnen hebben. Dat men ze (behalve lokaal, maar daar gaat het nu niet om) moeilijk kan aantonen en dat ze op het eerste gezicht onbelangrijk lijken, wil helemaal niet zeggen, dat ze werkelijk niets hebben te betekenen. Want dat we met verontreiniging bezig zijn staat vast, en dat uiterste voorzichtigheid geboden is, kan evenmin worden ontkend.

Luchtverontreiniging is een verschijnsel dat vóór 1945 in Nederland eigenlijk alleen bekend was van horen zeggen. Behalve misschien in sommige gebieden in het noordoosten van ons land. Maar het woord luchtverontreiniging, dat men nu minstens eens per week in de krant tegen komt, werd nog niet gebruikt.

Hoe snel het menselijk denken wel kan veranderen blijkt wel uit de discussies over de situatie in het industriegebied langs de Nieuwe Waterweg en uit het rumoer dat is ontstaan rond de vestiging van een aluminiumfabriek in het Sloegebied. Toch gaat het bij deze op zich-

zelf uitermate belangrijke gevallen in feite slechts om lokale problemen, waarmee we ons niet bezig zullen houden. Hier willen we vooral aandacht schenken aan het algemene probleem, aan de beïnvloeding van onze atmosfeer als geheel. En daarbij aan de stoffen die door menselijk handelen in de atmosfeer worden gebracht en daar zo lang blijven, dat hun effect (indien zo'n effect tenminste bestaat) over een zeer groot gebied, eventueel de gehele aarde, aantoonbaar is.

Het koolzuur in de dampkring

Van de gasvormige produkten die bij de verbranding van fossiele brandstof vrij komen, trekken in de eerste plaats het koolzuur (CO_2) en het koolmonoxyde (CO) onze aandacht.

Het zo giftige koolmonoxyde schijnt vrij uniform over de atmosfeer verdeeld te zijn. Natuurlijk afgezien van de plaatsen waar het wordt geproduceerd: volgens Junge (1963) kan het in straten met veel gemotoriseerd verkeer oplopen tot 100 ppm, tot 5 ppm in steden in het algemeen, en tot 0,2 ppm in wat schaarser bewoonde gebieden, terwijl het in 'schone' streken omstreeks 0,08 ppm bedraagt. Het gaat hier dus hoofdzakelijk om een lokaal probleem.

Om drie redenen zullen we ons hier voornamelijk bezig houden met het CO_2 . In de eerste plaats om zijn hoge concentratie die, althans in een landelijke omgeving, ca 300 ppm bedraagt tegenover 10^{-1} ppm CO . In de tweede plaats omdat voor CO_2 een groot aantal metingen is verricht. En in de derde plaats omdat CO_2 , zoals later zal blijken, een belangrijke rol speelt in de warmtehuishouding van onze dampkring. Het is deze combinatie die aanleiding heeft gegeven tot de grote belangstelling die het kooldioxyde de laatste tientallen jaren heeft ondervonden.

Het is Callender geweest die als eerste (in 1940) gewezen heeft op een toename van het CO_2 -gehalte van de lucht sedert het einde van de vorige eeuw toen de eerste metingen werden verricht (zie ook zijn publikatie uit 1958). Die eerste metingen waren niet erg nauwkeurig, en Callender heeft dan ook een aantal ervan, speciaal die welke hoge uitkomsten gaven, verwaarsloosd. Men heeft tegen deze procedure, en dus ook tegen de gevolgtrekkingen waar hij toe kwam, ernstige bezwaren aangevoerd. Toch is de algemene conclusie wel juist gebleken: het gehalte aan koolzuur is in de laatste eeuw gestegen van ca 290 ppm tot ca 330 ppm, dat is met ongeveer 15%. Het is belangwekkend te

constateren, dat de uiteraard betrekkelijk ruwe schattingen van de CO_2 -toename gebaseerd op het gebruik van fossiele brandstof vrijwel tot hetzelfde resultaat leiden als de directe CO_2 -metingen (Fig. 1). Ook mocht men verwachten, dat een toename van het CO_2 -gehalte van de lucht door het verbranden van fossiele brandstof had zullen leiden tot een relatieve afname van het radioactieve C^{14} vergeleken met de hoeveelheid niet radioactief C^{12} . Een dergelijke afname is inderdaad gevonden, zij het in minder sterke mate dan op theoretische gronden werd verwacht. Daarbij moet men echter in aanmerking nemen, dat de CO_2 -huishouding in onze dampkring nogal ingewikkeld is: er bestaat een voortdurende CO_2 -uitwisseling tussen de atmosfeer, de oceanen en de biosfeer.

De oceanen vormen geen homogeen reservoir en ze bevatten bovendien koolstof in verschillende verbindingen. Voor de CO_2 -uitwisseling tussen atmosfeer en oceaan is vooral de turbulente bovenlaag van 50 tot 100 m van belang. Op grotere diepte is de circulatie veel langzamer. Op het land omvat de biosfeer, voor zover die hier van belang is, levende planten en dood organisch materiaal van humusafzettingen. Men kan nu, om tot de totale levensloop van de oceanische koolstof te komen, onderscheid maken tussen een 'snelle' uitwisseling tussen deze reservoirs en een langzaam proces waarmee, o.a. door het zeer trage verweren van gesteenten en het oplossen of neerslaan van carbonaten, perioden van de orde van 10^5 jaar zijn gemoeid. Het langzame proces is voor ons onderwerp niet van belang.

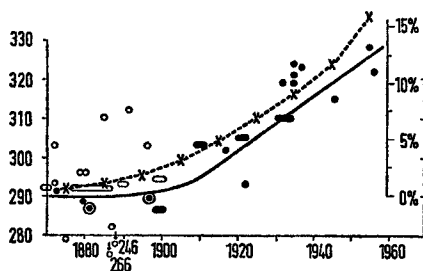


Fig. 1. Toename van het CO_2 -gehalte van de lucht. Getrokken lijn: metingen, streeplijn: afgeleid uit gegevens omtrent het gebruik van fossiele brandstof, open cirkels: minder betrouwbaar geachte meetresultaten (uit Junge, 1963).

Voor de uitwisselingstijd tussen oceaan en atmosfeer, neemt men, indien nagenoeg evenwicht zou bestaan, in het algemeen een periode van ruim vier jaar aan. Momenteel bestaat er echter geen evenwicht, want het CO_2 -gehalte van de atmosfeer neemt door het gebruik van fossiele brandstof toe, waarbij, zelfs indien dit gebruik op het huidige peil zou blijven, met een totale toevoeging van ca 30% CO_2 tussen 1880 en 2000 rekening gehouden moet worden. Uiteraard moeten ook het CO_2 en het H_2CO_3 in het zeewater toenemen, resulterend in een langzame afname van de pH, naar schatting met 1% voor iedere toename van het CO_2 -gehalte van de lucht met 12,5%. De consequenties van dergelijke langzame veranderingen zijn moeilijk te overzien.

Terugkerend tot de atmosfeer zullen we aandacht moeten schenken aan één van de meest fascinerende gevolgen van de toename aan CO_2 in de lucht.

Het zal bekend zijn, dat de atmosfeer verantwoordelijk is voor het gematigde temperatuurverloop op aarde. De energetisch vooral in het zichtbare deel van het spectrum belangrijke zonnestraling wordt voor een aanzienlijk deel, tussen 40 en 50%, ongehinderd doorgelaten. Daardoor wordt het aardoppervlak verwarmd. Vervolgens gebeurt dit ook met de atmosfeer, en wel door convectieve warmteoverdracht en door het condenseren van door verdamping van het aardoppervlak afkomstige waterdamp. Daarnaast stralen de aarde en de atmosfeer uit, geheel in het infrarood. Zou deze straling naar de wereldruimte ontsnappen, dan zou de aarde sterk afkoelen. Maar door bepaalde gassen wordt ca 95% ervan (enigszins afhankelijk van de meteorologische omstandigheden) door de dampkring geabsorbeerd. De lucht stijgt daardoor in temperatuur en straalt, weer in het infrarood, naar het aardoppervlak terug. Deze zogenaamde atmosferische tegenstraling reduceert de afkoeling die de aarde zonder dampkring zou ondergaan in belangrijke mate. Men spreekt in dit verband wel van het broeikas-effect van de dampkring.

De absorberende bestanddelen van de atmosfeer zijn voornamelijk waterdamp (sterk variërend in hoeveelheid, vandaar ook de met de omstandigheden variërende absorptie) en CO_2 . Het ligt nu voor de hand te veronderstellen, dat een voortdurende toename van het CO_2 -gehalte van de atmosfeer zal moeten leiden tot een steeds sterkere absorptie van de uitgaande infrarode straling en, aangezien de inkomende zonnestraling slechts in geringe mate door het H_2O en het CO_2 wordt beïnvloed, tot een stijging van de temperatuur op aarde.

De waarnemingen van de temperatuur op normale waarnemingshoogte, 1,5 à 2 m, schenen, althans tot in de veertiger jaren van deze eeuw, deze veronderstellingen te bevestigen. Met name op het noordelijk halfrond, waar vooral op hoge breedte een zeer duidelijke temperatuurstijging werd waargenomen, onder meer resulterend in een toename van het aantal ijsvrije dagen in de havens van het arctische gebied. Dit moge op zichzelf gunstig lijken, maar verontrustend is het, dat dit zou moeten leiden tot het smelten van ijs en een dienovereenkomstige stijging van de zeespiegel, wat voor gebieden als West-Nederland uiterst onaangename gevolgen zou kunnen hebben. Dat hier sprake is van een reële mogelijkheid weet iedereen die heeft kunnen waarnemen hoezeer bij voorbeeld de gletschers in de Alpen in uitgestrektheid zijn afgenomen sedert de eeuwwisseling (waarbij overigens ook een verandering in de neerslag een rol heeft gespeeld). Op het zuidelijk halfrond vond tussen ongeveer 1880 en 1940 (daarna niet meer) een jaarlijkse stijging van de temperatuur plaats van omstreeks $0,35^{\circ}\text{C}$ tussen 0° en 60° ZB, tegenover $0,7^{\circ}\text{C}$ tussen 0° en 80° NB. Voor de winters bedragen de overeenkomstige stijgingen $0,27^{\circ}$ en $0,95^{\circ}\text{C}$.

Dit lijken geringe veranderingen, maar omdat het gemiddelde waarden zijn hebben ze wel degelijk betekenis. Dergelijke stijgingen houden namelijk in, dat het aantal dagen met een gemiddelde temperatuur boven het vriespunt belangrijk toeneemt, dat zijn de dagen waarop ijs smelt.

Ter vergelijking mogen de schattingen worden gegeven van de gemiddelde temperatuursverschillen tussen ijstijden en interglaciale perioden. Men neemt aan dat tijdens ijstijden de temperatuur ongeveer 6°C lager was dan tegenwoordig, bij de interglacialen omstreeks 3°C hoger. Indien de temperatuurstijging die is geconstateerd tussen 1880 en 1940 ongeveer twee en een halve eeuw zou aanhouden, zou de aarde zich weer onder interglaciale omstandigheden bevinden. Wat daarna zou gebeuren ligt geheel in het duister. Dit geldt ook voor de biologische gevolgen.

Dit alles lijkt als een bus te sluiten. De vraag is nu maar: bestaat er inderdaad een verband tussen het CO_2 -gehalte van de atmosfeer en de temperatuur?

Reeds vrij spoedig na het poneren van een dergelijk verband werd door sommigen, zoals Kaplan (1958) twijfel uitgesproken aan de realiteit ervan. Zorgvuldige berekeningen leken namelijk aan te tonen, dat

een toename van 10% CO₂ slechts een temperatuur-effect van een paar tiende graad kon hebben, in ieder geval veel minder dan nodig zou zijn om de waargenomen temperatuuroptoe name te verklaren. Volgens anderen (zie Dronia, 1967) zouden de waargenomen temperatuurstijgingen een gevolg zijn van het feit dat vele meteorologische stations zich nabij of zelfs in zich uitbreidende steden bevinden, waarvan men weet dat ze geleidelijk warmer worden.

Maar het sterkste argument tegen het verband tussen CO₂-gehalte en temperatuur werd tenslotte door de waarnemingen zelf geleverd. Na 1940 zijn de temperaturen, althans op gematigde breedte, weer gaan dalen, zoals onder andere kan worden gedemonstreerd aan de hand van de wintertemperaturen van De Bilt (Fig. 2). Ook nu zou men weer aan een kunstmatig opgeroepen effect kunnen denken: het toegenomen stofgehalte in de hogere luchtlagen onder invloed waar-

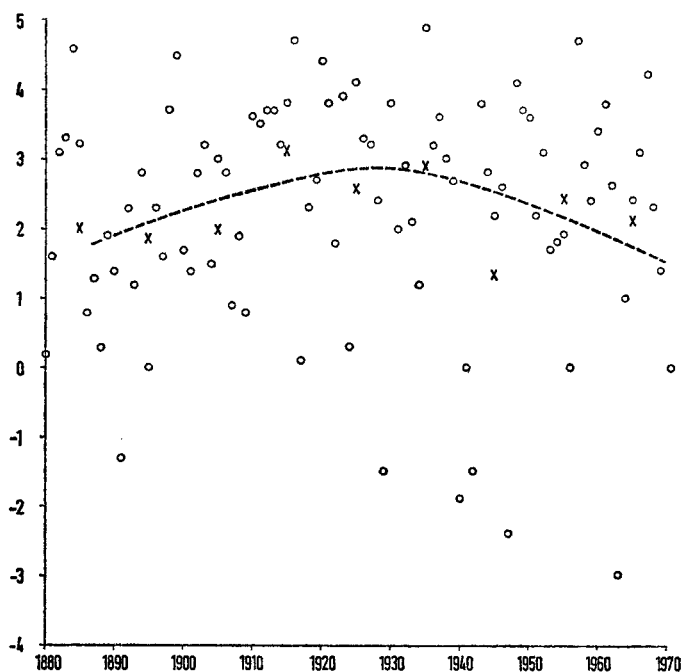


Fig. 2. Wintertemperaturen in De Bilt. Kruisjes: gemiddelden over tien jaar.

van de zonnestraling door gedeeltelijke reflectie wordt verzwakt. Er zijn echter geen duidelijke aanwijzingen voor een toegenomen albedo van de aarde. In tegendeel: recente satellietwaarnemingen geven een albedo dat lager ligt dan men vroeger op theoretische gronden aannam, hetgeen overigens niet bewijst dat het werkelijke albedo toch niet zou kunnen zijn toegenomen. Op het stofgehalte kom ik later nog terug.

Het is mogelijk de temperatuurdaling die zich de laatste jaren heeft voorgedaan op een geheel andere wijze te verklaren. Het is namelijk gebleken, dat er verband bestaat tussen de zonne-activiteit, onder meer gekarakteriseerd door de veranderingen in het zonnevlekkengetal van jaar tot jaar, ΔR_y (Fig. 3), en de algemene luchtcirculatie op gematigde, maar misschien ook wel op lage breedte. We kunnen daarbij onderscheiden een periodiciteit van 85 à 90 jaar waarin ΔR_y viermaal van niveau verandert. Gedurende één van deze periodes, tijdens maximale ΔR_y , is de circulatie op gematigde breedte frequent geblokkeerd, dat wil zeggen dat er meer hoge drukken voorkomen boven Europa dan in de andere periodes het geval is. En in een dergelijke periode is het aantal koude winters significant groter dan in de drie andere periodes. Een dergelijk tijdperk met koude winters is ongeveer in 1940 begonnen en dat zou men kunnen zien als de oorzaak van de sedertdien geleidelijk weer dalende temperaturen. Na het ingaan van de volgende fase, gekarakteriseerd door overwegend zonale stroming op lage breedte, blijven de wintertemperaturen betrekkelijk laag. In de beide volgende periodes, in het recente verleden tussen ca 1895 tot ca 1940, worden de temperaturen op gematigde breedte weer hoger (zie verder Willet, 1965, en Schuurmans, 1969). Dit schema bewijst niet, dat het toegenomen CO_2 -gehalte in het geheel geen invloed heeft op de tem-

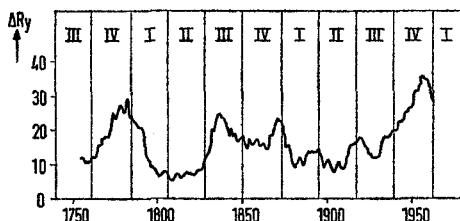


Fig. 3. Variabiliteit van het over het jaar gemiddelde zonnevlekkengetal volgens Schuurmans (1969).

peratuur. Het wil ook niet zeggen, dat het toegenomen stofgehalte in de hogere lagen geen invloed zou hebben, maar wel dat er blijkbaar andere effecten zijn, even belangrijk of misschien wel belangrijker dan de invloed van het CO_2 of de invloed van het stof.

Het zwaveldioxyde in de dampkring

Naast het CO_2 dient enige aandacht besteed te worden aan het zwavel in de dampkring, meestal aanwezig als SO_2 . Dit SO_2 komt in omstreeks gelijke hoeveelheden in de lucht vanuit de zee (speciaal via de waterdruppeltjes in de branding), door rottingsprocessen op het land, en door verbrandingsprocessen. Junge (1963) schat de laatste hoeveelheid op een 150 miljoen ton per jaar, terwijl op een verdubbeling in de periode van 1940 tot 1965 gerekend moet worden. Metingen in 'schone' gebieden kwamen tot hoeveelheden zwavel in SO_2 en H_2S van beide ongeveer 0,2 delen per miljard, terwijl in druppeltjes water nog tot 2 mg per m^3 werd aangetroffen.

Veel lijkt dat niet, maar volgens mededelingen op een seminarium in Uppsala in 1967 heeft een onderzoek in Scandinavië aangetoond, dat in sommige gebieden de zuurgraad van regenwater de laatste tien jaar geregeld is afgenomen: in de periode 1957-1961 bedroeg ze 4,9,

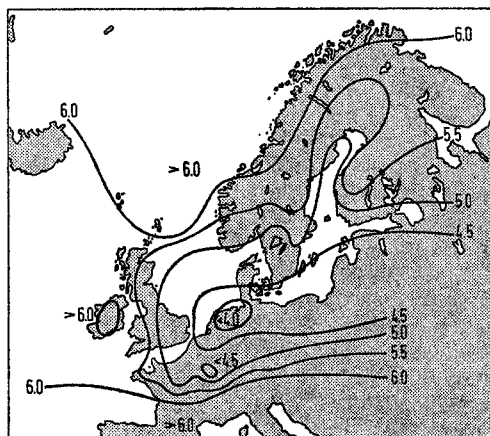


Fig. 4. Gemiddelde pH van de neerslag in 1962 (uit een rapport van de Zweedse Raad voor Wetenschappelijk Onderzoek).

in de periode 1962-1966 was ze 4,6, wat een afname betekent van 7% per vijf jaar. Bosbouwkundigen in Zweden vrezen, dat over honderd jaar daardoor de houtopbrengsten belangrijk zullen zijn gedaald. Het leidt ook tot een verlaging van de pH in meren en rivieren, wat een bedreiging betekent voor het milieu (Fig. 4 en 5): de opbrengst van de

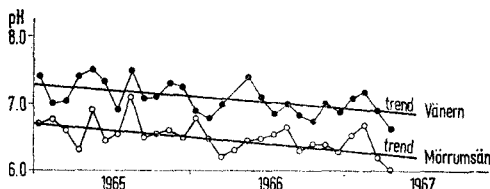


Fig. 5. pH-verloop in het grootste Zweedse meer en in een klein riviertje in Zuid-Zweden (uit een rapport van de Zweedse Raad voor Wetenschappelijk Onderzoek).

zalmvisserij in Zweden neemt nu al geregeld af. Men neemt aan, dat de zalm verdwijnt bij een $\text{pH} < 5,5$, en dat alle leven min of meer op zou houden bij $\text{pH} < 4,0$. Bovendien neemt de corrosie van metalen sterk toe; die kost nu jaarlijks al ongeveer 2% van het bruto nationaal produkt.

In landen als Oost-Duitsland en de Verenigde Staten is nog geen verlaging van de pH geconstateerd.

Men neemt in het algemeen aan, dat SO_2 gemiddeld een dag of tien in de lucht blijft en dan, hoofdzakelijk met de neerslag, weer uit de atmosfeer verdwijnt.

De aerosol, de vaste en vloeibare deeltjes in de dampkring

In de dampkring bevinden zich de zogenaamde Aitkenkernen, de vaste en vloeibare deeltjes van 10^{-3} tot $10^{-1} \mu\text{m}$, die men met bepaalde instrumenten kan tellen. Bepalingen van voor de oorlog in landelijke gebieden leverden zo'n 10.000 deeltjes per cm^3 .

Recente waarnemingen op het KNMI in De Bilt hebben aangetoond, dat het aantal Aitkenkernen sedertdien belangrijk is toegenomen, ten minste verdubbeld of verdrievoudigd is. Voorts is duidelijk gebleken, dat het aantal kernen sterk toeneemt wanneer de wind op het KNMI afkomstig is van de grote weg die van Utrecht naar Zeist

voert. Met andere woorden: een groot gedeelte ervan is afkomstig van het verkeer (Fig. 6 en 7).

Het ligt voor de hand, dat de aanwezigheid van een groot aantal Aitkenkernen in de atmosfeer ongezond is. Maar daar gaat het nu niet om. Hier moet gedacht worden aan de meteorologische gevolgen van hun aanwezigheid. Er zijn aanwijzingen, dat sommige van deze deeltjes dienst kunnen doen als zogenaamde vrieskernen: wanneer er een terecht komt in een onderkoeld waterdruppeltje, zal dat druppeltje gemakkelijker bevroren dan zonder kern het geval zou zijn geweest. Een gevolg van deze stijging van het aantal kleine deeltjes door lucht- en wegverkeer zou kunnen zijn dat de neerslag toeneemt.

Daarnaast dient erop gewezen te worden, dat een invloed van de Aitkenkernen op de stralingshuishouding van de dampkring niet ondenkbaar is. Het ligt namelijk voor de hand te veronderstellen dat, wanneer de atmosfeer ernstig verontreinigd zou worden door kleine deeltjes, inkomende zonnestraling wordt onderschept, of dat eventueel door de aarde uitgezonden infrarode straling meer wordt tegengehouden dan door de waterdamp en het CO_2 in de atmosfeer alleen gebeurt.

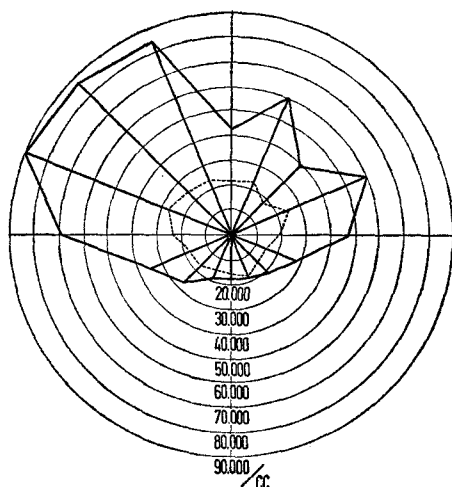


Fig. 6. Aantal Aitkenkernen op het terrein van het KNMI en windrichting. Getrokken lijn: 150 m van de weg Utrecht-Zeist, stippellijn: ca 500 m van de weg.

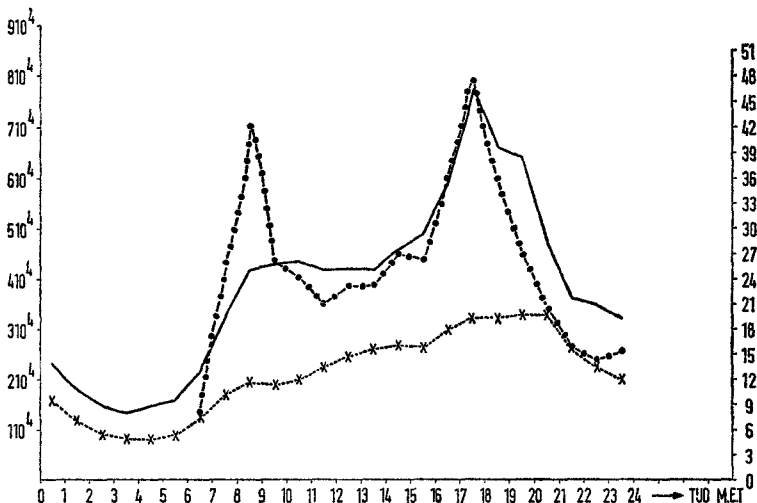


Fig. 7. Verband tussen verkeer (— . — . —) en aantal Aitkenkernen op het terrein van het KNMI op werkdagen. Getrokken lijn: 150 m van de weg Utrecht-Zeist, stippellijn: ca 500 m van de weg.

Er is hierover eigenlijk weinig bekend. Waarnemingen, verricht in Engeland, hebben aangetoond dat op werkdagen in het centrum van bepaalde steden minder straling binnenvalt dan in de buitenwijken (Sheppard, 1958). En het is moeilijk, dit aan iets anders toe te schrijven dan aan het grotere aantal Aitkenkernen in het centrum van zo'n stad. Anderzijds ligt ook de terugkomende straling van de atmosfeer (de zogenaamde tegenstraling) geheel in het infrarode gebied, en ze schijnt iets groter te worden door de aanwezigheid van een stoflaag. Het is niet geheel duidelijk, naar welke kant het netto-effect tenslotte gaat. Maar dat de aanwezigheid van stof, van veel stof, toch wel een invloed kan hebben op de stralingshuishouding van onze dampkring is niet uitgesloten.

In dit verband moge tenslotte nog worden opgemerkt dat, volgens sommige Russische onderzoekers, de directe zonnestraling in de laatste twintig jaar met ca 4% zou zijn afgenomen, waarbij het aerosol verantwoordelijk zou moeten worden gesteld voor 1% afname. Volgens anderen zou reeds een geringe vermindering van de straling kunnen leiden tot het ontstaan van een nieuwe ijstijd.

Alles bijeen genomen is er dus reden om met enige zorg de toename van het aantal kleine deeltjes afkomstig van industrie en verkeer te beschouwen.

De thermische pollutie

Tenslotte nog een paar opmerkingen over de zogenaamde thermische pollutie, de stijging van de temperatuur van de lucht en andere media.

In sterk geïndustrialiseerde landen bestaat het gevaar, dat zoveel koelwater nodig zal zijn (onder meer voor elektrische centrales) dat het oppervlaktewater niet onbelangrijk in temperatuur stijgt. In Nederland noemt men wel 3°C. Ook in Duitsland en in de Verenigde Staten begint dit probleem ernstige vormen aan te nemen.

Het moet niet uitgesloten worden geacht, dat een algemene stijging van de temperatuur van het oppervlaktewater in bepaalde gebieden leidt tot veranderingen in de meteorologische omstandigheden, waarbij gedacht kan worden aan een hogere neerslag door toenemende onstabieliteit in de benedenste luchtlagen en wellicht ook aan een, zij het geringe, thermische luchtdrukdaling waardoor de banen van depressies enigszins zouden kunnen worden verplaatst. Maar ook hierover valt met zekerheid nog weinig of niets te zeggen.

Resumerend kan worden gesteld dat, hoewel de mens een zekere invloed uitoefent op de atmosfeer als geheel gezien, deze nog gering is vergeleken met de veranderingen die onze dampkring sedert het ontstaan van de aarde heeft doorgemaakt. Het is op dit moment nog niet doenlijk, de preciese consequenties van deze invloed te overzien. Maar er is alle reden om zeer behoedzaam te zijn bij het verder vervuilen of op andere wijze beïnvloeden van onze dampkring.

De genese van het water en invloed van het menselijk handelen daarop

PROF. IR. A. VOLKER

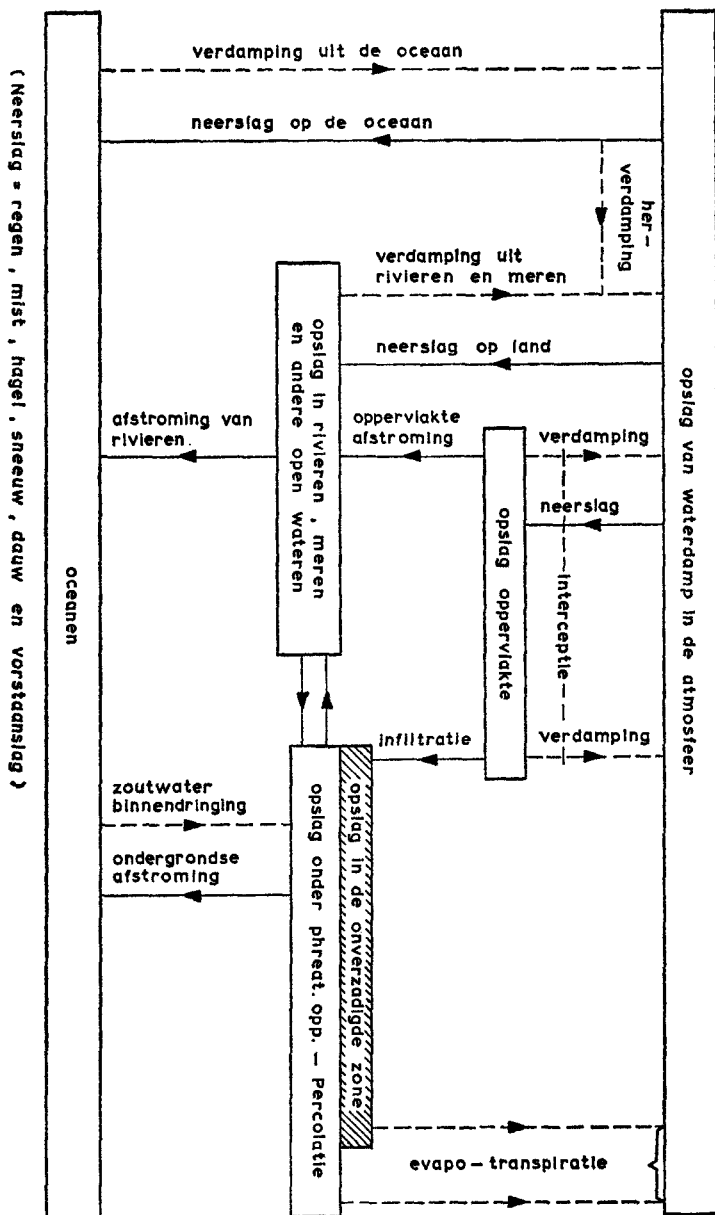
Inleiding

Bij beschouwingen over het voorkomen en het gebruik van water moeten twee aspecten worden onderscheiden: het kwantitatieve en het kwalitatieve aspect. Deze bijdrage zal voornamelijk het kwantitatieve aspect behandelen; het kwalitatieve aspect komt elders in deze uitgave op vele plaatsen ter sprake.

Vanouds werd in de semi-aride en aride gebieden aandacht aan het kwantitatieve aspect besteed, daar water in dergelijke gebieden een schaars artikel is. De betekenis van het water wordt thans ook hoog aangeslagen in de gematigde en tropische klimaten, deels ten gevolge van een snel toenemende behoefte aan water, deels ten gevolge van verontreiniging van de oorspronkelijke waterbronnen in sterk geïndustrialiseerde gebieden.

Sedert ongeveer 1960 beseft men in toenemende mate de grote betekenis van een doelmatig gebruik en beheer van het water. Om deze goed te kunnen beoordelen is het noodzakelijk, over voldoende gegevens te beschikken en een inzicht te krijgen in de natuurwetten waaraan het water gehoorzaamt. Teneinde hiervoor een mondiale basis te leggen is onder auspiciën van de Verenigde Naties op 1 januari 1965 het Internationale Hydrologische Tienjarenplan van start gegaan.

Ook op nationaal niveau wordt in Nederland aan het probleem van de watervoorziening in alle sectoren van de economie grote aandacht besteed. Hier moge worden gewezen op de 'Nota de Waterhuishouding van Nederland' die door de Minister van Verkeer en Waterstaat in 1969 aan de Volksvertegenwoordiging is aangeboden. Hierin worden behoeften en bronnen vergeleken voor het jaar 2000 en mogelijkheden aangegeven voor een verdere ontwikkeling na 2000. Voorts zijn grote werken in uitvoering of bijna gereed, zoals de Zuiderzeewerken, de Deltawerken en de Rijnkanalisatie, die in de waterhuishouding van



De hydrologische kringloop

Tabel 1. Overzicht van de gemiddelde hoeveelheden water (in m³) per jaar per hoofd van de bevolking in verschillende landen.

Nederland	9000
Frankrijk	4000
België, West- en Oost-Duitsland, Groot Brittannië, Polen, Spanje	1000 - 3000

Nederland een bijzondere rol spelen.

Ofschoon Nederland zich in een gunstige positie bevindt met betrekking tot de hoeveelheid beschikbaar water in vergelijking met andere landen dient men er zich rekenschap van te geven dat ons land zich aan de uitmonding bevindt van één van 's werelds hoogst geïndustrialiseerde stroomgebieden. Nederland wordt zowel frontaal aangevallen door de intrusie van zeewater, als in de rug door het binnenkomende sterk verontreinigde rivierwater (Tabel 1).

Hydrologische kringloop

De hydrologische kringloop kan vereenvoudigd worden omschreven als de weg van het water dat uit de oceaan verdamppt, zich via de atmosfeer naar de continenten beweegt om tenslotte door de rivieren weer naar de oceanen terug te stromen. In werkelijkheid is de kringloop echter een ingewikkeld systeem met subsystemen van routes en opslagplaatsen voor het water in de drie aggregatietoestanden. Een schema van de hydrologische kringloop is weergegeven in de figuur.

De mens heeft niet gewacht met het gebruik en de beheersing van het water op de aarde tot hij een goed inzicht had verkregen in deze systemen. Pas in 1668 toonde Perrault aan door metingen van de neerslag en de afvoer van het water van de Seine dat deze afvoer kon worden toegeschreven aan de neerslag op het stroomgebied.

Ook thans zijn de gegevens nog zeer onvolledig. Slechts de helft van de afvoer van alle rivieren op aarde naar de wereldzeeën is gemeten; de rest is geschat. De eerste metingen van de afvoer van de Amazone, die ongeveer 18% van alle rivierafvoeren op aarde levert, vonden plaats in 1963. Daarbij bleek, dat deze rivier tweemaal zo veel water naar zee voert als voordien was aangenomen.

Het Hydrologisch Tienjarenplan van Unesco beoogt de ontbrekende gegevens aan te vullen en de hydrologie een beter wetenschappelijk fundament te verschaffen. Dat hieraan meer dan honderd landen me-

dewerken, waaronder Nederland, is het gevolg van de eisen die de economische ontwikkeling stelt.

De totale hoeveelheid water op aarde bedraagt omstreeks 1,4 miljard km³. Deze hoeveelheid is nagenoeg constant. Volgens een ruwe schatting (Kuenen, 1948) wordt aan de totale hoeveelheid water jaarlijks 0,1 km³ toegevoegd ten gevolge van vulkanische activiteiten. Sinds de verschijning van de mens op aarde is de toename van het water dus te verwaarlozen. De verliezen aan water zijn nog geringer dan de toename. Er gaat geen water in de ruimte verloren. Tijdelijk, in geologische zin, wordt water aan de circulatie onttrokken in sedimentgesteenten, maar dit komt na gebergtevorming en erosie weer terug in de circulatie, evenals het water dat door industriële processen tijdelijk aan de circulatie wordt onttrokken en weer in circulatie komt na het verbruik van deze industriële produkten.

Van de totale hoeveelheid water op aarde bevindt zich 97,3% in oceanen en zeeën; het is als zodanig in het algemeen ongeschikt voor menselijk en landbouwkundig gebruik. Op plaatsen waar water uiterst schaars is wordt heden ten dage reeds door toepassing van ontziltingstechnieken zoet water uit zeewater bereid.

Van het zoete water, dus nog geen 3% van de totale hoeveelheid water, is 77% aanwezig in vaste vorm, voornamelijk als sneeuw en ijs aan de polen. De rest van het zoete water (23%) is als volgt verdeeld:

- 11 % als grondwater dieper dan 800 m onder het maaiveld
- 11 % als grondwater tot 800 m onder het maaiveld
- 0,2 % als bodemvocht boven de grondwaterspiegel in de onverzadigde zone
- 0,3 % in meren waarvan het grootste deel in Noord-Amerika
- 0,03 % in rivieren
- 0,035% in de atmosfeer

De hoeveelheid water in de atmosfeer is dus zeer gering. Toch is de atmosfeer het belangrijkste onderdeel in de kringloop daar ze dient als motor die de kringloop aandrijft, met de zon als energiebron. Voorts is de zwaartekracht de oorzaak dat de kringloop weer gesloten wordt door de afvoer van de neerslag naar zee.

Voor de grote continenten geldt, dat slechts 10% van de neerslag afkomstig is van de verdamping van het continent zelf; de rest is afkomstig van de oceanen. Men mag dus niet verwachten, dat door bebossing van kale gronden en irrigatie van droge gronden een wezenlijke vermeerdering van de neerslag op de continenten zal optreden. De in-

vloed van ontbossing op het afvoerregime komt later nog ter sprake.

De hoeveelheid rivierwater die jaarlijks de oceanen bereikt is van de orde van grootte van 30.000 km³. Deze hoeveelheid is zeer gering vergeleken met die van de oceanen. Het is alsof per jaar aan een liter water een druppel wordt toegevoegd en vervolgens verdampt. Toch is deze 'druppel' de voornaamste bron waaruit water wordt geput en men staat voor de taak deze bron doelmatig te gebruiken en te beheeren.

Waterbalans

Men onderscheidt een hydrologische balans en een waterhuishoudkundige balans.

Bij de hydrologische balans (feitelijk een winst- en verliesrekening) beschouwt men een systeem zoals een stroomgebied, een kolom grond of een polder met volgens bepaalde beginselen vastgestelde begrenzingen. Voor een bepaalde periode (jaar, maand of decade) berekent men de instroming, de uitstroming en de berging van water van het systeem. Men kan deze hydrologische balansen opstellen voor gemiddelde omstandigheden en voor zeer natte en zeer droge perioden.

De z.g. waterbalans van de aarde heeft betrekking op de kwantificering van de algemene kringloop van het water. Zoals reeds vermeld, bevat de atmosfeer slechts weinig water en wel voornamelijk in de onderste 5000 m. Deze hoeveelheid van 0,035% komt overeen met een waterschijf over de gehele aarde van nog geen 3 cm. De verdamping van de oceanen bedraagt ca 940 mm per jaar tegenover een verdamping van 545 mm per jaar van de landoppervlakten, waar de hoeveelheid water beschikbaar voor verdamping beperkt is. Daar voorts de oppervlakte van de oceanen driemaal zo groot is als die van het land, is de hoeveelheid water die van de oceanen verdampt vijfmaal zo groot als die van het land. De hoeveelheid neerslag op de oceanen is driemaal zo groot als die op het land, d.w.z. dat de gemiddelde dikte van de waterschijf voor land ongeveer gelijk is aan die voor oceanen.

De waterbalans van de aarde vormt een van de belangrijkste projecten van het Internationaal Hydrologisch Tienjarenplan (World Water Balance). Hierbij gaat men uit van de klassieke balansen: waterbalansen van stroomgebieden, landen, regio's en continenten. Uiteindelijk wil men komen tot een mathematisch model van de kringloop op aarde in combinatie met modellen voor circulatie in de atmosfeer.

Tabel 2. Hoeveelheid naar zee afstromend water beschikbaar per hoofd van de bevolking per jaar.

	km ³	bevolking in miljoenen	m ³ /jaar/ hoofd
Gemiddeld voor de gehele aarde	36000	3160	11300
Europa	2540	606	4200
Azië (incl. Japan en Philippijnen)	7190	1688	4260
Nederland			9000
Afrika (incl. Madagascar)	6050	294	20600
Noord Amerika en Centraal Amerika (incl. West-Indië, Groenland en Canadese Archipel)	7150	285	~25000
Zuid-Amerika	8080	154	52500

De waterbalans van Nederland wordt grotendeels bepaald door de afvoer van de rivier de Rijn. Deze rivier brengt 65% van het zoete water in ons land.

Over de hoeveelheden naar zee afstromend water die beschikbaar zijn per hoofd van de bevolking per jaar geeft Tabel 2 enkele inlichtingen. Men ziet daaruit, dat Europa en Azië samen bijna driekwart van de wereldbevolking hebben, maar slechts een kwart van het zoete water. Nederland heeft wat minder dan het wereldgemiddelde en meer dan tweemaal het gemiddelde voor Europa of Azië. Elders is wel meer water per jaar en per hoofd van de bevolking beschikbaar.

De hydrologische balansen vormen het uitgangspunt voor de waterhuishoudkundige balansen. Hierbij beschouwt men de waterbehoeften nu en in de toekomst, met daarnaast de beschikbare en potentiële waterbronnen gedifferentieerd naar kwantiteit en kwaliteit.

Het verbruik en de bronnen zijn verdeeld over het stroomgebied terwijl bij de hydrologische balans in- en uitstroming langs de grenzen optreedt.

Invloed van de mens in het verleden

Al heel vroeg in zijn geschiedenis heeft de mens in de hydrologische kringloop ingegrepen. Hij werd daartoe gedwongen om zijn levensomstandigheden te verbeteren en zijn aantal te kunnen uitbreiden.

Hij heeft deze ingreep moeten doen zonder kennis noch van de kringloop van het water zowel kwantitatief als kwalitatief, noch van

de wetten die de beweging van het water beheersen, noch van de factoren die de groei van de gewassen beheersen. Hij heeft empirisch, en geleid door gezond verstand, grote werken gebouwd die plaatselijk de waterhuishouding hebben gewijzigd.

Reeds voor 4000 vóór Christus bestonden in Egypte en Mesopotamië uitgebreide irrigatiesystemen die respectievelijk gevoed werden door de Nijl en de Eufraat en de Tigris. Omstreeks 4000 vóór Christus werd, voorzover bekend, de eerste stuwdam gebouwd (in de Nijl, bij Memphis, onder het bewind van Menes, de stichter van de 1e dynastie van het Egyptische Rijk).

De activiteiten van de mens hebben zowel positieve als negatieve effecten op de waterhuishouding gehad. In het kader van het Internationale Hydrologische Tienjarenplan wordt dit onderwerp bestudeerd in de werkgroep 'Influence of Man on the Hydrological Cycle'.

Positieve effecten Onder de positieve effecten van de menselijke activiteit vallen waterconservering, afleiding van water, en irrigatie en drainage.

Teneinde in de waterbehoefte tijdens droge perioden te voorzien werd reeds in een vroeg stadium van de technische ontwikkeling water in reservoirs opgeslagen. Vulling van deze reservoirs gebeurt in de natte tijd. Opslag van water kan zowel bovengronds als ondergronds plaatsvinden. Bovengrondse reservoirs worden gevormd door stuwmere, tanks, vijvers, enz. De onverzadigde zone van de ondergrond kan voor wateropslag worden gebruikt door in natte perioden de snelle afstroming van het water over de oppervlakte te belemmeren zodat een zo groot mogelijke aanvulling in deze zone optreedt. Aldus konden de Nabateërs een tiende tot een twintigste van de oppervlakte van bepaalde stroomgebieden voor de landbouw geschikt maken. Tenslotte is ondergrondse waterconservering mogelijk in de verzadigde zone. Eén van de vele voorbeelden hiervan wordt geleverd door de infiltratie van rivierwater in de Nederlandse duinen ten behoeve van de drinkwaterwinning. Tevens belemmert de zo gevormde lens van zoet water de ondergrondse toevoer van zeewater naar het polderland.

Op plaatsen waar voldoende water in de rivieren aanwezig was werd water afgeleid naar gebieden waar een tekort bestond. Hiervoor zijn door archeologische vondsten vele bewijzen geleverd. Door onvoldoende kennis of ten gevolge van slecht onderhoud hebben deze nuttige werken geresulteerd in een negatief effect (verzilting van de

bodem) of zijn ze verloren gegaan.

Door irrigatie en drainage werden grote gebieden geschikt gemaakt voor de landbouw. Negatieve effecten worden tegenwoordig voorkomen door gelijktijdig met irrigatie ook drainage toe te passen. Voorts maakt drainage het leven in deltagebieden mogelijk, waardoor een nieuw levensmilieu ontstaat.

Negatieve effecten De schade door ontbossing toegebracht is algemeen bekend: erosie, verdwijning van akkerbouwgrond, snelle opvulling van reservoirs, snelle afstroming van oppervlaktewater en dus hoge topafvoeren met de daaruit voortvloeiende schade. In Frankrijk vonden tussen 800 en 1200 grote ontginningen plaats; thans is bijna 4,5 miljoen ha (1/13 van het totale oppervlak van Frankrijk) door erosie beschadigd of vernield. De ontbossing van de Himalaya's is mogelijk de oorzaak van de overstromingen in de Gangesvallei in de natte tijd, en in de droge tijd heeft het waterschaarste tot gevolg. Het belangrijkste gunstige effect van bossen wordt gevormd door de grote vertraging van de infiltratie van oppervlaktewater in de grond. Dit heeft een regulerend effect op de rivierafvoer door vermindering van de oppervlakte-afvoer bij zware regenval en door handhaving van grondwaterafvoer.

Voor de waterhuishouding zijn bossen echter niet onontbeerlijk en ze zijn zelfs niet de meest gunstige vormen van landgebruik. Door het rooien van bossen neemt de waterlevering van een stroomgebied met 10 tot 40% toe ten gevolge van een vermindering van de evapotranspiratie, terwijl het gunstige effect van de grote infiltratie ook op andere wijze kan worden verkregen. Er zijn alternatieve vormen van landgebruik met een grotere productiviteit, minder watergebruik en dezelfde voordelen ten aanzien van de beheersing van erosie en topafvoeren.

Door gebrek aan inzicht in de bodemfysica en onder de druk van economische eisen heeft de ontginning van landbouwgronden ook negatieve effecten gehad zoals: bodemverzilting, verdrassing en uitdroging door onoordeelkundige irrigatie en drainage. Irrigatie verhoogt de grondwaterspiegel waardoor verdamping van grondwater optreedt. Het gevolg kan zijn een ophoping van zout in de bodem. Dit is alleen te voorkomen door voor een goede drainage zorg te dragen en bovendien een overschot aan irrigatiewater voor doorspoeling van de bodem toe te voeren.

Omvang van de ingreep in de kringloop van het water

Ondanks bijna 60 eeuwen van menselijke activiteit is de omvang van de ingreep in de kringloop van het water zeer gering geweest.

Zo is de totale bruto capaciteit van alle reservoirs ter wereld van de orde van grootte van 2000 km³. Daar slechts een deel van deze capaciteit voor de opslag van water kan worden gebruikt en de totale afvoer van de rivieren naar de oceanen 30.000 km³ per jaar bedraagt, worden slechts enkele procenten van de rivierafvoeren tijdelijk vastgehouden.

Van het totale landoppervlak van de aarde, zijnde 140 miljoen km², is ongeveer 10% akkerland. Hiervan is slechts 7%, ofwel 1 miljoen km², geïrrigeerd, hetgeen minder dan 1% van de totale landoppervlakte uitmaakt.

Invloed van de mens in de toekomst

In de eerstkomende decennia zal het grote potentieel aan water dat op aarde aanwezig is in veel grotere mate moeten worden gebruikt dan tot dusver het geval geweest is.

De gebruikssectoren betreffen: irrigatie, energievoorziening, bevolking, industrie en waterverontreiniging. Voorts zijn van belang de sectoren scheepvaart, natuurbehoud en recreatie. De eisen die door de afzonderlijke gebruikers gesteld worden aan de inrichting van de waterhuishouding zijn veelal tegengesteld. Voor een goed beheer van de 'water resources' betekent dit een voortdurend zoeken naar een evenwicht tussen de eisen en de gevolgen daarvan, waarbij men bovendien terdege rekening dient te houden met de kwaliteit van het water (maar dat valt buiten het kader van dit opstel).

In vele landen maakt men thans ramingen van de waterbehoeften in het jaar 2000 of later en men gaat na, welke werken zullen moeten worden uitgevoerd om het benodigde water te leveren. Het potentieel van de grootste rivieren op aarde is nog bijna geheel onbenut: Amazone, Congo, Parana, Irrawaddy, Mekong, de Siberische rivieren; rivieren zoals de Ganges en de Brahmaputra bieden nog vele mogelijkheden.

De reserves aan water en de hydraulische energie zijn veelal beschikbaar op plaatsen waar de economische ontwikkeling gering is. Vandaar dat men transport van water over grote afstanden overweegt.

Als voorbeelden kunnen worden genoemd het NAWAPA-plan (North American Water and Power Alliance) waarbij water van Alaska en Britsch Columbië naar Californië, Arizona en Mexico kan worden geleid; het plan tot afleiding van een deel van het debiet van de Ob en de Yenissei (en mogelijk van de Lena) voor de watervoorziening van 75 miljoen hectaren ten noorden van het Meer van Aral, alsmede het plan tot opslag van water in het stroomgebied van de Congo en afleiding van water naar de aride gebieden ten zuiden van de Sahara.

Er is ook sprake van een overbrenging van water uit Scandinavië naar Duitsland, eventueel via de Oostzee die door afsluiting in een reservoir met zoet water kan worden omgezet.

Voor de watervoorziening in Nederland in een droge zomer is in de nota 'De Waterhuishouding van Nederland' een plan aangegeven om, naast de schepping van de zoetwatermeren in de Zeeuwse wateren, het zuidwestelijk deel van ons land van water te voorzien uit het IJsselmeer via het Amsterdam-Rijn-kanaal. Het IJsselmeer zal mogelijk ook een grotere bijdrage moeten gaan leveren aan de watervoorziening van de Randstad, daar bij lage rivierafvoeren de huidige inlaatpunten met verzilting worden bedreigd. Deze plannen kunnen als technisch uitvoerbaar worden beschouwd. Als volgende stap zou een ingreep in de atmosferische circulatie kunnen volgen, doch dit is vooralsnog science-fiction.

Conclusie

De problemen betreffende de watervoorziening en de waterverontreiniging concentreren zich rondom enkele betrekkelijk kleine gebieden op aarde. Er zijn nog enorme reserves aanwezig. Voor de exploitatie hiervan is een beter wetenschappelijk fundament van de hydrologische kringloop nodig dan thans beschikbaar is. Het maken van fouten, wat in het verleden bijna onvermijdelijk was, zou bij de toekomstige ontwikkeling eerst recht tot onherstelbare vernietiging van de natuurlijke bronnen leiden.

Japan en Israël kunnen als voorbeelden gelden van landen waar men de economische ontwikkelingsmogelijkheden van het ogenblik aangrijpt in het vertrouwen, dat de ontwikkeling van wetenschap en techniek in de nabije toekomst een oplossing zullen geven voor de problemen van watervoorziening en waterverontreiniging die thans nog onoplosbaar schijnen.

Wat betreft Nederland zou ik, ondanks alle ongunstige berichten, toch een optimistisch geluid willen laten horen. Al eeuwen geleden hebben wij in ons land een kunstmatig milieu geschapen. Men moet dus niet al te bang zijn wanneer nu bepaalde moeilijkheden optreden, want men moet er op vertrouwen, dat die moeilijkheden even goed zullen worden opgelost, mits er men zich voldoende voor inspant.

De bodem als natuurlijke milieufactor

PROF. DR. IR. F. A. VAN BAREN

Inleiding

Nadat de aarde in gasvormige toestand, dan wel in de vorm van een oververhitte vloeistofbol, als zelfstandig hemellichaam in ons zonnestelsel was afgescheiden en, zo'n 5 miljard jaar geleden, de eerste stolingsprodukten waren uitgekristalliseerd, was het materiaal gegeven waaruit de bodem kon ontstaan die nu, als een dunne huid, de aardkorst bedekt. De factoren die daarbij van buiten af een rol speelden, en nog spelen, noemt men exogene factoren, ter onderscheiding van endogene factoren die vanuit het milieu zelf hun invloed uitoefenen.

De bodemkunde, die zich met de studie van dit spel van krachten en de resultaten ervan bezig houdt, is een nog jonge wetenschap. Daarin zijn twee hoofdrichtingen te onderscheiden. De oudste daarvan richt zich in het bijzonder op de praktische vraagstukken die zich bij de cultuur van gewassen voordoen. De jongere, meer theoretische tak houdt zich afzijdig van pragmatische doelstellingen en tracht de fundamentele processen te doorgronden die hebben geleid, en nog leiden tot het ontstaan van de bodem. Deze studierichting is in de laatste decennia uitgegroeid tot een zelfstandige wetenschap die de bodem als natuurobject tot onderwerp heeft.

Het is de bedoeling van deze bijdrage om de aandacht te vestigen op het inzicht dat men door de studie in het veld en in het laboratorium heeft verkregen op de bodemvormende processen.

Bodemvormende factoren

Zeer algemeen kan worden gesteld, dat de bodem een functie is van klimaat, vegetatie, gesteente, bodemflora en -fauna, relief, water en tijd, of wel $B = f(K, V, G, F, R, W, T)$. Binnen deze functie zijn verschillende grootheden ook nog weer afhankelijk van elkaar, zoals

de vegetatie van het klimaat, maar deze complicaties kunnen hier buiten beschouwing blijven.

Het klimaat Het is niet toevallig dat het klimaat als eerste factor genoemd wordt. Want al dient men te waken tegen een eenzijdige overwaardering van neerslag, temperatuur en de ermee samenhangende verdamping, zij zijn het toch die het eerst direct hun invloed uitoefenen bij de verwerking van gesteenten. Het behoeft ons dan ook niet te verbazen, dat de beroemde Russische bodemkundigen uit de vorige eeuw in hun regionale studie van de gronden tussen poolcirkel en subtropen een zekere wetmatigheid in de verbreiding van de door hen onderscheiden bodemtypen opgemerkt hebben die verband houdt met het klimaat. De grondlegger van deze 'bodemkunde op geografische grondslag' is Dokuchaiev geweest, die in de jaren tachtig van de vorige eeuw een grote rol speelde in de bodemkunde en die de ontwerper is geweest van de zonaliteitstheorie die dus inhoudt, dat onder bepaalde klimaatsomstandigheden bepaalde gronden worden gevormd.

De invloed van Dokuchaiev en zijn leerlingen Neustruev, Sibertzev (eveneens in de vorige eeuw) en Gedroiz (in de jaren 1910-1920) is bijzonder groot geweest en nog tot de zestiger jaren werden de gronden in Rusland geclassificeerd in verband met het klimaat. Pasten ze in het zonale schema, dan werd en wordt vaak nog van zonale gronden gesproken. Waar de tijd te kort was geweest om de klimaatsinvloed voldoende tot zijn recht te doen komen, zoals bij recente afzettingen of vers aan de oppervlakte van de aarde getreden gesteenten, dan werd van azonale gronden gesproken, terwijl de term intrazonaal werd gebruikt wanneer andere factoren dan het klimaat een beslissende invloed op de bodemvorming hebben gehad.

De bodemgordels die in 1897 werden onderscheiden en die we nog aantreffen op de enige kleinschalige wereldbodemkaart die op het ogenblik bestaat (die van Kellogg, ontworpen in 1927) dragen de volgende namen:

- 1 laterietgronden, gevormd in een tropisch of subtropisch klimaat
- 2 woestijngronden, gevormd in een droog klimaat
- 3 kastanjebruine gronden en roodachtige gronden van de woestijnsteppen
- 4 chernozems, de zwarte steppegonden van de woudsteppen onder een continentaal klimaat met hete droge zomers en zeer strenge winters

- 5 grijze gronden van de woudsteppen onder een gematigd klimaat
- 6 podzolgronden onder een betrekkelijk koud klimaat
- 7 toendragronden gevormd onder invloed van lange, zeer strenge winters.

Doordat de klimaatszone-theorie geleidelijk tot dogma werd verheven ontstond een kritische antistroming, die echter op haar beurt de neiging vertoonde elk zonair verband af te wijzen. Een objectieve beoordeling van de feiten leert echter, dat het hier in belangrijke mate een kwestie van schaal betreft. Dit wil zeggen dat bij een wereldbodemkaart op schaal 1 op 10 of 20 miljoen een zonaliteit onmiskenbaar is waar te nemen, maar dat bij kartering op grotere schaal het aantal uitzonderingen toeneemt, totdat bij kaarten 1 : 100.000 van enig direct verband tussen klimaat en bodem geen sprake meer is (indien in een beperkte regio tenminste van klimaatsverschillen gesproken kan worden, behoudens wellicht in sterk geaccidenteerd terrein). Bij de moderne klassificatie-systemen is dan ook het zonaliteitsprincipe geheel losgelaten.

Niettemin blijft het een feit dat het klimaat een zeer grote invloed heeft. Vele zijn dan ook de pogingen geweest om het meteorologische begrip klimaat zo te analyseren dat de voor de bodemvorming belangrijkste kenmerken tot hun recht zouden blijven komen. Bekendheid verkreeg in de twintiger jaren de formule van Lang, die de zogenaamde regenfactor geeft door de jaargemiddelden van de neerslag (in mm) te delen door de jaargemiddelden van de temperatuur (in °C). Daarna volgde het NS-quotiënt van Meyer gebaseerd op het verzadigingsdeficit *S*. Ook dit leverde in concrete gevallen geen goed beeld van de invloed van het klimaat. De oorzaak daarvan is voornamelijk gelegen in het feit dat het niet gaat om de totale regenval per jaar, maar om de regenverdeling.

Een na-oorlogse ontwikkeling is de erkenning van de invloed van de vegetatie op de waterbalans door de evapotranspiratie. Namen als die van Thornthwaite, Penman, Prescott en Turc hebben hiermee wereldbekendheid gekregen. Dat het overigens over een ingewikkelde materie gaat, moge blijken uit het feit dat in een recent handboek in het register niet minder dan 14 namen met de erbij behorende berekeningsmethoden zijn opgenomen.

De vegetatie De factor vegetatie is een afgeleide, daar de aard van de begroeiing in sterke mate door de klimatologische omstandigheden

wordt bepaald. Een enkel voorbeeld van de invloed ervan op de bodem moge echter genoemd worden.

De ook in ons land verbreid voorkomende podzolen worden gevormd onder heide en coniferen; de zwarte aarde, de chernozem, waar ook ter wereld, heeft zich ontwikkeld onder een vegetatie van lange grassen. Daarnaast, doch dat is meer een curiositeit, komen specifieke plantesoorten voor die zich aan bepaalde eigenaardigheden van de bodem hebben aangepast of daarvan afhankelijk zijn, zoals het klassieke voorbeeld van het zinkviooltje in ons land, en de cuprofiële vegetatie in Rhodesië, of de selenium ophopende planten in Ierland. Als regionaal verschijnsel dient gewezen te worden op het voorkomen van zoutrijke gronden met hun halophyten.

Het gesteente Dat het gesteente een overheersende rol kan spelen kwam al tot uiting in de aanduiding 'intrazonaal'. Hiermee werden dus bedoeld de gronden die zich niet lieten inpassen in een zonaliteitsconcept omdat bij voorbeeld het gesteente een bodem-bepalende rol speelde.

Klassiek is het geval van de gronden ontwikkeld op kalksteen, de zogenaamde rendzina's.

De kwartszandgronden, het moedermateriaal voor de podzolen, zijn een ander voorbeeld.

Tenslotte kunnen ook hydromorfe omstandigheden de bodemvorming nog in een bepaalde richting stuwten, waarbij zogenaamde gleygronden ontstaan.

Het reliëf Bij de vorming van de gleygronden speelt het reliëf natuurlijk een rol, aangezien wateroverlast veelal in de laagste delen van een terrein optreden. Toch leiden reliëfverschillen ook nog tot andere verschijnselen; zo kan bovenop een vulkaan een rode grond ontstaan, halwege de helling een bruine en aan de voet een zwarte grond. Men spreekt dan van een catena of toposequentie.

De bodemflora en -fauna Bodemflora en -fauna doen hun invloed gelden bij de omzetting van organische stof en spelen een grote rol bij de homogenisatie van bovenin een profiel voorkomende lagen. Een fraai voorbeeld daarvan geven de in de al genoemde zwarte aarde voorkomende krotowinen, gangen gegraven door grote knaagdieren gevuld met een mengsel van minerale grond en organisch materiaal.

Bijzonder effectief zijn de regenwormen, waarvan in goede landbouwgrond wel 4000 kg voorkomt in de bovenste 15 cm van één hectare. Nog indrukwekkender is echter het aantal bacteriën dat bij de afbraak van ruwe organische stof een rol speelt, namelijk 600.000.000 per gram grond. Dat een opgewekt organisch leven zijn invloed zal uitoefenen op de wijze waarop de minerale bodemdeeltjes onderling met elkander samenhangen, is wel vanzelfsprekend. De structuurvormen die daar een gevolg van zijn worden tegenwoordig in het bijzonder bestudeerd door het micromorfologisch onderzoek van dunne doorsneden.

De tijd De factor tijd, ten slotte, is moeilijk concreet vast te leggen. Wel kan worden vastgesteld dat, hoe ouder een grond is, hoe meer klei hij zal bevatten, althans indien van eenzelfde moedermateriaal wordt uitgegaan. Deze kleivorming is het resultaat van de samenwerking van alle in de aanvang genoemde factoren. Hierbij worden de oorspronkelijke zogenaamde gesteentevormende mineralen, dat zijn hoofdzakelijk aluminiumsilicaten (de plagioklazen met calcium en natrium als verbonden elementen, en orthoklaas als kalium-aluminium-silicaat) en daarnaast ijzer- en/of magnesiumhoudende silicaten (als de augieten, hoorblenden, biotiet en muscoviet) afgebroken en omgezet in nieuw-gevormde producten, de kleimineralen. Ook dit zijn weer silicaten (illiet, montmorilloniet of kaolinit, om de belangrijkste te noemen), of het zijn hydroxyden van ijzer (zoals goethiet en lepidocrociet) dan wel van aluminium (het gibbsiet). Bij vergaande veroudering wordt het ijzerhydroxide gedehydrateerd en komt dan als hematiet voor. Het zijn deze verweringsproducten die met de humus als omzettingproduct van organisch materiaal van plantaardige oorsprong, de chemische en fysische eigenschappen van de grond bepalen.

Het zal duidelijk zijn dat, afhankelijk van het uitgangsmateriaal, het klimaat, de vegetatie en de overige exogene invloeden, een grote variatie van gronden zal ontstaan. Ondanks die duidelijke verscheidenheid is echter een groepering in grotere eenheden mogelijk, waarover het volgende kort samenvattend kan worden medegedeeld.

Hoofdtypen van gronden en hun verbreiding

De classificatie-eenheden en hun definities zijn onderwerp van bespre-

king geweest in vele vergaderingen van de internationale commissie die betrokken is bij het tot stand komen van deze nieuwe wereldbodemkaart, een project van de Voedsel- en Landbouw-Organisatie te Rome en de Unesco te Parijs in samenwerking met de Internationale Bodemkundige Vereniging met hoofdzetel Amsterdam.

Voor specialisten in het vak zal straks duidelijk worden, dat de invloed van het nieuwe Amerikaanse classificatiesysteem daarbij zeer groot is geweest. Dit is een gevolg van het feit dat, ondanks de bezwaren die er nog aan verbonden zijn, het bezig is zich als een over een groot deel van de wereld in te burgeren. In 1950 in eerste vorm opgezet door de Amerikaanse bodemkundige dienst, bereikte het in 1960 zijn 7e revisie en werd als '7th Approximation' aan de bodemkundige wereld aangeboden ter kritische bestudering. Dit gebeurde tijdens het 7e internationale bodemkundige congres in Madison, Wisconsin. Sindsdien zijn er als gevolg van de kritische bestudering nog enkele wijzigingen in aangebracht, die in supplement het licht hebben gezien; het laatste dateert van maart 1967. Publikatie in officiële vorm kan in de loop van 1970 tegemoet worden gezien.

Grondslag van het systeem is, zo mogelijk, de fase van ontwikkeling dan wel de graad van verwerking waarin een bepaalde bodem zich bevindt. Waar bepaalde milieufactoren een doorslaggevende rol bij het ontstaan hebben gespeeld, wordt daarmee bij de classificatie echter in de eerste plaats rekening gehouden.

De namen zijn alle kunstmatig. Ze zijn echter zo gekozen dat, met enig inzicht in de uit het Grieks of Latijn ontleende stamwoorden, direct duidelijk wordt met wat voor grond men te maken heeft. Anderzijds kan men, de eigenschappen en kenmerken van een grond kenkend, deze aan de hand van de namen vrijwel zonder moeilijkheden in de eerste grote classificatie-eenheid, de orde, plaatsen. Deze orden zijn de volgende:

1 *Entisolen* (enti = voorvoegsel zonder betekenis). Jonge alluviale gronden die nog geen duidelijke verandering hebben ondergaan na hun afzetting (zoals recente rivierklei) of die uit zulk materiaal zijn opgebouwd dat van enig genetisch proces geen sprake kan zijn (zoals stuifduinen).

2 *Vertisolen* (verto = omkeren). Gronden zonder duidelijke genetische ontwikkeling die bij uitdrogen sterk krimpen en scheuren en bij bevochtiging weer zwellen, waardoor een vermenging van boven- en

ondergrond plaats vindt (de grond wordt 'omgekeerd'). De zwarte kleien uit de tropen zijn typische voorbeelden.

3 *Inceptisolen* (inceptum = begin). Gronden met beginnende structuurvorming en uitspoeling van uit mineralen oplosbare bestanddelen als calcium, magnesium, kalium en natrium, waarbij ijzer en aluminium al ten dele vrij komen maar nog niet op transport worden gesteld (voorbeeld: bruine bosgrond).

4 *Aridisolen* (aridis = droog). Gronden waarin als gevolg van het droge klimaat na de spaarzame regen opstijging van water optreedt wat leidt tot concentratie van zout, kalk en gips (voorbeeld: gipsgrond). Deze orde is de enige waarbij de factor klimaat in de naam is opgenomen.

5 *Mollisolen* (mollis = zacht). Gronden met een zeer laag gehalte aan goed gehumificeerde organische stoffen; de zwarte bovengrond is vergelijkbaar met tuinaarde (zoals bij een chernozem).

6 *Spodosolen* (spodus = houtas). Gronden met een donkerbruine tot zwarte inspoelingslaag op enige diepte (eigenlijk ten onrechte 'spodic horizon' genoemd), veelal bedekt met een gebleekte, askleurige laag (voorbeeld: podzol).

7 *Alfisolen* (alfi = voorvoegsel zonder betekenis, afgeleid van aluminium en ferrum, twee elementen die bij voortschrijdende verwerking vrij komen). Gronden duidelijk gekleurd door ijzer, opvallend door transport van klei van boven naar beneden (voorbeeld: brikgrond).

8 *Ultisolen* (ultimus = laatste). Gronden met een reeds voortgeschreden verwerking waarbij de silicaatmineralen in de kleifractie ook in de afbraak zijn betrokken zodat alleen nog weinig verweerbare mineralen resteren. Karakteristiek is het transport van klei. De gronden worden duidelijk zuur (voorbeeld = roodbruine latosols).

9 *Oxisolen* (oxi = van oxyde). Gronden waarin de verwerking de eindfase heeft bereikt: er resten alleen nog min of meer gehydrateerde

Tabel 1. Oppervlakten ingenomen door orders van grondsoorten op aarde.

Entisolen	1762 milj. ha	Sposo- en histosolen	3178 milj. ha
Vertisolen	495	Alfisolen	1536
Inceptisolen	1451	Ultisolen	1067
Aridisolen	1570	Oxisolen	322
Mollisolen	1866	Onder eeuwig ijs	1608

Totaal: 14855 milj. ha.

Ontleend aan Ganssens's Bodengeographie, 1900 (blz. 192).

oxyden van ijzer en/of alluminium (zoals bij de zogenaamde laterietgronden).

10 *Histosolen* (histus = weefsel). Veengronden.

Tabel 1 geeft een indruk van de oppervlakten die deze orders over de gehele wereld innemen.

Bedreiging van de bodem

Hoewel vanzelfsprekend sterk in productievermogen verschillend, is het beheer van de hoven geschetste gronden, als een erfenis van de natuur, aan de mens toevertrouwd. Als we van dit beheer een balans opmaken dient te worden vastgesteld dat hij, veelal uit onverstand, doch onmiskenbaar ook uit winstbejag, oorzaak is geweest van een schrikbarende vernieling ten gevolge van totale uitputting, dikwijls gepaard gaande met een angstaanjagende erosie. Deze kan verschillende vormen aannemen.

Winderosie treedt op wanneer de oorspronkelijke structuur, dat is de onderlinge samenhang van de aparte gronddeeltjes, zo verzwakt is, dat aan de kracht van wind geen weerstand meer kan worden geboden. In een braakperiode, bij afwezigheid van een beschermend plantendeck, is de kans groot, dat door een combinatie van ongunstige klimatologische factoren (droogte en wind) de grond door de lucht verplaatst wordt. Vermoedelijk het meest spectaculaire voorbeeld van deze vorm van erosie is de stofstorm van 11 mei 1934, die van uit de beruchte 'dustbowl' in het drie-staten gebied Texas, Oklahoma en Kansas zich dwars over Amerika verplaatste. Daarbij werd 300 miljoen ton teelaarde door lucht vervoerd hetgeen tot gevolg had, dat midden op de dag de zon in Washington werd verduisterd (Fig. 1). Wat overbleef in het uitgeblazen gebied was een structuurloze zandige massa, bijna zonder organische stof, met een tiende van het oorspronkelijke gehalte aan stikstof en een twintigste van het oorspronkelijke gehalte aan fosfaat. De feitelijke oorzaak was dat de door winstbejag gedreven mens; door de hoge graanprijzen had hij het grasland uit de prairies van de zuidelijke 'Great Plains' opengescheurd en omgeploegd met, na de oogst van 1934, desastreuze gevolgen. Tabel 2 geeft enkele cijfers ter illustrering van achtergang door uitputting van de productie van mais in Kansas.

Zijn stofstormen als die van 11 mei 1934 zeer spectaculair geweest, ze zijn in deze extreme vorm toch uitzonderingen. Veel hardnekkiger

Tabel 2. Overzicht van de achteruitgang in maisproductie in Kansas.

Periode	Opbrengst in quintaal per ha	Periode	Opbrengst in quintaal per ha
1867-1874	22,4	1895-1904	14,3
1875-1884	17,9	1905-1914	12,5
1885-1894	15,9	1915-1924	12,3

en een voortdurende dreiging vormend zijn de gevolgen van watererosie. Ook daarvan is de hoofdoorzaak het verwijderen van het natuurlijke plantendek (Fig. 2). Dit heeft in Amerika een interessante sociologische achtergrond, want het ontstaan van de landziekte die erosie heet valt samen met de komst van de eerste grotere groepen settlers, die in het begin van de achttiende eeuw de oostkust van Noord-Amerika begonnen te overstroomden (al dateert de eerste kolonisatie al van 1634). In het oude Europa waren de tijden zeer hard, economische druk en klassen-onderscheid hielden bekwame en ambitieuze lieden terug in armelijke en ondergeschikte posities. Een vrij land, waarin een mens rechtop de wereld in het oog kon zien, werd niet alleen een materiële, maar ook (en vooral) een geestelijke noodzaak. Godsdienstvervolgelingen versterkten deze impuls en de drang naar vrijheid werd onweerstaanbaar. De Nieuwe Wereld werd veroverd. In 1870 brak de menselijke vloedgolf van de oostelijke kusten door naar west, zuid en noord, gestimuleerd door de psychologische factor, zo kenmerkend tot uiting komend in de opvatting van de oude pioniers: 'when you see the smoke of your neighbour's chimney, it's time to move'. In 1890 was het 'vrije land' verdwenen; de Westkust was bereikt. In anderhalve eeuw was een bijna leeg continent gevuld met 50 miljoen mannen, vrouwen en kinderen. Maar tot welke prijs wat betreft de bodem. Men kapte, brandde (Fig. 2), exploiteerde, en als de grond uitgeput dreigde te raken ontgon men nieuw maagdelijk bos en herhaalde zich in ondoordachte rooibouw.

Waar ter wereld ook de mens zich vestigde en de bodem exploiteerde, trad als nevenverschijnsel bodemvernieling op (Fig. 3). Een voorbeeld hoe ook in de huidige samenleving die natuurlijke begroeiing met struiken geen levenskans heeft door de vraatzucht van een van 's mensen metgezellen is de geit, die voor zover hij maar kan reiken het jonge blad verorbert (Fig. 4). De vegetatie gaat daaraan ten slotte ten gronde, met alle erosie-bevorderende gevolgen van dien.



Fig. 1. De stofstorm van 11 mei 1934 die 300 miljoen teelaarde dwars over Amerika verplaatste (uit R. Lord).



Fig. 2. Hoe het begint, vanuit het principe der oude settlers in de V.S.: 'root, hog or die'.

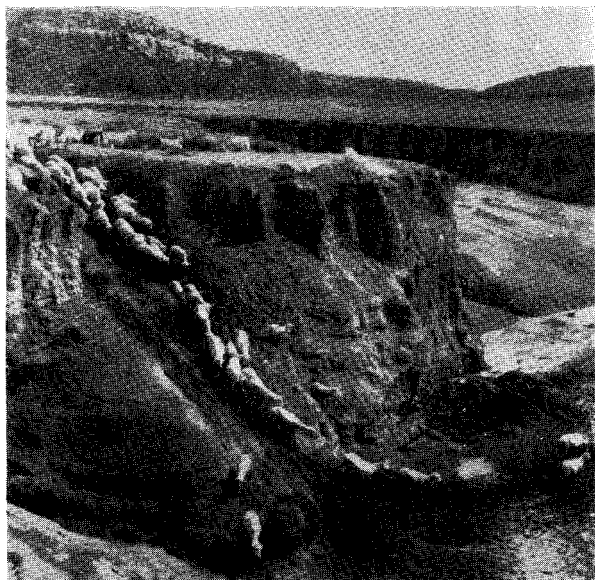


Fig. 3. Ravijn-erosie door overbeweiding in de V.S.



Fig. 4. Vernieling van de vegetatie door geiten (Zuid-Afrika).



Fig. 5. Zo zien 800.000 ha in de Bombay Deccan, India, eruit.



Fig. 6. Een aards maanlandschap na vernieling van de vegetatie door zwaveldioxyde uit de schoorstenen van een kopersmelterij.



Fig. 7. Het nieuwe beeld: een afwisselende beplanting is aangepast aan de hoogtelijnen (Georgia, V.S.).



Fig. 8. Herstel door beplanting met Kudzu (Pueraria sp.).

Ondeskundig gebruik van irrigatiewater in droge streken heeft tot in een recent verleden ernstige verzouting veroorzaakt. Dit hield in de eerste plaats verband met de kolossale verdamping die tot 4000 mm kan oplopen, waardoor een niet onbelangrijk deel van het water in de atmosfeer terecht kwam en de erin opgeloste zouten in geconcentreerde vorm achterbleven. Indirect gevolg is dikwijls geweest dat door voortdurende toevoeging van water de, vaak zoute, grondwaterspiegel tot aan de capillaire bovengrond steeg, waarna wederom door verdamping het zout zich ophoopte. Het verdwijnen van belangrijke beschavingscentra als de voor-bijbelse korenschuur Mesopotamië, is daar een voorbeeld van. Op soortgelijke wijze verwerden in de Bombay Deccan, India, 800.000 ha cultuurland tot een steriel maanlandschap (Fig. 5).

Sociologisch interessant is nog de achteruitgang in de maatschappelijke ontwikkeling door van gevestigde landbouw terug te keren naar een in principe op lagere trap staand nomadenleven. Bewoningsrestanten in Noord Rhodesië, waar de landbouwers weer met hun vee een zwervend bestaan zijn gaan leiden, zijn hiervoor illustratief. De oorzaak is de teruggang in productie-mogelijkheid van hun levensgebied.

Een modern voorbeeld van de nadelige invloed op de bodemgesteldheid van de technologische ontwikkeling, met name de industrie, is de luchtvervuiling en dan in het bijzonder de toename aan SO_2 . Dit leidde in het Copper Hill gebied in Tennessee, USA, tot het volledig vernielen van de vegetatie (Fig. 6), terwijl in de Scandinavische landen een duidelijk verband kon worden vastgesteld tussen de grondverzuuring, eveneens tengevolge van luchtvervuiling met zwaveldioxide, en de nabijheid van industriecentra.

Zo spectaculair als de erosie-verschijnselen in de Verenigde Staten van Noord-Amerika zijn geweest, zo opvallend is de wijze waarop de overheid de bestrijding ter hand heeft genomen. De daartoe speciaal opgerichte Soil Conservation Service is er, door een aantal goed overwogen technisch-landbouwkundige zowel als organisatorische maatregelen, in geslaagd aan de door de mens veroorzaakte landvernieling paal en perk te stellen. De in conserverings-districten samengebrachte boeren leerden door het ploegen langs hoogtelijnen, het strooksgewijze beplanten van hun areaal met verschillende gewassen (Fig. 7) en het aanplanten van grond vasthoudende en beschermende planten als *Pueraria* (de kudzu; Fig. 8) en *Lespedeza* (een soort klaver) hun grond in goede staat te houden.

Ook het vraagstuk van de verzilting heeft allerwege aandacht. Door drainage kan men voorkomen dat voortdurende bevoeiing leidt tot ophoping van de in het irrigatiewater opgeloste zouten, die door capillaire opstijging hoge concentraties bereiken en zo de bodem bederven. Vooral in de landen rondom en in het Donauebekken is men zeer actief in het zoeken naar de zowel technisch als economisch beste maatregelen om het door het grondwater veroorzaakte te hoge zoutgehalte beneden een storende grens te krijgen. Deze grens wisselt overigens met het gewas zoals Tabel 3 duidelijk maakt.

Opgemerkt moge worden, dat het zout dat bij gladheid in Nederland op de wegen wordt gestrooid geen blijvende gevolgen heeft. Wel kan men langs de weg wel eens een vergeling van de planten zien, maar de hoge neerslag verwijdt het zout weer spoedig. Weliswaar komt het dan in de sloten of in het grondwater terecht, maar vergeleken met wat daar van elders aan wordt toegevoerd (zoals via de zee-gaten) heeft dit niet zoveel te betekenen.

De maatregelen ter bestrijding van zoutovermaat in drogere gebieden omvatten de aanleg van drains en het toedienen van zwavel in de vorm van gips, als bloem van zwavel of als ijzersulfaat. De toediening van gips heeft ten doel het Na-ion in het bodemcomplex uit te wisselen tegen Ca en daardoor de structuur en uitloogmogelijkheid te verbeteren. Zwavel in directe vorm beoogt een verlaging van de alkaliteit van de gronden.

Anderzijds kan verzuring van de grond, zoals die op kan treden als gevolg van industriegassen worden tegengegaan door toevoeging van kalk. Als de pH bekend is, kan men eenvoudig berekenen hoeveel men daarvan nodig heeft. Behalve in extreme gevallen lijken hier geen landbouwkundige problemen te liggen.

Het op peil houden van het produktievermogen van landbouwgronden door bemesting is in de ontwikkelde landen een gebruikelijke techniek, zij het dat ook daarin duidelijke verschillen zijn aan te tonen. Nederland spant in dit opzicht wel de kroon. Het kunstmestverbruik in eenheden NPK is hier het hoogste ter wereld, namelijk 150

Tabel 3. Tolerantie in millimohs geleidbaarheid ($EC_e \times 10^3$) van het bodemextract voor verschillende gewassen.

Spinazie	12	Gerst	16
Bloemkool	10	Tarwe	10
Bonen	4	Suikerbieten	16

eenheden per hectare; in Amerika bedraagt het 90 eenheden. Bij oordeelkundige toepassing doen dergelijke hoeveelheden geen kwaad aan de grond. Geeft men echter te veel, dan zijn wel schadelijke gevolgen te verwachten. Onze produktie is dan ook hoger dan waar ook: tarwe gemiddeld 45 quintaal/hectare tegen 30 in de Verenigde Staten. Dit ene voorbeeld is uiteraard van zeer geringe betekenis om een inzicht te krijgen in de complexiteit van het bodemverbeteringsvraagstuk, te meer omdat thans meer dan ooit ook de steeds stijgende kosten verbonden aan de te nemen landbouwtechnische maatregelen een steeds belangrijker rol gaan spelen.

Veel moest er in dit overzicht onvermeld blijven. Het is een lange weg van het gesteente naar de bodem die ons als erfenis van de natuur is overgedragen, een erfenis die door vorige geslachten door onkunde en overmoed soms zeer slecht beheerd is. Het is aan onze en volgende generaties er op toe te zien, dat er met deskundigheid voor gezorgd wordt dat de grond, zonder welke geen cultuur mogelijk is, behouden blijft, en dat de relatie tussen biosfeer en mens zich ook op dit terrein op optimale wijze kan ontwikkelen.

De invloed van het menselijk handelen op de biocoenosen in het water¹

DR. H. L. GOLTERMAN

En gij zult een schopje hebben, benevens uw gereedschap, en het zal geschieden, als gij buiten gezeten hebt, dan zult gij daarmede graven en u omkeren, en bedekken wat van u uitgegaan is.

Deut. 23: 13

De theoretische aspecten van het aquatische oecosysteem

Samenstelling en ontwikkeling van biocoenosen in water worden in wezen door dezelfde regels bepaald als die welke op het land gelden: de wetten van de 'minimum factoren' en de 'tolerantie', de begrippen concurrentie, predatie, voedselketens en -piramiden en trofiegraden hebben in droge en natte oecosystemen een gelijke plaats, alleen hebben voedselketens in water sterk de neiging om netwerken te vormen.

Wel is er een duidelijk verschil in de homogeniteit van de systemen, omdat het water zowel oplosmiddel is van de nutriënten voor de producenten als het milieu waaraan de extracellulaire produkten van de fotosynthese worden afgegeven, terwijl er bovendien door de consumenten, die er hun voedsel uit halen, de uitscheidingsprodukten aan worden afgegeven. Daarnaast is het water transportmedium van alle erin voorkomende organismen; het fytoplankton zweeft in het visceuze water en kan gebruik maken van de wervelingen veroorzaakt door wind, temperatuur en zelfs vis. Tenslotte is het water het medium dat gepasseerd wordt door de aan het systeem toegevoerde lichtenergie.

De grote beslotenheid van het systeem leidt er toe dat de organismen slechts een kleine kans hebben het te verlaten. Dit vergemakke-

¹ Nadere gegevens over een aantal punten vooral betrekking hebbend op de fosfauteutrofiëring die hier slechts aangestipt konden worden zijn te vinden in een artikel van dezelfde auteur in *H₂O* (Nr. 10, 1970) en in *De Ingenieur*.

lijkt het onderzoek, vooral bij de toetsing van mathematische modellen, waarbij men mag verwachten dat uiteindelijk het systeem, en niet slechts de - vele - componenten, beschreven kunnen worden.

Grote vormenrijkdom is aan zowel natte als droge oecosystemen eigen. Toch blijft er een belangrijk, hoewel niet principieel verschil tussen beide bestaan: de grote rijkdom aan soorten in het water is niet alleen te danken aan het gelijktijdig voorkomen van vele soorten, maar ook aan hun snelle successie.

Deze snelle periodiciteit van het fytoplankton in het water is evenzeer kenmerkend voor het oecosysteem als onmisbaar voor een goed functioneren ervan. Aan het aquatisch systeem is hierdoor een stabiliteit inherent die misschien ten dele verklaart, waarom het zo gemakkelijk is vissen uit hun oorspronkelijk milieu naar een ander over te brengen. Zo wordt de snel groeiende en goed smakende vis *Tilapia nilotica* thans per vliegtuig in vrijwel alle grote meren en stuwweren van Afrika uitgezet, wat in het Victoriameer al aanleiding gegeven heeft tot een spectaculaire opbloei van de visserij. Toch beschouwen taxonomen, die de vorming van de soorten van vis in Afrika bestuderen, deze ontwikkeling met grote zorg, daar verliezen aan zuiver gen-materiaal snel plaatsvinden. Men raakt hiermee trouwens een meer algemeen probleem: de visserij behelpt zich meestal nog met wilde rassen of stammen. Door selectie en kruising hiervan zou, voor het te laat is, nog hetzelfde bereikt moeten kunnen worden als in de 'droge' veeteelt is geschied.

Overigens hoeft het niet uitsluitend de instabiliteit in het water te zijn waardoor vis zo gemakkelijk te 'verhuizen' is; een groot aanpassingsvermogen speelt hierbij ook een rol, zoals blijkt uit het volgende voorbeeld.

Na het tot stand komen van de St. Lawrence Seaway (de open verbinding van de Amerikaanse meren met de zee) zag de prik of zee-lamprei (*Petromyzon marinus*) kans zich massaal in een nieuwe omgeving aan te passen en de commerciële forel-visserij (Lake Trout, *Salvelinus namaycush*) in Lake Huron en Michigan vrijwel geheel te vernietigen. De lamprei raspt met een vijl-achtige tong een wond in zijn slachtoffer en zuigt er bloed en andere lichaamsvloeistoffen uit. Een flinke volwassen forel kan zo in 4 uur gedood worden. Normaal leeft de lamprei in de Oceaan, en trekt tegen zijn levenseind de rivieren in om zich te vermenigvuldigen. Dat laatste doet hij nu nog; zijn 'zoute' periode is echter vervangen door een 'zoete'.

Aangezien één lamprei ongeveer 20 kilo vis verbruikt is zijn catastrofale invloed op de visserij op de grote meren goed te begrijpen. Zo was de afname in Lake Michigan van 3 à 4 tot 0.3×10^6 kg per jaar, waardoor een schade werd aangericht van tientallen miljoenen dollars².

Een zeer groot onderzoeksprogramma werd opgezet naar de oecologie en levenscyclus van de lamprei (en zijn gastheren) om het meest kwetsbare stadium in zijn levenscyclus te vinden. Hiervan verblijft hij 7 jaar als blinde onschuldige larf in rivieren en stroompjes, daarna trekt hij naar de zee of naar de grote meren. Daar verblijft hij nog maar 18 maanden als parasiet, zwemt dan weer stroomopwaarts als de watertemperatuur boven 40° F komt, produceert 60.000 eieren waarvan 1% uitkomt, en sterft.

Speciaal in zijn jongere larvale stadium bleek de lamprei gevoelig voor bepaalde chemische vergiften, die uiteraard de andere vissen niet mochten doden. Duizenden chemicaliën werden op giftigheid getest en tenslotte kon met een programma gestart worden, waarin door mechanische en elektrische barrières en vergiftiging van broedplaatsen (op die ogenblikken, waarop de lamprei zijn meest gevoelige stadia doorliep) de parasiet weer onder de knie gekregen kon worden.

Een voorbeeld hoe de mens met succes kan ingrijpen door gebruik te maken van natuurlijke evenwichten levert het volgende.

In een van de Engelse meren, Windermere, werden aanwijzingen gevonden voor een afname van forel en char (*Salvelinus willoughbii*) en een toename van baars en snoek in de laatste eeuw. De oorzaak lag in de aanleg van de spoorlijn naar Windermere die leidde tot een sterke toename van het aantal hengelaars. In 1940 werd, als experiment, de baars-populatie teruggebracht tot 3% van zijn oorspronkelijke omvang (Worthington, 1950), maar tegen de bedoeling in daalde ook het aantal forellen. De oorzaak was dat de snoek, beroofd van een groot deel van zijn natuurlijk voedsel, de baars, overschakelde op de salmoniden (Figuur 1 geeft de voedselketens, waarin de gecompliceerde dwarsverbindingen zoals het eten van char-eieren door de forel zijn weggelaten). Dit leidde ertoe, dat men eerst het aantal snoeken verminderde (Frost en Kipling, 1968) en later vooral de grote vissen wegving, waardoor inderdaad de vangsten aan forel en char door de

² Lake Ernie bleef daarvoor gespaard, waarschijnlijk door de iets hogere temperatuur van het water.

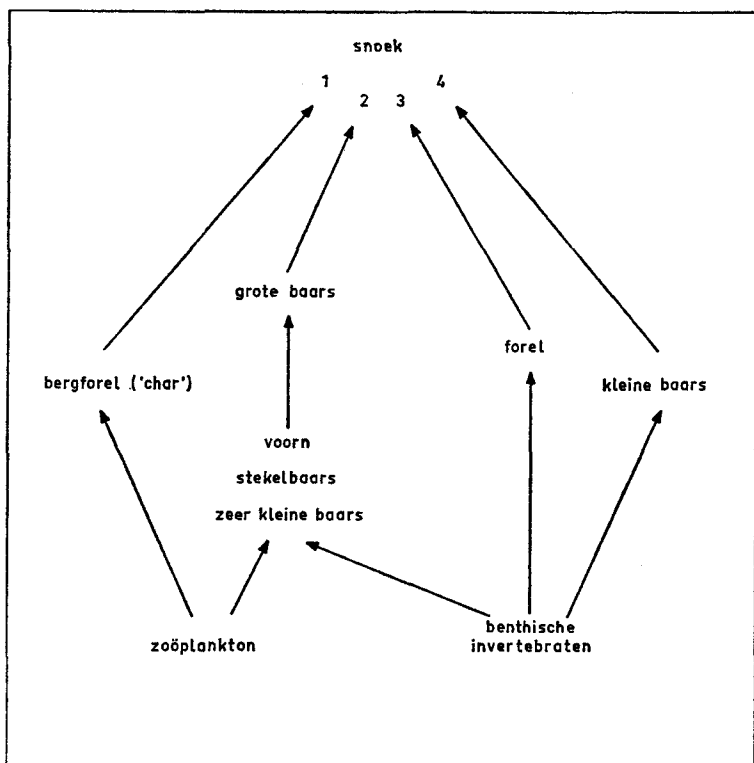


Fig. 1. Voedselketens van de snoek (naar Worthington, 1949).

sportvissers aanzienlijk toenamen. Het praktische doel van het experiment werd bereikt en een schat aan wetenschappelijke gegevens over de populatiedynamiek van forel, snoek, baars en char werd verzameld. Het bleek dus mogelijk, door zorgvuldig 'oecologisch' te manipuleren, de gewenste aanzienlijke veranderingen in de vispopulatie aan te brengen.

In 1942 deed Lindeman een poging het natte oecosysteem te beschrijven op een energetische basis. Figuur 2 geeft een indeling waarin op één niveau alle organismen, die evenveel schakels van de ingestraalde energie afstaan, zijn samengevat. Links boven ziet men het proces waardoor de energie die van buiten komt in het systeem wordt vast-

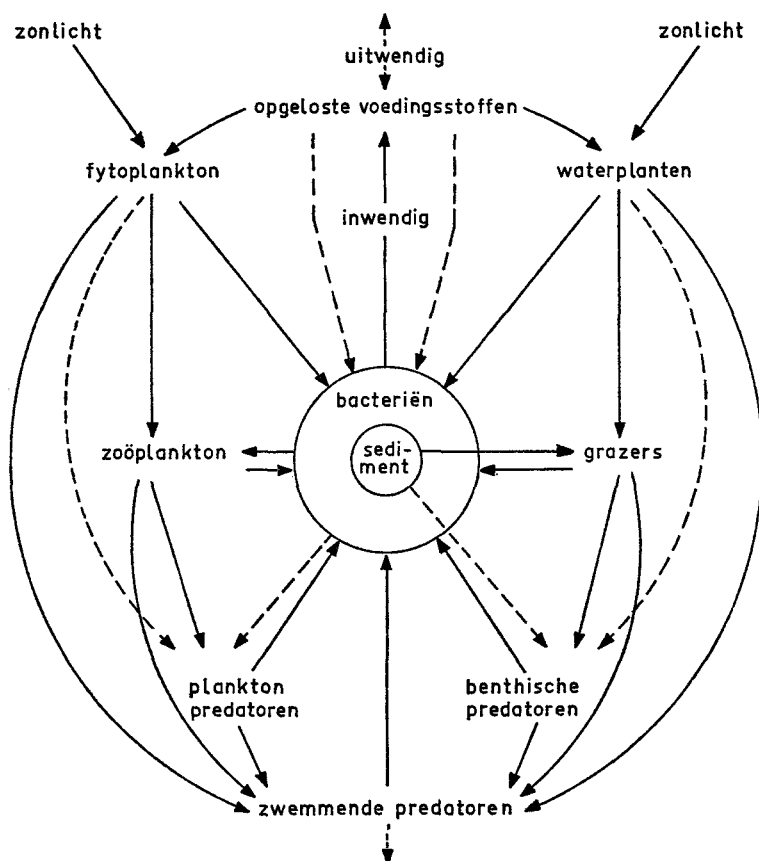


Fig. 2. Schema voor voedselketens (naar Lindeman, 1942).

gelegd (de fotosynthese). Deze vertoont, vooral in diepere meren, een sterke periodiciteit. In voorjaar en herfst is ze het grootst, 's zomers kan ze door een tekort aan nutriënten stagneren. Figuur 3 laat zien, hoe in diepere meren in de zomer de belangrijkste nutriënten (in dat geval fosfaat) aan de fotosynthetiserende laag onttrokken worden door bezinking van het afstervende plankton. Ook is duidelijk te zien de enorme toename van het fosfaat in de laatste tientallen jaren. Maar ook in ondiepe meren treedt bij het fytoplankton een duidelijke periodiciteit op, d.w.z. een opbloei van verschillende elkaar aflossende soor-

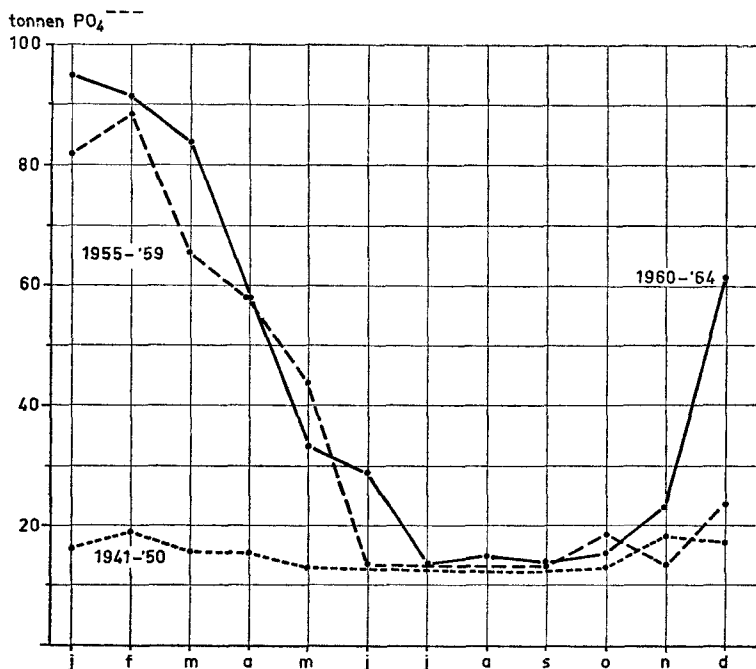


Fig. 3. Veranderingen in de hoeveelheid fosfaat in de 0-10 m laag van de Züricher See (naar Thomas, 1968, Symp. in Plön, geciteerd in Golterman, 1970).

ten. De grote snelheid van deze processen in het aquatische ecosysteem wordt mogelijk gemaakt door de snelle deling van de betrokken organismen, zodat zo'n opbloei zich soms in enkele weken kan voltrekken.

Onder de factoren die de periodiciteit in de samenstelling en de groei van het fytoplankton bepalen zijn chemische en fysische van groot belang. Door de homogeniteit van het milieu werken ze in op alle organismen, maar door de grote complexiteit van het systeem is hun invloed nog slecht kwantitatief vast te stellen.

Tussen de verschillende componenten van het systeem zijn velerlei reacties mogelijk. De uiteindelijke samenstelling is dan ook het gevolg van allerlei optredende evenwichten.

Tabel 1. Chemische bestanddelen van de meest voorkomende natuurlijke wateren.

'Major elements' gemeten in meq/l		'Minor elements' gemeten in mg/l	Sporenelementen gemeten in $\mu\text{g/l}$ + organische stoffen
Ca ⁺⁺	HCO ₃ ⁻	N	Fe, Co, Cu, Mo, Mn, B, Zn, enz.
Mg ⁺⁺	SO ₄ ⁼	P	
Na ⁺	Cl ⁻	Si	vitaminen
K ⁺	F ⁻		
(NH ₄ ⁺)			humusverbindingen
(Fe)			
(H ⁺)			rem- en groeistoffen (?), metabo- lieten, enz.
∞ 0,1 - 10 meq/l		∞ 0,1 - 10 mg/l	

De chemische componenten zijn naar de hoeveelheden waarmee ze in het water voorkomen in drie groepen te verdelen: de 'major elements', de 'minor elements' en de sporenelementen plus vitamines e.d. (Tabel 1)³. De 'major elements' bepalen in principe welk plankton in een bepaald water voorkomt, de 'minor elements', veelal de beperkende factoren, bepalen in principe hoeveel van deze algen aanwezig kan zijn.

Provasoli et al. (1954) vonden dat *Synura* beter groeide in water met een hoge verhouding tussen monovalente en divalente ionen, bij een lage concentratie aan opgeloste stoffen (in hetzelfde genus komen ook soorten voor die het omgekeerde doen). Verder groeide *Fragilaria capucina* beter als calcium domineerde over magnesium, bij een lage verhouding tussen mono- en divalente ionen.

De 'major elements' zijn aan elkaar gekoppeld, b.v. door het oplosbaarheidsprodukt van het calciumcarbonaat. Toevoeging van kalk aan het water kan dan ook het gehalte aan carbonaat en bicarbonaat verlagen, en het voorstel om in bepaalde gevallen kalk aan rioolwater toe te voegen alvorens het in oppervlaktewateren te lozen, moet dan ook met grote voorzichtigheid bekeken worden. Verder zijn koppelingen mogelijk tussen calcium en fosfaten, en tussen ijzer enerzijds en sulfa-

³ De termen 'major elements' en 'minor elements' hebben uitsluitend betrekking op de hoeveelheden waarmee de elementen voorkomen. Een bruikbare Nederlandse vertaling schijnt nog niet te bestaan.

ten, fosfaten en silicaten anderzijds. Van de processen waarin ijzer betrokken is speelt een groot gedeelte zich af in zowel aerobe als anaerobe modder. In ondiepe plassen, zoals die in ons land regel zijn, draagt de modder veel bij tot het constant houden van de chemische samenstelling (Golterman, 1967).

Door zulke reacties en evenwichten wordt het hiervoor gegeven simpele beeld dat de 'major elements' de kwaliteit en de 'minor elements' de hoeveelheid van een algenopbloei bepalen wel verstoord; de werkelijke situatie is veel ingewikkelder.

Ook het F-ion kan in natuurlijk water voorkomen en een concentratie van 60 mg/l bereiken. Zulk water is uiteraard ongeschikt als drinkwater. In de harde wateren van ons land kan deze concentratie theoretisch nooit hoger worden dan ongeveer 2 mg/l door het oplosbaarheidsprodukt van calciumfluoride en het hoge calciumgehalte; in werkelijkheid ligt ze hier zelden boven 0,1 mg/l, maar in Canada drinken 7 miljoen mensen natuurlijk water met meer dan 0,7 mg fluoride per liter. Het is niet onwaarschijnlijk, dat we van onze natuurlijke fluoridebron zijn beroofd doordat het F-ion (bestanddeel van vele alkalische rotsen en van vulkanische as) al in vroegere geologische perioden is uitgeloozd door het hoge bicarbonaatgehalte van ons water.

In dit verband is het merkwaardig te zien, hoe gemakkelijk we insecticiden in het water gooien, maar hoe lang wij aarzelen als het er om gaat een mankement in ons eigen natuurlijke milieu te herstellen. Deze aarzeling kan nooit het gevolg zijn van de chemische nonsens die we wel horen, zoals 'agressiviteit van fluor', het 'verschil tussen het natuurlijke en het te gebruiken fluoride' en de 'giftigheid voor enzymen'. Evenmin kan de aarzeling veroorzaakt zijn door onvoldoend statistisch onderzoek, daar dit aantoonst dat de caries door fluoride-toevoeging vermindert.

Met behulp van het zonlicht en de chemische omgeving kunnen algen organische verbindingen vormen; men spreekt hier van de primaire produktie. De hoeveelheid licht die daarvoor beschikbaar is hangt af van de diepte tot waar het licht door kan dringen, dus van de helderheid van het water. Wat daarvan gebruikt kan worden is bepaald door de beschikbare hoeveelheden nutriënten, vooral de stikstofverbindingen, de fosfaten en de silicaten. Zo heeft Lund (1949, 1950) geconstateerd, dat het aantal cellen van *Asterionella formosa* (een diatomee)

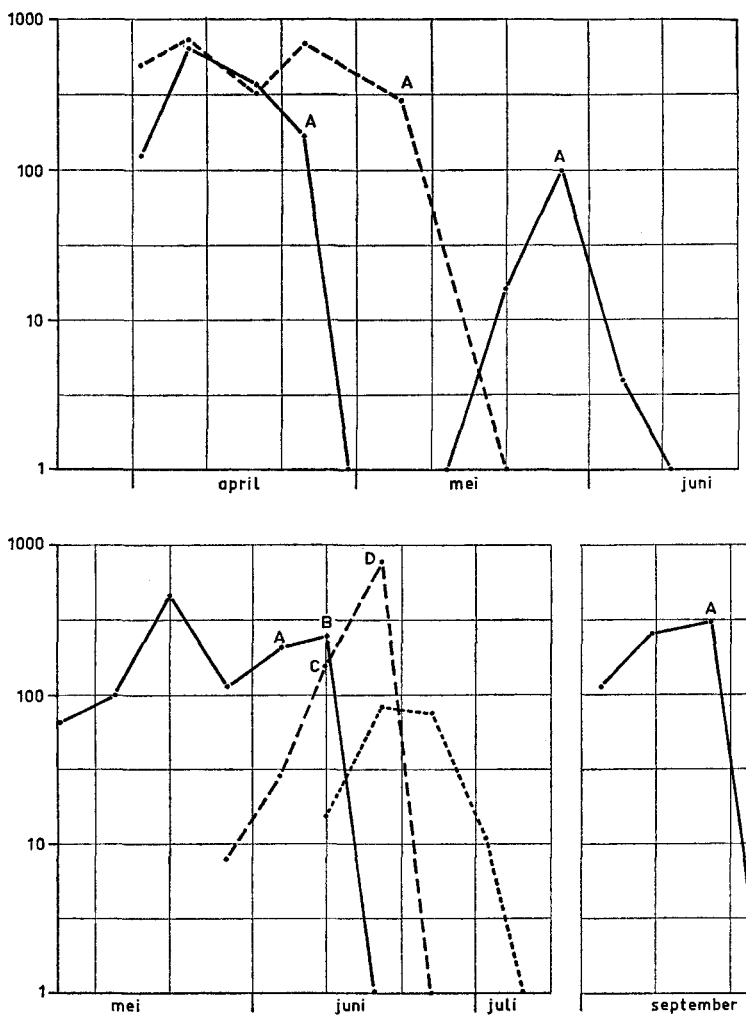


Fig. 5. Afname van algenpopulaties door 'grazing' van Protozoa in 1963 in Esthwaite Water (boven) en Windermere (beneden). Gemellicystis imperfecta: getrokken lijn rechts boven en links beneden.

A: Data waarop Protozoa voor het eerst gezien werd.

B: 98%; C < 1% en D 88% van de algenkolonies bevatten Protozoa.

(Voor andere algen zie Canter and Lund, 1968).

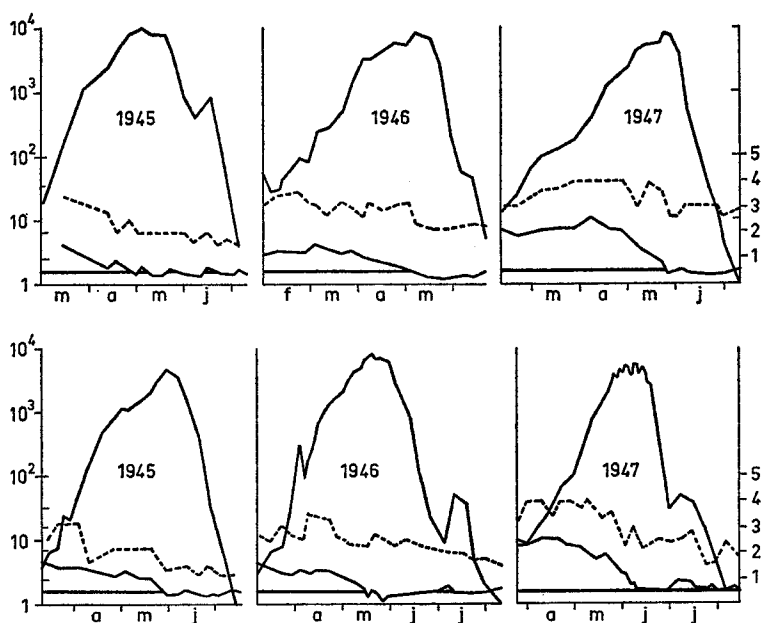


Fig. 4. Veranderingen van het aantal *Asterionella formosa* cellen (getrokken lijn) en het silicaatgehalte (onderste getrokken lijn) in Windermere in de jaren 1945, 1946, 1947 (naar Lund, 1950). Stippellijn is het nitraatgehalte.

in Windermere in het voorjaar volledig bepaald wordt door de concentratie van het silicaat in de winter, en dus door de hoeveelheid regenwater waarmee het silicaat uit het omringende land wordt aangevoerd (Fig. 4). Wanneer deze alg het silicaat volledig heeft verbruikt, sterft ze af (mede door de sterk toenemende hoeveelheid licht die schadelijk werkt).

Periodiciteit hangt niet alleen van chemische en fysische factoren af, want gelijktijdig met de opbloei van *Asterionella* vertoonde in hetzelfde meer ook *Gemelliscystis* een periodiciteit bepaald door predatie van de protozoa *Pseudospora* (Fig. 5). Het viel op, dat de alg volledig verdween en niet ging oscilleren met het aantal predatoren. De reden hiervoor is niet duidelijk, maar kan weer samenhangen met de chemische en fysische factoren.

Lund toonde aan, dat het aantal *Asterionella*-cellen (N) vrijwel exponentieel toenam met de tijd (t) volgens de formule

$$N_t = N_0 e^{\beta t} \quad \text{of} \quad \frac{dN}{dt} = \beta N \quad (1)$$

Het is niet onwaarschijnlijk dat in Windermere de groeisnelheid (β) bepaald wordt door de fosfaatconcentratie⁴ terwijl het uiteindelijke niveau door het silicaatgehalte wordt bepaald.

Het verband tussen groeisnelheid (β) en fosfaatconcentratie is

$$\beta = \beta_{\max} \frac{C_{\text{PO}_4}}{C + C_{\text{PO}_4}} \quad (2)$$

waarin C_{PO_4} de fosfaatconcentratie is en C een constante gelijk aan de fosfaatconcentratie bij de halve groeisnelheid (Fogg, 1956). De niveau beperkende factor kan in (1) verwerkt worden door de waarde K in te voeren, die gelijk is aan de maximale waarde die N kan bereiken, in dit geval dus eigenlijk de silicium-concentratie. Dan is

$$\frac{dN}{dt} = \beta \frac{K - N}{K} \cdot N \quad (3)$$

(1) + (2) + (3) levert het volgende schema:

$$\begin{array}{c}
 \frac{dN}{dt} = \beta \cdot N \\
 \downarrow \\
 \begin{array}{ccccc}
 \text{groeisnelheid} & \boxed{\text{beperkende factor} & & \text{niveau}} & \text{beperkende factor} \\
 \frac{dN}{dt} = \beta_{\max} \frac{C_{\text{PO}_4}}{C + C_{\text{PO}_4}} \cdot N & & & & \frac{dN}{dt} = \frac{K - N}{K} \cdot N \\
 \downarrow & & & & \\
 \frac{dN}{dt} = \beta_{\max} \frac{C_{\text{PO}_4}}{C + C_{\text{PO}_4}} \cdot \frac{K - N}{K} \cdot N & & & & (4a)
 \end{array}
 \end{array}$$

$$\text{of} \quad \frac{dN}{dt} = \beta \cdot E \cdot N \quad (\text{Margalef, 1968}) \quad (4b)$$

In (4a) herkent men de formule van Pearl, nu echter uitgebreid met een omgevingsfactor, namelijk het P-gehalte, dat ook tijdens de groei afneemt (zie ook Klomp, 1967).

In tegenstelling tot de door Klomp besproken modellen is hier de

⁴ Deze concentratie overschreed onlangs voor het eerst de 10 mg per m³, hetgeen een welhaast nationale opschudding verwekte. In Nederland maken we ons nog niet druk als we boven de 200 mg komen.

waarde van K al vóór de groei te schatten, daar ze bepaald wordt door het silicaatgehalte. Verder dient nagegaan te worden, of de waarden van de constanten verkregen uit één plas ook gebruikt kunnen worden voor het oecologisch beheer van andere plassen.

De instabiliteit veroorzaakt door de periodiciteit wordt in het aquatisch ecosysteem gecompenseerd door een ingebouwde stabilizerende faktor: de groeifactor β , en de waarde van $(K-N)/K$, hebben voor verschillende organismen uiteenlopende waarden, zodat het ene organisme de plaats van het andere in kan nemen. Men kan ook zeggen, dat competitie de balans in het aquatisch systeem handhaaft.

Competitie kan (Gause, 1935) mathematisch worden uitgedrukt in

$$\frac{dN_1}{dt} = \beta_1 N_1 \frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \quad \frac{dN_2}{dt} = \beta_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \gamma N_1}{K_2} \quad (5)$$

waarin α en γ de 'inhibition rate factors' zijn.

Met behulp hiervan is af te leiden, dat selectieve predatie de uitkomst van een competitie kan omdraaien (zie b.v. Slobodkin, 1961, fig. 8-1). Dit is van groot praktisch belang, gezien de gevoeligheid van dierlijke organismen voor bepaalde vergiften, zoals de zware metalen die in Nederlandse wateren overal gemakkelijk kunnen worden aangetoond omdat ze veelal niet door waterzuiveringsinstallaties worden tegengehouden. Het verdwijnen van bepaalde zoöplanktonorganismen door vergiftiging kan dus een grote invloed hebben op de samenstelling van het fytoplankton, hoewel het fytoplankton zelf voor het vergif niet gevoelig hoeft te zijn.

Competitie is voor algen, bij voorbeeld in continue cultures, vrij eenvoudig te meten (zie de inleiding van Quispel). Het normale verloop ervan wordt door de mens in de natuur echter gemakkelijk verstoord. Het gevolg is dikwijls, dat één soort de overhand krijgt en onbelemmerd groeit, totdat zich de situatie voordoet, zoals die in 1967 door Van Dobben is geschetst, waarbij het plantendek zich door ruimtegebrek niet meer verder kan ontwikkelen. Zo kan door overbemesting met fosfaten de algenpopulatie in onze wateren zo dik worden, dat door zelfschaduweffecten de populatie niet meer kan toenemen. De beperking van de algengroei door nutriënten wordt dan vervangen door een lichtbeperking. Het mechanisme van dit eutrofiëringsverschijnsel is door mij in de tijdschriften 'H₂O' en 'De Ingenieur' beschreven, met behulp van een door Talling (1957) opgesteld mathematisch model.

De eutrofiëring van de Nederlandse ondiepe, en toch al voedselrijke wateren verloopt anders dan in diepe meren. Het toegevoerde fosfaat wordt namelijk in de modder opgeslagen en is daar voor de algen beschikbaar, gedeeltelijk direct, gedeeltelijk na verloop van tijd. De fosfaatconcentratie in het water blijft daarbij relatief laag, zodat het lang kan duren voor de algen een spectaculaire plaag vormen. Is zo'n plaag eenmaal opgetreden dan zal echter, door de bufferende werking van de modder, ook een eventuele verbetering uitblijven nadat de toevoer is gestopt, vooral bij een negatieve waterbalans of bij een geringe doorstroming. Dezelfde bufferende werking dreigt de werkelijke situatie met betrekking tot de zware metalen te verdoezelen: het is te verwachten, dat de gebufferde voorraad nog zijn schadelijke invloed zal doen gevoelen, lang nadat de toevoer ook daarvan is gestopt.

In het water zijn het meestal populaties van blauwwieren die door de toenemende eutrofiëring gaan overheersen. Het is een fysiologisch interessante vraag, waarom juist deze organismen dat doen. Naast hun vermogen stikstof uit de lucht te binden kunnen hierbij de volgende omstandigheden een rol spelen.

1 Van enkele soorten is bekend, dat ze hun maximale groeisnelheid al bereiken bij 1000 lux, wat mogelijk gekoppeld is aan, of veroorzaakt wordt door hun gemengd autotroof-heterotrofe stofwisseling. De gedachte dit te verbinden aan het feit, dat chlorofyl in deze organismen niet in chloroplasten ligt opgeslagen maar 'vrij' in het celvocht voorkomt, hetgeen (evenals hun onzichtbare celkern) deze organismen dicht bij de heterotrofe bacteriën plaatst, is misschien te speculatief. Het feit, dat blauwwieren organische stof voor hun groei kunnen gebruiken, maakt de lozing van gezuiverd rioolwater, dat toch altijd veel organische stof bevat, een nog hachelijker zaak.

2 De afscheiding van toxinen door de blauwwieren zou kunnen veroorzaken, dat in de strijd om het bestaan andere algen verdrongen worden. Zoals Lund echter al heeft gezegd, is het even eenvoudig over toxinenafscheiding te praten als het moeilijk is om het te bewijzen. Zo deelde Van der Schaaf mij mee, dat de giftigheid van een anaërobe stervende massa blauwwieren veroorzaakt zou kunnen worden door de daarin groeiende *Clostridium botulinum*.

3 Het toeschrijven van de opbloei van blauwwieren aan de vaak

daarmee samenhangende lage concentraties fosfaat is vergelijkbaar met het correleren van de Amsterdamse bevolking met het aantal boterhammen dat in de hongerwinter op straat te vinden was.

4 Het lot van de algen is hard: ze staan voor de keuze om dood te gaan of opgegeten te worden; dit laatste heet dan een voedselketen. Het schijnt dat blauwwieren zich ook hiertegen gewapend hebben. Zo komt in Lake George met een massale opbloei van de blauwwier *Microcystis* geen zoöplankton voor dat zich hiermee kan voeden. Ook de alles etende *Tilapia* weet er kennelijk niet veel raad mee.

Het zou overigens de moeite lonen, het gedrag van *Microcystis* eens nader te bestuderen, want ze bleek na het passeren van het maagdarmkanaal van *Tilapia* nog kweekbaar te zijn. Ook een ander belangrijk blauwwier, een *Anabaena* sp., blijkt als voedsel door *Daphnia* geweid te worden.

Met zulke verschijnselen dient in verder onderzoek ernstig rekening te worden gehouden: de opbloei van één organisme verstoort de stabiliteit. Een wijziging van het milieu die ongunstig is voor dit ene organisme leidt dan tot het afsterven van dit organisme en dus van de hele populatie, met desastreuze gevolgen.

De consumptie van algen door zoöplankton is een terugkoppelingsproces, zoals iedere relatie tussen prooi en roofdier en tevens een proces waarbij gebonden energie vrij komt. De groei van het zoöplankton ten koste van het fytoplankton is dus energetisch bepaald, d.w.z. door het aantal calorieën per m² per tijdseenheid dat nodig is om de consument in staat te stellen zijn levenscyclus te doorlopen en zijn voortplantingsfuncties te verrichten. Het enorme aantal variaties dat de natuur zich hierbij in het water heeft veroorloofd, maakt een kwantitatieve benadering van deze processen praktisch onmogelijk. De primaire producenten konden in het voorgaande als groep behandeld worden daar het metabolisch patroon van de fotosynthese voor alle soorten hetzelfde is.

Bij de studie van het zoöplankton dienen echter nog enkele vereenvoudigingen te worden aangebracht. Zo heeft Nauwerck (1963) in zijn energie-studies over *Eudiaptomus* het andere zoöplankton moeten verwijderen door filtreren, waardoor ook het grotere fytoplankton werd weggenomen, wat weer van invloed was op de filtreersnelheid van *Eudiaptomus*. Dit kan invloed hebben gehad op het predatie-patroon

van de overgebleven organismen. Het gebruik van gelabelde verbindingen en gelabelde gekweekte algen kan het werk over de energie-overdracht onder natuurlijke omstandigheden in nieuwe banen leiden.

Ook Edmonson (1965) heeft zich bezig gehouden met voedselrelaties van het zoöplankton, en wel met enkele Rotatoria. Door analyse van de regressie van het aantal Rotatoria op de aantallen andere fytoplankton-organismen vond hij dat in Windermere *Keratella cochlearis* en *Kellicottia longispina* zich voeden met kleinere flagellaten, terwijl het voorkomen van *Polyarthra vulgaris* juist niet gecorreleerd was met dat van deze kleine organismen doch met het optreden van de veel grotere *Cryptomonas*. Er was een duidelijk negatieve correlatie met het groenwier *Chlorella*. Energetische beschouwingen uitgaande van een niet-selectieve voedselopname zijn dan ook voorlopig nog zeer globaal.

Het voedselketen-onderzoek vertoont ook een biochemisch aspect. Voor *Calanus* (een der mariene Copepoda) werd door Corner en zijn medewerkers Cowey en Marshall een zeer fraai laboratorium-experiment verricht onder zo natuurlijk mogelijke omstandigheden, namelijk in een doorstroom-cultuur. Zij vonden bij *Calanus* een preferentie voor sommige delen van het aangeboden voedsel, en voor dubbelcellen van diatomeeën die als voedsel werden gebruikt. Verder stelden ze de energie- en stikstofbalans voor *Calanus* op, waarbij opviel dat de snelheid van de 'turnover' voor de stikstof veel groter was dan die voor de koolstof, dus voor de energie-balans. Een overeenkomstig verschil werd door ons in het Tjeukemeer voor *Chironomus*-larven gevonden.

Het onderzoek naar de voedselketen wordt door deze grote divergentie aanzienlijk bemoeilijkt. Die keten is echter voor een optimale bevissing van enorm belang, vooral als het gaat om gevallen als de grote stuwmeren van Afrika die, mits wetenschappelijk bevestigd, een grote bijdrage kunnen leveren aan de opheffing van het tekort aan eiwit bij de omringende bevolking.

Om bij voedselketen-onderzoek iets te kunnen bereiken, is meer kennis nodig over de efficiëntie van energie-transport van het ene trofie-niveau naar het volgende en speciaal over de factoren, die deze efficiëntie bepalen. De oecologische efficiëntie wordt gedefinieerd als het aantal calorieën door een bepaald organisme (of trofie-niveau) als voedsel geleverd, gedeeld door het aantal calorieën door dat organisme geconsumeerd. Veelal wordt deze op omstreeks 10% gesteld, wat

in het laboratorium inderdaad vaak gevonden wordt, al meet men dan echter meer de voedsel-efficiëntie, d.w.z. het aantal calorieën geproduceerd in een bepaald organisme. De ecologische efficiëntie verschilt hiervan, doordat de organismen worden verbruikt (geconsumeerd). Een hoger verbruik resulteert in een hogere efficiëntie, totdat uiteraard de populatiedichtheid afneemt. Een veel hogere waarde dan 10%, namelijk 20-25%, werd door McAllister in de oceaan gemeten. Hij vond een primaire produktie van 48 g per m² per jaar aan koolstof, hetgeen hij vermeerderde met 25% als correctie voor de invloed van 'grazing', hetgeen dus een produktie van ongeveer 60 g per m² per jaar oplevert. De secundaire produktie schatte hij op 13 g per m² per jaar. De invloed van verschillende 'grazing'-schema's werd door hem berekend.

Dergelijke efficiënties kunnen alleen bereikt worden door een optimale consumptie (verwijdering) van het betrokken organisme, dus (zeer indirect) door een verantwoorde bevissing.

Het is de grote verdienste van het 'International Biological Programme', dat men zich gerealiseerd heeft, dat deze studies in verschillende klimaatzones moeten worden verricht, en dat dit uitsluitend in teamwork kan geschieden.

De hoge snelheid bij de turnover van de stikstof van het zoöplankton wordt enerzijds bepaald door de turnover-tijd van het eiwit, anderzijds ook door het relatief grote gedeelte van het voedsel dat nodig is voor de levering van energie. Daar de energiebehoefte van het zoöplankton wordt gedekt door de primaire producenten met een hoog eiwit- en een laag suiker- en vetgehalte, wordt een groot deel van de mineralen niet geconsumeerd, doch uitsluitend gemineraliseerd, wat betekent dat ze als stikstofzouten en fosfaten weer in het systeem terugkeren. Daar, zoals gezegd, de primaire produktie juist door deze nutriënten beperkt is, wordt terugkoppeling van het aantal primaire producenten door de primaire consumenten op zijn beurt geremd, wat leidt tot een positief effect op de groei van de algen. Door de beslotenheid van het aquatisch ecosysteem levert dit aan de prooi-roofdierrelatie een extra facet, dat kwantitatief van groot belang kan zijn. Zo is door Ketchum (1962) een situatie beschreven, waarin per dag ongeveer 50% van de stikstof voor de primaire producenten door het zoöplankton wordt uitgescheiden.

Zodoende ontstaat in het water een homeostatisch systeem, dat een mits niet te grote druk van buitenaf, b.v. door toevoeging van nutriën-

ten, kan opvangen door meer energie te gebruiken voor de groei van organismen, waardoor de concentratie aan nutriënten daalt en dus de druk van buitenaf geringer wordt. Eigenlijk is dit het aloude principe van Van 't Hoff-Le Chetallier: iedere actie geeft een reactie die de actie tracht tegen te werken. Uiteraard leidt ook dit tot een grote stabiliteit, totdat de nutriënten niet meer beperkend zijn. Dit is in de meeste Nederlandse plassen nu wel het geval.

Het systeem wordt nog belangwekkender als in het water een derde organisme toegelaten wordt dat zich voedt ten koste van het tweede. Dit komt in de natuur inderdaad voor, en voedselketens in het water kunnen vaak zelfs vijf schakels vertonen, waarbij de laatste dan wel eens het meest spectaculair kan zijn, b.v. bij kannibalisme van vis ten detrimente van zijn eigen jongen. Het is mogelijk, zo'n systeem (behalve misschien het kannibalisme) in mathematische modellen te beschrijven. Een dergelijk, volledig theoretisch voorbeeld geeft Tabel 2, waarin echter de positieve terugkoppeling via het milieu nog niet verdisconteerd is. Hierin zou men de term $dE/dt = K N_1 N_2$ de stabiliteitsterm van een plas kunnen noemen.

Margalef geeft voor het begrip stabiliteit twee definities. De eerste berust op het constant blijven van het aantal organismen (beter gezegd: van de biomassa), de tweede geeft aan dat het systeem chemisch een stootje op kan vangen. De stabiliteitsterm laat zien, dat beide concepten eigenlijk betrekking hebben op hetzelfde mechanisme.

Taub (1969) heeft het probleem benaderd in een modelexperiment met *Chlamydomonas* als primaire producent, *Tetrahymena* als primaire consument en de bacteriën *Pseudomonas fluorescens*, *Cytophaga hutchinsonii* en *Aerobacter aerogenes* voor de mineralisatie. Hoewel dit systeem nog niet selfsupporting bleek te zijn, kunnen toch binnen-

Tabel 2. Model van voedselketens in water (naar Margalef, 1968).

	E	N_1	N_2	N_3
dE/dt		$-a E N_1$	$-b E N_2$	
dN_1/dt	$+e E N_1$	$-f N_1^2$	$-g N_1 N_2$	$-h N_1 N_3$
dN_2/dt		$i N_1 N_2$	$-j N_2^2$	$-k N_2 N_3$
dN_3/dt		$l N_1 N_3$	$-m N_2 N_3$	$-n N_3^2$

In deze tabel moet dE/dt worden uitgebreid met $dE/dt = +K N_1 N_2$ met het oog op de produktie van nutriënten.

kort van zulke proeven bruikbare quantificeringen worden verwacht. Dergelijke experimenten en mathematische modellen zijn bijzonder nuttig, omdat ze ons kunnen leiden bij verdere systeem-analyses. Maar ik heb, helaas, tot op heden nog nooit een waterbeheerder tot betere gedachten kunnen brengen, omdat de coëfficiënt i misschien wel $7 \times j$ is, terwijl l/m als limiet naar z kan gaan, en zelfs verder als er maar letters voor waren.

Het is nog moeilijk, het quantitative verband te vinden tussen deze coëfficiënten en het door hen beschreven biologisch gebeuren, hetgeen te demonstreren is aan de mortaliteit. Doodgaan, of positiever gesteld overleven, kan theoretisch in natuurlijke populaties op vier manieren gebeuren (Fig. 6).

1 De individuen in een populatie sterven min of meer abrupt af op het moment dat ze een zekere leeftijd hebben bereikt. Dit is zelden het geval, behalve wanneer de mens geregeld dieren boven een bepaalde afmeting (= leeftijd) wegvangt, zoals bij benadering met vissen kan gebeuren. Het is niet eenvoudig, een dergelijke abrupte verandering mathematisch te beschrijven.

2 Per tijdseenheid sterft een konstant aantal individuen af, onafhankelijk van het aantal overlevende. Dit kan gebeuren als de predatiedruk onafhankelijk is van het aantal prooi-organismen, die daartoe in overmaat aanwezig moeten zijn.

3 Telkens sterft een konstant percentage van iedere leeftijd af, wat een exponentiële vermindering geeft.

4 Speciaal jonge stadia sterven, de overlevenden volgen (1) of (3). Dit patroon treedt vooral op waar larven als prooi dienen, zoals in het aquatisch milieu bij vissen en insecten dikwijls voorkomt.

Het sluiten van de Afsluitdijk en de daarop volgende muggenplagen waren een duidelijk voorbeeld van patroon 4. Het aantal larven is veelal juist groot genoeg om onder normale omstandigheden, bij een grote predatiedruk, de soort in stand te houden. Een kleine vermindering in deze druk had bij de IJsselmeermug spectaculaire gevolgen.

Minder bekend is, dat we onbewust ook muggen hebben uitgeroeid door ze in de jonge stadia te treffen. Van Severter (1969) heeft aangetoond, dat *Anopheles maculipennis* ssp. *atroparvus* uit Nederland is verdwenen mede door de hoge concentraties aan insecticiden en detergentia in het water. Toen de larven langer dan 24 uur in water met insecticiden door moesten brengen, bleek de letale concentratie veel lager te zijn dan op grond van het criterium van de World Health Or-

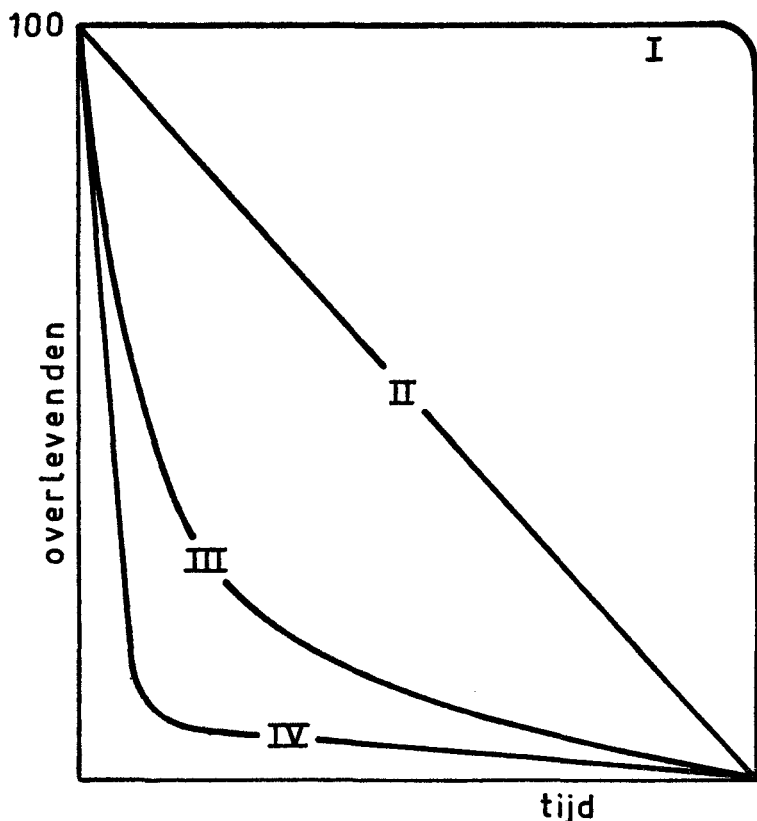


Fig. 6. Vier eenvoudige typen van overlevingscurven (naar Slobodkin, Fig. 4-1).

ganization verwacht werd. Speciaal de eerste larvale stadia zijn zeer gevoelig (Terpstra, intern rapport).

Verskil in gevoeligheid voor vergiften, zoals zware metalen en insecticiden, tussen verschillende stadia van één soort en tussen nauw verwante organismen is zeer algemeen, zodat we onze verwachtingen van een permanente observatie ('biological monitoring') wat betreft de kwaliteit van het water in het aquatische oecosysteem niet te hoog mogen spannen, daar de verscheidenheid in de te meten vergiften te groot is om er een voldoende aantal test-dieren te kiezen.

In de natuur zal door de interactie van natuurlijke mortaliteit en

produktie, en door overgangen van het ene naar het andere mortaliteits-type een gemengd patroon ontstaan, waardoor de bepaling van de coëfficiënten uit Tabel 2 niet eenvoudig zal zijn.

De kans op succes met mathematische modellen is in het aquatische oecosysteem groter dan in het terrestrische, hetgeen o.a. verklaard kan worden door de grotere voortplantings-snelheid in het aquatische systeem. Aquatische populaties hebben hierdoor een grotere kans op homogeniteit. Het duidelijkst wordt dit gedemonstreerd bij het phytoplankton, bijvoorbeeld in het reeds genoemde werk van Lund.

De invloed van het menselijk handelen, speciaal in Nederland

Het voorgaande had tot doel, enkele van de fijnere radertjes van de natuurlijke balans in het water te demonstreren. De vraag is nu, hoe de situatie in Nederland is. Ze kan het best omschreven worden met de tekst van een advertentie van enkele jaren terug: 'Mijn grootvader zei altijd: Gooi er maar stront op'. Helaas is deze raad nog steeds het officiële beleidsstandpunt.

In Nederland produceren we in 1970 ongeveer 30 miljoen inwoner-equivalenten rioolwater, waarvan 4,5 miljoen wordt gezuiverd. Het fosfaat hieruit vloeit terug naar de natuur en levert daar weer evenveel (of nog meer) organisch materiaal op als eerst moeizaam werd afgebroken. De ontstane brij gaan we nu zachtjes verwarmen, want we moeten tegen het einde van deze eeuw ongeveer 100 000 megawatt electriciteit gaan produceren, hetgeen ruwweg $2,4 \times 10^7$ Kcal/sec oplevert, voldoende om 50 m³ water per seconde te destilleren. In deze opgewarmde brij gaan we dan baden, want planologen willen bij ieder water zand opspuiten. En zo zwemmen we dan straks bij Harderwijk in voorgewarmde gier.

Het is nog onbekend, hoe groot de stijging van de temperatuur van het oppervlaktewater zal gaan worden. Men meent, dat het wel mee zal vallen, en niet meer dan 1 à 2°C zal zijn. Er is echter ook al over 6°C gesproken. Het is nuttig ons daarbij te realiseren, dat de Rijn nu al 1°C warmer is dan vroeger, en het Eriemeer, dat honderdmaal zoveel water bevat als heel Nederland, nu al 2°C. Enkele optimisten hebben zich al verheugd getoond over de mogelijkheid tropische vissen te gaan kweken in opgewarmde meren. De medaille heeft echter ook haar keerzijde: verschillende tropische organismen, en dus ziek-

tes, komen hier niet voor dank zij de lage wintertemperatuur. Als we straks guppie's kunnen gaan kweken in Nederlandse plassen, geldt dat vermoedelijk ook voor bilharziosis. *Schistosoma mansoni*, de verwekker van deze leveraandoening, indertijd door slaven uit Afrika naar Zuid-Amerika verplaatst, komt thans met iedere boot en ieder vliegtuig uit Suriname ons land binnen. *Schistosoma haematobium*, verwekker van blaasaandoeningen, is al in Nederland gekomen via de Marokkaanse gastarbeiders. De vector, een slak, hebben we nog niet, maar met trekvogels of uit laboratoria en aquariumwinkels is de kans op zijn komst in onze straks behaaglijk tropische wateren niet meer uitsluitend theoretisch. We hebben al aan de lamprei kunnen zien, dat kleine verschillen in temperatuur ertoe kunnen leiden, dat sommige organismen bepaalde wateren kunnen bezetten of niet.

Zoals gezegd produceren we in het jaar 2000 voldoende warmte om 50 m³ water per seconde te destilleren. Dat is ongeveer 1½ km³ per jaar. Aangenomen dat onze afvalwater-productie een derde m³ per hoofd per dag bedraagt, en dat onze bevolking straks 15 miljoen zielen omvat, is de rioolwater-productie ook 1½ km³ per jaar. Theoretisch is het dus mogelijk ons afvalwater door afvalwarmte droog te dampen en het destillaat weer als drinkwater te gebruiken. Ik hoor de ingewijden al zeggen, dat dit economisch niet haalbaar is. Uiteraard zullen de electriciteits-producenten het niet kunnen verantwoorden, de electriciteitsprijs iets op te voeren, terwijl in de steden een verhoging van de rioolrechten politiek wel moeilijk zal liggen.

Wat in Nederland duidelijk gemist wordt is een uitvoerend water-orgaan, met eigen financiële middelen en gezag, dat het oppervlaktewater en zijn vier functies centraal bestudeert en beheert en er voor zorgt, dat reeds nu bij de planning van de bouw van kernenergie-centrales e.d. rekening wordt gehouden met de afvalwarmte en wat daarmee gedaan kan en moet worden.

Een dergelijk orgaan zou kunnen voorkomen, wat nu in de Loosdrechtse plassen dreigt te geschieden. De Amsterdamse Waterleiding heeft hier een jaren durende concessie voor drinkwaterwinning. Hier toe is een aparte plas gevormd die als reservoir dient. Het schone kwelwater uit de Betunenpolder, dat weglekt uit het hele Loosdrechtse gebied, wordt nu gereserveerd voor de waterleidingplas, zodat in droge zomers de Loosdrechtse plassen Vechtwater moeten inlaten. Amsterdam schijnt inmiddels een toezegging te hebben voor een grotere concessie. Meer Vechtwater inlaten kan dan niet meer, en men hoort

nu het verheugende bericht, dat het zoveel schonere Amsterdam-Rijnkanaal-water zal worden gebruikt. Of het veel schoner is, is overigens de vraag, want de sluizen tussen de Vecht en het kanaal staan veelal open. Een tienmaal grotere inlaat van water, ook al bevat het maar de halve concentratie aan storende stoffen, leidt uiteindelijk tot een vijfmaal grotere inlaat van vuil. Maar dat wordt niet hardop gezegd.

Het gewenste centrale orgaan zou ook studies kunnen starten over omgekeerde osmose (en andere technieken) voor fosfaatverwijdering uit rioolwater. Daar het mogelijk is, op deze wijze drinkwater te maken uit zeewater, moet het ook mogelijk zijn er rioolwater mee te behandelen, uiteraard na verwijdering van de zwevende bestanddelen door centrifugeren. Fosfaatverwijdering met ijzerzouten wordt in Zwitserland al uitgevoerd, terwijl het hier nog als een academisch probleem wordt bekeken.

Een centraal orgaan zou ook kunnen handelen onder het motto 'voorkomen is beter dan genezen'. Als er geen rioolwater is kan het ook het oppervlaktewater niet besmetten. Voor Mozes was het probleem eenvoudig. De grote moeilijkheden begonnen door de urbanisatie, die tot centrale voorzieningen leidde, zoals de watergespoelde clozetten. Al eerder heb ik (Golterman, 1970) een lans gebroken voor vacuumtoiletten, waarin geen water maar een vacuum als transportmiddel wordt gebezigd. Door de ingewijden wordt dit niet au sérieux genomen; ze weten echter niet, dat dit systeem door Electrolux op de markt gebracht wordt (zie het tijdschrift H_2O , 1970, nr. 3, blz. 18). Door de menging van WC- met keuken- en badwater moet veel meer water gezuiverd worden dan nodig is.

Een centraal gezagsorgaan zou de fosfaten uit de wasmiddelen kunnen weren, zoals ook (na te lange aarzeling) de harde detergentia geweerd zijn. De gang van zaken met deze detergentia is voldoende bekend. Nederland nam geen wettelijke maatregelen omdat men meende, dat de productie van harde wasmiddelen na het verbod in omringende landen wel niet lonend meer zou zijn. Pas toen dat inderdaad het geval bleek, ratificeerde Nederland (op 1 december 1969) het Europees verdrag tegen detergentia. In Duitsland was de ellende echter na 1 oktober 1964 al grotendeels achter de rug. Laten we hopen met de polyfosfaten nu eens voorop te kunnen lopen, want de fosfaat-eutrofiëring wordt een van de meest klemmende problemen.

Tenslotte zou een centraal gezagsorgaan toestanden kunnen voorkomen zoals bij het Veluwerandmeer, waar planologen stranden op-

spuiten in het rioolwater van Harderwijk. Dit orgaan zou ook de betrokken Minister kunnen inlichten over wat er gaande is. Het door de Minister aangekondigde onderzoek is namelijk echt niet nodig, want iedereen die eens bij de randmeren gaat kijken, weet wat er aan de hand is. Harderwijk loost nu nog ongezuiverd en Elburg gezuiverd afvalwater. Dit laatste brengt toch nog zoveel *Escherichia coli* in het meer, dat verdere chlorering noodzakelijk is. Reeds eerder heb ik er op gewezen, dat hiervan weinig resultaat verwacht mag worden. Verder is het bekend, dat ruim een miljoen recreanten ook het hunne achterlaten in het water.

Met kunst- en vliegwerk zal nog wel iets te verbeteren zijn. Van de in het Veluwerandmeer opgedane ervaringen hebben we echter niet veel geleerd, want Amsterdam loost nog 600.000 inwoner-equivalenten ongezuiverd in het toekomstige IJmeer. Als het water daar dan ook weer smerig is geworden, zal de Minister ongetwijfeld wel weer een onderzoek instellen naar de vraag, hoe dat nu gekund heeft.

Nederland heeft weinig water, maar 5 km³. Het Comomeer is met 27 km³ al vijfmaal zo groot, de grote Amerikaanse meren zijn met 25.500 km³ meer dan 5000 maal zo groot. Zou de Oostzee geschikt gemaakt worden als spaarbekken voor zoet water, dan zouden vele problemen zijn opgelost, mits men er zorg voor zou dragen dat ook hier geen vervuiling optreedt. Maar als men eenmaal zover zou komen (wat vooralsnog niet waarschijnlijk lijkt), dan zal men zonder bezwaar bij de enorme kosten nog een kleinigheid op kunnen tellen voor de zuivering van het afvalwater. Voor Nederland zal dit plan overigens niet veel consequenties hebben, zodat het tijd wordt dat we met het kleine beetje water dat ons ter beschikking staat zuinig gaan omspringen, want we combineren hier weinig water met de grootste landelijke bevolkingsdichtheid.

De Rijn levert ons jaarlijks 70 km³ water. Daarvan gaat zoveel naar de zee, dat in droge zomers ternauwernood genoeg voor ons drinkwater overblijft. Nederland wil thans de kwaliteit van het Rijnwater in internationaal verband te lijf. Maar men kan zich afvragen, of we wel recht van spreken hebben als we geen orde op eigen zaken kunnen stellen.

De drinkwatervoorziening voor het jaar 2000 wordt geregeld in thans voorbereide plannen. De Centrale Commissie voor de Drinkwatervoorziening weet, dat regeren vooruitzien is. Weinig heeft men echter de kwaliteit van het water in de hand. De nieuwe wet zal wel iets

remmend werken op de verslechtering, maar verbetering is er voorlopig niet bij. Ook voor de kwaliteit van het water is een plan nodig, op te stellen door een centraal gezagsorgaan, dat in de ene hand de financiën beheert en dat van zijn andere hand een vuist kan maken om daarmee zijn argumenten kracht bij te zetten.

De terrestrische oecosystemen: De genese en de gevolgen van de menselijke technologie

DR. W. H. VAN DOBBEN

Het begrip oecosysteem

Het woord oecosysteem is waarschijnlijk het eerst gebruikt door de engelse vegetatiekundige Tansley (1935). Het raakt de laatste tijd snel ingeburgerd ter vervanging van de term levensgemeenschap. Het geeft aan, (evenals de term biogeocoenose uit de russische literatuur) dat de levensgemeenschap een functioneel geheel vormt met de abiotische elementen van het milieu: de bodem, het water en de atmosfeer.

In de voorgaande bijdragen is reeds uiteengezet, hoe de samenstelling van bodem en atmosfeer in hoge mate zijn beïnvloed door de plantengroei, waarbij het voor een bepaalde vegetatie vereiste substraat in vele gevallen mede door de levensgemeenschap zelf gedurende zijn ontwikkeling wordt gevormd. Toch zijn bij deze wisselwerking de partijen niet geheel gelijkwaardig: afgezien van geologische processen is de levensgemeenschap het actieve element, de bron van nieuwe ontwikkelingen.

Men kan de biosfeer als geheel opvatten als een reusachtig oecosysteem, maar men zal bij onderzoek meestal kleinere, min of meer afgegrensde systemen onderscheiden. Een indeling daarvan volgens een 'oecosystematiek' is nog niet mogelijk. Om praktische redenen kan men, om een bepaald systeem te karakteriseren, het best aansluiten bij de gangbare vegetatie-eenheden, al was het alleen maar omdat er nog geen overzicht bestaat van de hierin voorkomende bodemfauna.

De levensgemeenschappen op het land

Het eerste wat opvalt is de enorme rijkdom aan vormen. Het aantal recente soorten hogere planten ligt in de buurt van 280.000, véél meer dan lagere planten en bacteriën. Het aantal diersoorten loopt in de miljoenen (Grant, 1963). Van de lagere dieren is zeker nog niet de

heeft beschreven: verreweg de grootste groep vormen hier de insecten, met omstreeks 800.000 beschreven soorten.

Het is stellig geen toeval, dat er veel meer diersoorten zijn dan planten; alleen al hun mobiliteit, hun vermogen om verschillende levensstadia of seizoenen in een ander milieu door te brengen, maakt dat voor dieren zeer veel levenswijzen realiseerbaar zijn. Voor hogere planten zijn de mogelijkheden, behalve door hun vaste standplaats, beperkt door de noodzaak om voor hun fotosynthese in het licht te staan.

Van de veelheid van vormen leeft het grootste deel in de terrestri-sche gemeenschappen, die dan ook een verder doorgevoerde differentiatie in habitat vertonen dan het aquatisch milieu, al was het slechts wegens de grote variatie in vochtigheid.

Ook in een kleine, begrensde levensgemeenschap kan de rijkdom aan soorten opmerkelijk zijn: in een Zwitsers beukenbos werden er meer dan 10.000 geteld, waaraan ook alweer de dieren de grootste bijdrage leverden. In ons klimaatsgebied levert alleen de strooisellaag van een bos al gauw een 250 soorten insecten op.

Deze aantallen maken iedere kwantitatieve analyse van de dynamiek van een totale gemeenschap illusoir; niet, omdat de computers te klein zijn, maar bij gebrek aan relevante basisgegevens.

Dit betekent niet, dat geen enkel deelprobleem kan worden gekwantificeerd en ook niet, dat iedere weg naar dieper inzicht is geblokkeerd. Op grond van ervaring zijn bepaalde generalisaties mogelijk, waarop voorspellingen kunnen worden gebaseerd met betrekking tot de gevolgen van bepaalde ingrepen, en aanwijzingen kunnen worden gegeven voor het beheer van levensgemeenschappen.

De levensgemeenschappen zijn, evenals de deelnemende soorten, kennelijk het resultaat van een lange ontwikkelingsgeschiedenis. Bij de soorten wordt volgens de evolutieleer de richting van zulk een ontwikkeling bepaald door selectiedruk. Hieruit volgt, dat deze druk moet hebben gewerkt ten gunste van veelvormigheid. Dit is trouwens plausibel, want de basis van veelvormigheid is specialisatie, aanpassing aan een bepaalde levenswijze.

Specialisatie

Specialisatie berust op door aanpassing verkregen eigenschappen die een soort in staat stellen, bepaalde levensmogelijkheden in een gege-

ven biotoop te benutten. Verwante levensmogelijkheden in verschillende levensgemeenschappen worden samengevat in het wat vage begrip 'oecologische nis' (Gause, 1934). Een bezwaar tegen dit begrip is ook, dat het geen nuancering toelaat. Het biedt geen mogelijkheid, de mate van specialisatie te geven, b.v. in verband met het begrip oecologische spreiding of amplitude.

Bij de lange nek van een giraffe of de graafpoten van een mol is de betekenis van de aanpassing evident. Ook planten laten in hun bouw veel aanpassingen zien.

Bij een pionier-vegetatie zijn de aanpassingen uitsluitend gericht op het abiotische milieu, zoals dit kan ontstaan op droogvallend, zoet en voedselrijk slib in een nieuwe Flevo-polder of op een stuivend buitenduin. Hier is een exclusief specialisme vereist; een plantesoort die in beide milieus kan groeien bestaat niet.

Op het slib van de Flevo-polders is een interessante pionier de moerasandijvie (*Senecio congestus*). Zijn biotoop is schaars en efemeer, want er ontstaat snel rietland (Bakker, 1960). De plant is één- of tweejarig, het zaad wordt door de wind verspreid. De kans op vestiging is klein, zodat er snel zoveel mogelijk zaad moet worden gevormd. De grote groeisnelheid dankt de soort aan het feit, dat een hoog percentage van de gevormde organische stof wordt omgezet in dun en breed blad dat veel licht opvangt. Het voedselrijke milieu laat een beperkt wortelstelsel toe (Van Dobben, 1967).

Aan het zeestrand kan een plant zich geen dun en teer blad permitteren. Het stuivende zand is hard en scherp; het schaars begroeide, licht gekleurde buitenduin is gekenmerkt door een hoog stralingsniveau en sterke advectieve warmtetoevoer. De meest karakteristieke soort, de helm (*Ammophila arenaria*) heeft hard, smal blad, dat vochtverlies kan voorkomen door zich op te rollen. Ook is het wortelstelsel relatief groot en de lange wortelstokken stellen de plant in staat om na overstuiving weer boven het zand uit te groeien. In de stuifzone ontmoet de helm weinig concurrentie, maar zodra de zandaanvoer stagneert, gaat ze een kwijnend bestaan leiden.

Zoals al opgemerkt, zijn de specialisaties van pioniersoorten vóór alles op het substraat gericht. Maar wanneer we gesloten, stabiele vegetaties bekijken, dan treft ons een scala van specialismen, niet alleen gericht op het (door levensgemeenschap getransformeerde) substraat, maar vooral op de andere deelnemende soorten.

We zien daar houtige gewassen, die door de vorming van veel

steunweefsel een langzame jeugdgroei en daardoor zeer geringe vestigingskansen hebben. Lukt de vestiging, dan nemen ze dank zij dit steunweefsel, een dominante positie in ten opzichte van de kruiden, zodanig dat b.v. in een gesloten tropisch regenbos geen kruiden meer voorkomen. Waar kruiden zich in andere bosformaties toch kunnen handhaven danken zij dit aan de specialismen die schaduwplanten kenmerken, zoals een beperking van hun groei tot het seizoen waarin de loofbomen kaal zijn (bosanemonen) of een laag niveau van respiratie en strekkingsgroei (mossen). In het bos vinden we klimplanten en epifyten; er komen veel symbiosen voor van hogere planten met fungi

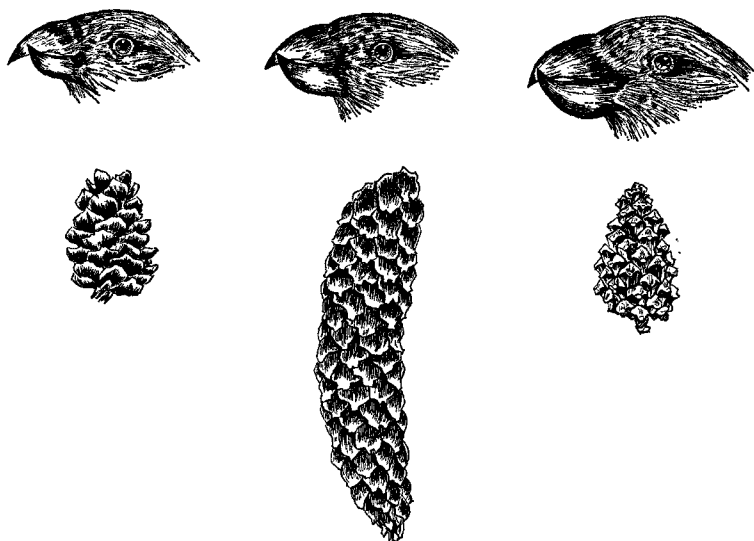


Fig. 1. Van links naar rechts:

Witbandkruisbek (*Loxia leucoptera*) met larix-kegel

Kruisbek (*Loxia curvirostra*) met sparrekegel

Grote kruisbek (*Loxia pityopsittacus*) met dennekegel

De snavel van de kruisbek is aangepast aan het forceren van coniferenkegels, waarvan het zaad hun belangrijkste voedsel vormt.

In de bovenvermelde volgorde hebben kruisbeksoorten een zwaardere snavel en de coniferenkegels stijvere schubben.

Hoewel kruisbekken alle coniferenkegels bezoeken, zijn er indicaties van een voorkeur als hier aangeduid. Dit komt redelijk goed overeen met de verspreidingsgebieden (zie Fig. 2, 3 en 4).

De grote kruisbek broedt slechts in een heel beperkt gebied binnen het zeer uitgebreide areaal van de grove den (*Pinus sylvestris*).

en bacteriën en speciale relaties tot diersoorten.

Ook bij de dieren is de exclusiviteit van het specialisme duidelijk. Het is niet mogelijk, een gebit en maagdarmsstelsel te bezitten dat zowel optimaal is voor een roofdier als voor een planteneter. Figuur 1 geeft een typisch voorbeeld van specialisme bij vogels: de kruisbekken hebben hun coniferen nodig en zullen eventueel met deze uitsterven. Maar coniferen zijn veel ouder dan de kruisbekken en het is zeer de vraag, of hier de afhankelijkheid wederkerig is, hoewel de activiteit

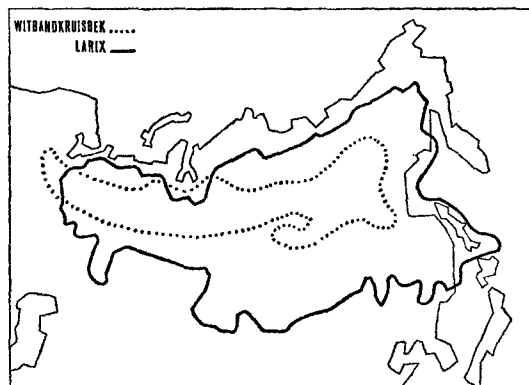


Fig. 2. Broedgebied van de witbandkruisbek (*Loxia leucoptera*) en het areaal van *Larix sibirica* in Eurazië.

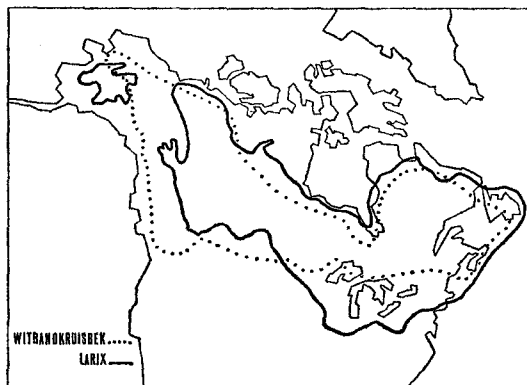


Fig. 3. Broedgebied van de witbandkruisbek (*Loxia leucoptera*) en het areaal van *Larix laricina* in N-Amerika.

van de kruisbekken het losraken van de gevleugelde zaden uit de kegels wel zal bevorderen. Bij Vlaamse gaai en eik is de wederkerige afhankelijkheid duidelijker (Fig. 5).

Er zijn echter voorbeelden genoeg van wederkerige afhankelijkheid en het ligt voor de hand, deze te zien als het resultaat van een recipro-

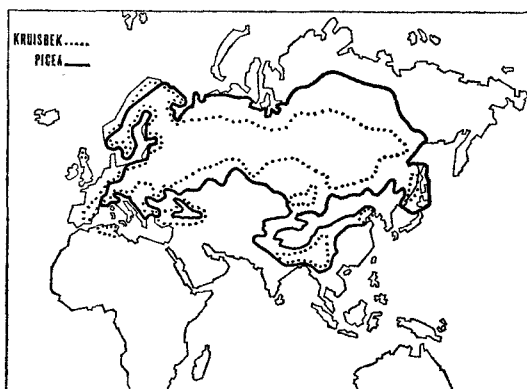


Fig. 4. Broedgebied van de kruisbek (*Loxia curvirostra*) en het areaal van het geslacht *Picea*.

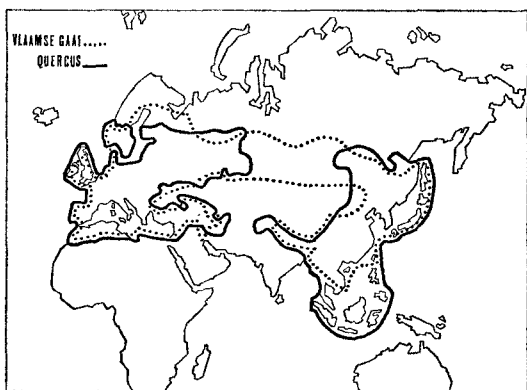


Fig. 5. Broedgebied van de Vlaamse gaai (*Garrulus glandarius*) en het areaal van het geslacht *Quercus* (eik) in Eurazië. De gaaiënpopulaties die buiten het eiken-areaal broeden (N-Europa, Centraal-Azië) overwinteren vermoedelijk binnen dit areaal. Voor de Vlaamse gaai is de eikel het belangrijkste voedsel, speciaal in het winterseizoen. De vogels leggen kleine voorraden aan o.a. in de grond en dragen zo bij tot de verspreiding van de eik.

ke selectie en aanpassing. De onderlinge relaties tussen *Ficus*-soorten, vijgewespen en hun voedselparasieten, zoals Van der Vecht (1960) en Wiebes (1970) ze beschrijven, geven duidelijk aanwijzingen in die richting.

Van der Vecht (1969) merkt later op, dat het ontstaan van deze vele soorten met hun gecompliceerde specifieke betrekkingen slechts kan worden verklaard uit (zoals hij het formuleert) selectiedruk en selectieve voordelen. De gedachte dringt zich op, dat de specialisatie als zodanig in de organische wereld een bijzondere 'survival value' heeft. Hier ligt de grondslag voor de enorme differentiatie in de natuur.

De oude oecosystemen in de humiede tropen zijn gekenmerkt door een enorme rijkdom aan boomsoorten met als keerzijde een laag aantal individuen per soort. De onderlinge betrekkingen tussen de soorten, en hun betrekkingen met de bijbehorende fauna, zijn hier gekenmerkt door vele specialisaties op het gebied van concurrentie, symbiose, bloembestuiving en zaadverspreiding. Hiervan heeft Van der Pijl (1969) onlangs nog een suggestief beeld gegeven. De betrekkingen tussen de dieren bieden een even grote verscheidenheid op het gebied van predatie, parasitisme en mimicry (Van der Vecht, 1960, 1969).

Het is plausibel, dat de differentiatie in een gemeenschap zichzelf versnelt: iedere specialisatie lokt nieuwe uit. De differentiatie van de flora in soorten verschaft een basis voor een groeiend sortiment van fytofagen en dit op zijn beurt voor predatoren van velerlei slag. De keerzijde van de medaille is, dat naarmate een soort zich specialiseert hij afhankelijk wordt van een beperkter aantal gemeenschappen waardoor de kans op uitsterven stijgt. Dit perspectief biedt echter geen voldoende tegenwicht, om de tendens tot specialisatie tegen te gaan.

Interne stabiliteit: het evenwicht in de natuur

Er zijn sterke aanwijzingen, dat de hoge graad van wederkerige aanpassing tussen de organismen binnen een ver gedifferentieerd oecosysteem de stabiliteit van het geheel in de hand werkt.

Het aantal individuen per soort in een bepaald milieu is doorgaans tamelijk constant, terwijl er ruimte beschikbaar lijkt voor méér en de voortplanting een exponentiële groei toelaat. Dit doet een regeling vermoeden, die de dichtheid van de soort op een bepaald niveau houdt.

Malthus is misschien de eerste geweest die zich met dit probleem heeft beziggehouden, en wel bij de mens. Hij kwam tot de conclusie,

dat de potentiële groei van een populatie een toenemende tegendruk ondervindt (in dit geval door voedselgebrek) totdat een evenwichtsniveau tussen geboorte en sterfte is bereikt.

Het wiskundige model dat bij deze gedachtengang past is de logistische kromme van Pearl-Verhulst (Klomp, 1967). Herbert Spencer werkte al in 1852 deze gedachte verder uit. Hij stelde dat bij toename in aantal van een soort er steeds meer energie nodig zou zijn voor zelfhandhaving, zodat er steeds minder zou overblijven voor de voortplanting. Dit zou tot een homeostasis leiden, een intern geregelde stabiliteit met schommelingen om een evenwicht.

Spencer ging dus uit van een afneming van vruchtbaarheid bij toenemende dichtheid en voedselgebrek. Dit verschijnsel komt inderdaad voor, maar later is wel gebleken dat het zeker niet het belangrijkste regulerend mechanisme vormt. Darwin, die in dezelfde periode aan zijn evolutietheorie werkte, nam ook de exponentiële groei als uitgangspunt, maar zocht de regulatie in de sterfte. Hierin vond hij het aangrijpingspunt voor de selectie, die de goed aangepaste individuen de beste kansen zou geven. Als sterfteoorzaken ('checks to increase') noemt hij: voedselgebrek, predatie (m.a.w. de activiteit van roofvijanden), klimaatsinvloeden, ziekten.

Het beginsel van de 'dichtheidsafhankelijke sterfte' dat in de moderne literatuur zo'n grote rol speelt vinden we ook al bij Darwin, als hij stelt dat bij grotere dichtheid de besmettingskansen van een ziekte stijgen. Hierin kan men een echt terugkoppelingsmechanisme zien. Het beginsel dat de weerstand van het milieu relatief toeneemt, hoe dan ook, bij toenemende dichtheid, is wel een logische noodzaak genoemd.

Als argument voor deze logische noodzaak kan men eenvoudig het gegeven van de betrekkelijke stabiliteit aanvoeren, maar een sterker argument is de ervaring, dat men aan populaties een zeker aantal individuen kan onttrekken, zonder het gemiddeld niveau van de dichtheid te beïnvloeden. Verstandige vormen van jacht en visserij bevestigen deze ervaring. Doude van Troostwijk (1964) kon vaststellen, dat het wegschieten van 140.000 houtduiven per jaar geen invloed had op de broedvogelstand in Nederland. We moeten wel aannemen, dat dit zelfde aantal zonder de jacht het slachtoffer zou zijn geworden van dichtheidsafhankelijke factoren, in dit geval waarschijnlijk een verminderd aanbod van voedsel per vogel.

Klomp (1962) heeft voorts berekend, dat zonder dichtheidsafhanke-

lijke factoren, dus bij volmaakt gelijke kansen op af- en toename bij ieder niveau van dichtheid, het voortbestaan van een soort over lange tijd, zoals we dat in de natuur waarnemen, zeer onwaarschijnlijk wordt.

Bij de biologische bestrijding van insektenplagen is gebleken, dat roofvijanden inderdaad als dichtheidsafhankelijke factoren kunnen optreden (De Bach, 1964). Voor predator-prooi-relaties zijn wiskundige modellen ontworpen (zie Populatiebiologie, 1967) waarvan de realiteit in laboratoriumproeven is bewezen. De proeven slagen alleen wanneer er complicaties in de opstelling worden aangebracht, zoals het bemoeilijken van de opsporing van de prooi door de predator. Dit vormt een bevestiging van het oude postulaat van Spencer, dat ingewikkeldheid van een systeem de stabiliteit verhoogt. Dit postulaat is door Margalef (1968) in feite herhaald met een beroep op de cybernetica.

Het mechanisme van het 'evenwicht in de natuur' schijnt daarmee wel duidelijk te worden. De praktijk is echter, dat men bij onderzoek van een concreet geval in de natuur hoogstens flarden van de verwachte mechanismen te zien krijgt. Dat is wel bezwaarlijk, want men heeft niet voldoende aan generaliserende principes, men heeft voor de bestrijding van een plaag, de bescherming van een bedreigde soort of de exploitatie van wild behoefte aan een kwantitatieve analyse van de betreffende populatie-dynamica.

Zo'n analyse wordt moeilijker, naarmate een soort meer parasieten en predatoren heeft. Bovendien is de predator-prooi-relatie maar één aspect van de zaak. Een diersoort heeft niet alleen voedsel, maar veelal ook dekking. Zijn aantal wordt ook niet alleen bepaald door sterfte, maar ook door het gedrag (auto-regulatie). Het kan wel waar zijn, dat de regulatie beter is naarmate de complicaties talrijker zijn, maar in dezelfde mate wordt ook de analyse moeilijker. De zoölogische populatie-dynamica toont dit met vele voorbeelden: bij de veel-beschreven populatieschommelingen van arctische knaagdieren (lemmingen, sneeuw hazen) hebben de grote predatoren (roofvogels, poolvossen, lynxen) nauwelijks invloed op de gang van zaken, hoewel ze zelf sterk afhankelijk zijn van hun prooi en de schommelingen daarin volgen.

Over de regeling van het evenwicht in de verhouding tussen plantesoorten is bitter weinig bekend. De interspecifieke concurrentie in een gesloten vegetatie is ongetwijfeld zwaar (Van Dobben, 1966) maar is zeker niet de enige factor. De relatie tussen herbivoor en plant lijkt in

veel gevallen te passen in het kader van de predator-prooiformule. Bij biologische bestrijding van geïmporteerde onkruiden met geïmporteerde insecten is in de praktijk bewezen, dat in bepaalde gevallen een fytofaag zijn voedselplant op een laag peil kan reguleren (Huffaker, 1957).

Er zijn aanwijzingen dat dit beginsel ook in natuurlijke vegetaties werkt, niet alleen voor fytofage dieren, maar ook met betrekking tot fungi, bacteriën en viren die planten bedreigen. Een dichtheidsafhankelijke relatie is aanwezig, een epidemie is slechts mogelijk boven een zekere dichtheidsdrempel (Zadoks, 1967).

De monocultuur is kwetsbaar. Schneider (1939) geeft een voorbeeld van een tropische cultuur die meer last heeft van plagen, naarmate de afstand tot de natuurlijke vegetatie groter is. De geringe dichtheid van soorten in het tropisch regenwoud (10-tallen dominante boomsoorten op enkele hectaren) maakt epidemieën onwaarschijnlijk en illustreert de stabiliteit van gedifferentieerde gemeenschappen.

De soortarme bossen van het gematigd klimaat zijn daarentegen kwetsbaar: de Amerikaanse kastanjabossen (*Castanea tridentata*) zijn in het begin van deze eeuw verwoest door de fungus *Endothia*, uit Europa afkomstig. De boom handhaaft zich nu slechts als geïsoleerd individu in gemengd bos. Een dergelijk voorbeeld van de ontwrichting van een stabiele levensgemeenschap door het binnendringen van één organisme zal men bij hogere planten en dieren niet zo licht vinden, althans niet op de grote continenten.

De invloed van onttrekking van soorten aan een levensgemeenschap hangt geheel af van de aard der interrelaties. Naarmate een plantesoort sterker in een levensgemeenschap domineert bepaalt hij ook in grotere mate het milieu en het heersende evenwicht.

Van het verdwijnen van de epifytische korstmossen uit veel van onze bossen door luchtverontreiniging heeft de rest van de vegetatie maar heel beperkt de terugslag ondervonden. Daar staat tegenover, dat het afweiden van de verstikkende laag korstmossen aan de zuidkust van Alaska door in 1892 geïmporteerde Laplandse rendieren tot een enorme opbloei van de hogere toendraflora heeft geleid (Leopold & Fraser Darling, 1953). Het uitroeien van roofdieren kan via vermeerdering van het aantal grote herbivoren tot overbeweiding van de vegetatie leiden (Lack, 1954).

De genese van een stabiele levensgemeenschap

Wanneer een onbegroeid terrein beschikbaar komt door duinvorming, aanslibbing, overstroming of aardverschuiving of (in het klein) door het omvallen en afsterven van een boom of door gravende dieren, vestigt zich eerst een pioniervegetatie, die (tenzij de storing voortduurt) in snel tempo vervangen wordt door een begroeiing van soorten die zijn aangepast aan het leven in een gesloten plantendek. Terwijl de pioniersoorten zijn ingesteld op een snelle vermeerdering door vorming van veel zaad (dit geldt speciaal de éénjarigen) of van vegetatieve uitlopers, gebruiken hun opvolgers de aanwas vooral voor het in stand houden en versterken van de al gevestigde individuen. Het zijn dan ook vrijwel steeds overjarigen en meestal gaan op den duur houtige gewassen een dominerende positie innemen. Als temperatuur en neerslag het toelaten, vormt zich een bosgemeenschap met een veelvuldigheid van levensvormen en onderlinge relaties.

Dit proces is door Clements (1916) aangeduid als 'successie'.

Deze ontwikkeling van de vegetatie wordt begeleid door de vestiging van een bijpassende fauna en microflora. Bovendien treedt er een wisselwerking op tussen organismen en bodem, waarbij het profiel sterk wordt veranderd, in de eerste plaats door verrijking met organische stof en door beïnvloeding van de verplaatsing van vocht in de grond.

De eindfase van een successie is door Clements 'climax' genoemd en is later door Margalef (1963) gedefinieerd als die gemeenschap die bij het heersende klimaat de grootste stabiliteit vertoont. De betekenis van het substraat zou volgens Clements minder groot zijn dan die van het klimaat, omdat de vegetatie op de lange duur de verschillen in bodemtype nivelleert door verrijking met organische stof en accumulatie van mineralen in plantendek en strooisellaag. De gedachte van Clements, dat de invloed van bodemverschillen op den duur vrijwel wordt uitgewist (de 'monoclimax-hypothese') wordt tegenwoordig niet meer verdedigd, maar de nivellering is een realiteit. Zonder deze zouden in de vegetatie geleidelijke overgangen dusdanig overheersen, dat van een classificatie van plantengemeenschappen geen sprake zou kunnen zijn. De climax is uiteraard geen echte eindfase, maar een stadium van in hoge mate vertraagde evolutie. De successie is dan een proces, waarbij nieuwe biotopen of gestoorde plekken via tijdelijk zich vestigende soorten worden gelijkgeschakeld met oude, ongestoorde oecosystemen

en in dezelfde langzame ontwikkeling opgenomen. Volgens Margalef (1968) is het logisch te veronderstellen, dat tijdens de successie iedere verandering die de stabiliteit vergroot behouden blijft, zodat verschuivingen in de floristische samenstelling door vestiging van nieuwe soorten steeds onwaarschijnlijker worden.

Is bij de evolutie van de soorten de *aanpassing* het criterium bij uitnemendheid, bij de evolutie der levensgemeenschappen en ook bij successie is dat criterium volgens deze opvatting de *stabiliteit*.

De evolutie van de ongestoorde oecosystemen doet zowel de organismen veranderen als hun gemeenschappen en het abiotisch substraat. Daarbij wordt de onderlinge afhankelijkheid vergroot. Dit blijkt het duidelijkst bij de oudste oecosystemen. Deze vinden wij in het equatoriale gebied.

Van de recente plantesoorten die we in Europa aantreffen zijn de meeste ook wel miljoenen jaren oud, maar de combinaties waarin ze tot gemeenschappen waren verenigd zijn aan veel verschuivingen onderhevig geweest. Dit komt, omdat ze door de klimaatwisselingen tijdens de ijstijd her- en derwaarts werden gedreven waardoor de gemeenschappen door verbrokkeling en isolatie sterk zijn veranderd en dikwijls verarmd.

Een scherp contrast hiermee vormen sommige equatoriale gebieden die in hetzelfde tijdvak steeds een soortenrijk tropische plantendek hebben gedragen. De levensgemeenschappen die hier zijn ontstaan vormen een beter referentiepunt dan de verarmde gevallen, die de oecologie in Europa als eerste object hebben gediend.

Externe stabiliteit: de weerstand tegen introductie

De opvallende weerstand, die natuurlijke levensgemeenschappen bezitten tegen introductie van vreemde soorten, kan men aanduiden met externe stabiliteit.

Uitwisseling van soorten tussen climax-gezelschappen lijkt bijna even onwaarschijnlijk als het slagen van orgaan-transplantaties tussen verschillende diersoorten. Tegenwoordig wordt de vergelijking van levensgemeenschappen met organismen, zoals die door Clements (1916) is gemaakt, als overdreven verworpen, omdat deze vergelijking een volledige functionele integratie veronderstelt van een organisme binnen de gemeenschap, die in vele gevallen duidelijk ontbreekt.

Bij wel sterk geïntegreerde organismen, zoals vijgewespjes (Van der

Vecht, 1960) en hun parasieten, mist de regel van Beyerinck 'Alles is overal - het milieu selecteert' alle relevantie: ze kunnen slechts voorkomen in de gemeenschap waarbinnen ze zijn geëvolueerd tot hun huidige status. De regel van Beyerinck is dan ook opgesteld voor organismen (meest micro-organismen) die gemakkelijk worden verspreid door de wind en gespecialiseerd zijn op substraten die in wijd verspreide gebieden kunnen voorkomen (Baas Becking, 1934).

Deze regel is ook irrelevant voor moeilijk verspreidbare organismen, zij het op andere wijze. Het is immers niet ondenkbaar, dat de Afrikaanse olifant plaatselijk in tropisch Amerika wel zou kunnen leven, al zou hij er andere planten moeten eten. Polyfage grote plantenetters zijn minder geïntegreerd in de gemeenschap; de introductie van het edelhert in Nieuw Zeeland bewijst dit.

De weerstand tegen dergelijke introducties in natuurlijke gemeenschappen is overigens opmerkelijk, zowel bij planten als bij dieren, zelfs bij soorten met een grote oecologische spreiding (dus: een geringere integratie in de gemeenschap).

Vele hogere dieren bezitten een betrekkelijke vrijheid ten aanzien van het milieu. Een uitzondering vormen uiteraard de (al of niet absolute) monofagen, die hun voedselplant(en) moeten volgen. De reuzenpanda, waarvan het voedsel voornamelijk bestaat uit jonge spruiten van bepaalde soorten bamboe, komt alleen voor op de berghellingen van Zuidwest-China tussen 1500 en 3000 m, waar deze groeien.

Een soort als de koningstijger, daarentegen, die leeft van allerlei grote zoogdieren, heeft een verspreidingsgebied van Java en Bali tot Noordoost-Siberië. Vergelijkbare arealen komen bij predatoren van warmbloedigen méér voor (de poema in Noord- en Zuid-Amerika, de slechtvalk met een vrijwel kosmopolische verspreiding).

Dergelijke enorme verspreidingsgebieden over vele klimaten zijn bij planten onwaarschijnlijk. Zelfs intercontinentale verspreiding in vergelijkbare climaxvegetaties komt nauwelijks voor, behalve bij de Cryptogamen. Deze zijn overigens als groep veel ouder dan de hogere planten en ze bezitten door hun wijze van voortplanting een mindere graad van integratie in het oecosysteem.

Bij dieren vormen de vogels een groep, die door het gemak waarmee ze zich over de aarde verplaatsen geschikt is als toetsgeval voor de stelling, dat een beperkte verspreiding niet het gevolg is van onbereikbaarheid maar van interrelaties binnen een bepaalde gemeenschap. In dit licht gezien zouden grote faunistische verschillen tussen over-

eenkomstige klimaatsgebieden toch te verklaren moeten zijn uit milieuverschillen, zij het dan van secundaire aard. Zo blijven er tussen de poolzeeën, ondanks hun overeenkomstig algemeen karakter, aanmerkelijke verschillen in klimaat en zeestromingen bestaan. De afstand van pool tot pool wordt door maritieme vogelsoorten vrij gemakkelijk overbrugd. Eén soort, de noordse stern (*Sterna macrura*) doet dit zelfs jaarlijks (hij broedt in het arctische gebied en overwintert tot in de Zuidelijke IJszee). Maar van de arctisch-boreale soorten broeden slechts twee meeuwen, de grote jager (*Stercorarius skua*) en een Noord-Amerikaanse meeuw (*Larus dominicus*) tevens in het ant- arctisch gebied. Kennelijk geeft hier het milieu en niet de bereikbaar- heid de doorslag.

Iets dergelijks kunnen we vaststellen bij vergelijking van Europa en Noord-Amerika. Deze continenten hebben een aantal soorten landvogels gemeen, maar daaronder zijn minder zangvogels en spechten, dan te verwachten was. Van deze groepen is het voedsel (insekten, zaden, vruchten) zeer sterk aan het seizoen en aan speciale vegetaties gebonden; bovendien loopt het kwalitatief zeer uiteen.

Vogelsoorten met prooidieren (warmbloedigen, vissen), die het hele jaar beschikbaar zijn in allerlei gemeenschappen en kwalitatief homogeen zijn, komen veel vaker zowel in Europa als in Amerika voor (Tabel).

Het is wellicht geen toeval, dat bij de weinige zangvogels die Europa en Amerika gemeen hebben, er drie zijn die door hun levenswijze de roofvogels in oecologische zin het meest nabij komen, namelijk de raaf (*Corvus corax*), de ekster (*Pica pica*) en de klapekster (*Lanius excubitor*). De situatie bij de vogels versterkt dus de indruk, dat het mi-

Aantal Europese soorten bij enkele vogelorden en het % hiervan dat ook in Amerika voorkomt.

	aantal Europese soorten *)	hiervan ook in Amerika
roofvogels (excl. gieren)	35	29%
uilen	13	61%
reigers	13	38%
zangvogels	168	11%
spechten	10	10%

*) Typisch sub-arctische soorten zijn weggelaten.

lieu en niet de bereikbaarheid van een biotoop de aanwezigheid van een soort bepaalt.

Voor de zoveel sterker in het milieu geïntegreerde planten van climaxvegetaties mogen we hetzelfde aannemen.

Bij vergelijking van de flora's van Europa en het pre-Columbiaanse Amerika blijkt dat deze opvallend weinig soorten gemeen hebben, ondanks de grote plaatselijke overeenkomsten in geologische formatie en klimaat. In het sub-arctische gebied is een aantal gemeenschappelijke soorten te vinden, maar naarmate men zuidelijker komt, dus in oudere, minder door de ijstijd beïnvloede gemeenschappen, worden ze zeldzamer.

De groep van de pioniersoorten en de dicht hierbij staande planten van de zeekust nemen een bijzondere positie in. De kweldervegetatie in de gematigde zone heeft aan weerszijden van de oceaan een opvallend aantal soorten gemeen, zoals o.a. kweldergras (*Puccinellia maritima*), zoutgras (*Triglochin maritima*), lamsoor (*Limonium vulgare*), klein schorrekruid (*Suaeda maritima*) en zeepostelein (*Honckenia peltoides*).

Dit is bepaald geen toeval; de specialisatie van deze soorten is niet gericht op een gedifferentieerde gemeenschap, maar op een instabiel substraat, waarin de zee de ontwikkeling van zulk een gemeenschap afremt.

Het feit, dat Europa en Amerika minder plantesoorten gemeen hebben naarmate de gemeenschappen ouder en stabiel zijn, moet worden verklaard uit historische oorzaken.

Het verschijnsel illustreert de betrekkelijkheid van de regel: 'Alles is overal - het milieu selecteert'.

Waren alle genencombinaties bij hun ontstaan overal op aarde beschikbaar geweest, dan zou het abiotisch milieu alleen bepalend zijn voor de samenstelling der levensgemeenschappen.

Is er door historische oorzaken bij vergelijkbare gemeenschappen van meet af een verschil, dan divergeren ze bij hun verdere ontwikkeling steeds sterker door het ontstaan van specifieke interrelaties. Het wordt dan steeds moeilijker voor exoten om zich te vestigen. De factor bereikbaarheid, die in een pionierstadium belangrijk is, verliest zijn relevantie. De gemeenschap verkrijgt een grote stabiliteit ten aanzien van externe biotische factoren. Het slagen van introducties is doorgaans niet de oorzaak, maar het gevolg van een ontworping van het oecosysteem door invloeden die later zullen worden behandeld.

De factor bereikbaarheid is wèl merkbaar bij de fauna van oceanische eilanden. In tegenstelling tot planten slagen introducties van b.v. landvogels hier relatief gemakkelijk, zowel langs natuurlijke als langs kunstmatige weg (Mayr, 1965). Het ligt voor de hand, gezien de smalle genetische basis van eilandpopulaties, de verklaring van dit verschil te zoeken in de grotere genetische plooibaarheid van planten (verg. blz. 125) waardoor op een geïsoleerd eiland de oecologische 'niches' bij planten sterker zijn bezet dan bij hogere dieren.

Introductie van grote herbivoren veroorzaakt in de eilandflora enorme verschuivingen. Op Nieuw-Zeeland bestond al omstreeks 1900 een derde van de flora uit immigranten. Onder invloed van begrazing door zoogdieren kregen deze een voorsprong op de inheemse soorten, die voordien slechts de selectiedruk van een zwakke beweiding door niet-vliegende vogels (zoals de moa) hadden ondervonden.

In aquatisch milieu is de introductie van exoten blijkbaar relatief gemakkelijk. Als voorbeeld kan de uitwisseling van soorten tussen Rode en Middellandse Zee via het Suezkanaal worden aangehaald. Aquatische milieu's zijn dan ook minder stabiel dan de gesloten permanente vegetaties van het land.

De conclusie, dat het slagen van introducties in stabiele gemeenschappen een uitzondering is moet worden beperkt tot de terrestrische gemeenschappen van de continenten.

De gevolgen van de menselijke technologie voor de terrestrische oecosystemen

Het vuur Het is bekend, dat in grote oppervlakten natuurlijk grasland (prairie, steppe, savannah) bos opslaat, wanneer ze niet geregeld worden afgebrand. Dit geldt ook voor onze heide. Planten, die na brand direct weer opslaan, of zelfs brand overleven, duidt men aan als pyrofyten.

Tot de eerste categorie behoren veel *Pinus*-soorten, zoals *P. strobus* in de oostelijke staten van de V.S. (Curtis, 1956) en volgens Müller (1929) in feite ook onze grove den (*P. sylvestris*). In de minerale grond, dus waar de strooisellaag ook verbrandt, of op tot rust gekomen zandverstuivingen, slaat *Pinus* heel gemakkelijk op, doordat enkele oude exemplaren, die de dans zijn ontsprongen c.q. in de buurt groeien, enorm veel zaad produceren. Men krijgt dan natuurlijke bossen van een verrassende uniformiteit.

Tot de tweede categorie behoren boomsoorten, die hun resistentie danken aan een dikke bast (zoals de kurkeik) of aan andere morfologische kenmerken, zoals palmen, die geen kwetsbaar perifeer cambium hebben. Sommige naaldbomen, zoals de Amerikaanse longleaf pine (*Pinus palustris*) verdragen zelfs het periodiek verbranden van de naalden. Gebeurt dit niet minstens eens in de tien jaar, dan wordt de soort verdrongen door loofhout. Chapman (1950) meent dat selectiedruk, uitgeoefend door geregeld afbranden, de soort zijn resistentie heeft verschaft. Hij beschouwt blikseminslag als de oorspronkelijke oorzaak van de periodieke branden. Dit laatste zou ook kunnen gelden voor de prairie. Het staat echter wel vast, dat in historische tijd vrijwel alle branden door de mens zijn gesticht, meestal opzettelijk, om wild te bemachtigen of om goede weidegronden te verschaffen aan vee of wild. De jonge spruiten, die na brand te voorschijn komen, zijn een goed voedsel voor herbivoren.

Er zijn sterke aanwijzingen, dat brand al sedert het pleistoceen zijn stempel heeft gedrukt op de vegetaties van het aride gebied en hier en daar ook in de gematigde zone. De onmiskenbare aanpassingen, die vele planten vertonen, vormen een aanwijzing dat brand vanouds een belangrijke milieufactor is geweest.

We weten niet hoeveel tijd het vraagt om zulke aanpassingen te laten ontstaan, maar bij bomen met hun trage generatiewisseling zal het wel niet vlug gaan. Wanneer een half miljoen jaar genoeg is zou, behalve de 'brandclimax-vegetatie', ook de pyrofiet zelf wel als antropo-geen kunnen gelden. Want het staat vast, dat de *Sinantropus* van Peking, die men op 250.000 jaren dateert, vuur gebruikte en volgens sommigen geldt hetzelfde voor de veel oudere *Australopithecus* van Afrika.

De mens geeft de voorkeur aan open landschap. In gesloten bos kunnen zijn voornaamste voedselplanten en jachtdieren niet leven. Het is waarschijnlijk, dat de mens, zodra hij vuur leerde hanteren, dit gebruikte als middel om zijn optimale biotoop te vergroten.

Het klinkt aannemelijk, dat de bekende brandhorizon van Usselo, die wordt gevonden in oostelijk Nederland en noordwest Duitsland en gedateerd in het preboreaal, het resultaat is van branden, die de rendierjagers, die deze streken tevoren bewoonden hebben gesticht ter bestrijding van het oprukkende bos van berk en grove den.

Bij het ontstaan van de veehouderij werd de stimulans tot het verbranden van bos sterker. De bescherming van bos tegen brand is dan

ook een recent streven, onbegrijpelijk voor primitieve mensen, zoals de praktijk nog geregeld leert.

Het is dus waarschijnlijk, dat we grote oppervlakten grasland en zelfs bepaalde bossen moeten beschouwen als het oudste resultaat van menselijk ingrijpen in oecosystemen (Stewart, 1956; Bartlett, 1956).

Opgemerkt moet nog worden, dat geregeld branden van grasland in een aried klimaat een bedreiging vormt van het bodemprofiel. Er ontstaan dan kale plekken, de meeste organische stof gaat verloren (ook stikstof). Enerzijds groeit het gevaar voor uitdrogen en verstuiven, anderzijds voor wegspoelen (Glendenning c.s., 1961).

Landbouw en veeteelt Het ontwikkelen van een techniek voor de produktie van voedsel en gebruiksartikelen heeft de oorspronkelijke levensgemeenschappen in nog veel hogere mate aangetast dan het vuur. Voordien werden op kleine schaal ook wel vegetaties vernietigd en bodemprofielen verstoord door natuurlijke oorzaken. Op dergelijke plaatsen kwamen ook aangepaste organismen voor. Daartoe behoren veel eenjarige planten, die slechts een kans krijgen op terreinen waar de overblijvende soorten tijdelijk vernietigd zijn of zich wegens extreme omstandigheden (te droge zomers) moeilijk handhaven.

Waar de instabiliteit niet zo uitgesproken is, zoals op kwelders en in woestijnen, krijgen overjarigen en kleine struiken meer mogelijkheden, maar er ontstaat geen opgaand bos. Tot de organismen van het onstabiel milieu kunnen we die herkauwers rekenen, die zijn aangewezen op door calamiteiten ontstane open plaatsen in het bos, die door hen althans tijdelijk, in stand worden gehouden door het afvreten van opslag. Hoewel dieren maar op beperkte schaal in staat zijn het milieu te instabiliseren door graven en vertrappen, toch worden hierdoor bepaalde flora-elementen van het instabiel milieu in stand gehouden, zoals de paardebloem op molshopen en blaartrekkende boterbloem (*Ranunculus sceleratus*) op vertrapte drinkplaatsen.

Beschadiging van de vegetatie op grote schaal door herbivoren is mogelijk, maar wordt onder natuurlijke omstandigheden meestal vermeden door wegtrekken of regulatie van het aantal. Waarschijnlijk betekenen de trekgewoonten van rendierkudden het behoud van de zeer kwetsbare lichenenvegetaties, waarvan ze afhankelijk zijn. Inburgering op kleine arctische eilanden (Klein, 1968) of op plaatsen waar ze om andere redenen geen ruimte hebben, leiden tot een catastrofe (Leopold & Fraser Darling, 1953).

Ook in de Afrikaanse savanne is de trek van herkauwers van groot belang voor het behoud van de vegetatie. Hieraan werkt ook mee het grote aantal soorten herkauwers, ieder met zijn eigen specialisatie, wat leidt tot een gelijkmatig afweiden van de vegetatie. Vervanging door vee leidt tot selectief grazen, waardoor eetbare soorten worden verdrongen door oneetbare, zodat de gemeenschap wordt ontwricht. Dit probleem is in minder mate ook bekend uit onze eigen graslandcultuur, waar het naweiden door schapen (die b.v. de boterbloem eten) gunstig wordt gewaardeerd.

De introductie van de veehouderij heeft de natuurlijke vegetatie ook sterk beïnvloed via de plaatselijke ophoping van mineralen. Als het vee 's nachts wordt geconcentreerd bij de menselijke woonplaatsen, leidt dit daar tot een verrijking ten koste van de weidegronden. Dit leidt tot differentiatie in gemeenschappen en verrijking van de flora. In Nederland is dat zeker het geval geweest (Adriani & Van der Maarel, 1968).

Na het steeds overvloediger gebruik van kunstmest en de toeneming van de hoeveelheid afvalstoffen is een snelle nivellering opgetreden op een niveau van grote rijkdom aan mineralen, dus een eutroficatie, die in de eerste plaats in het water, maar ook in de landgemeenschappen in toenemende mate merkbaar is. De consequenties blijken duidelijk bij het zogenaamde blauwgrasland, het traditionele hooiland, waar de rijke flora, alleen door bemesting, is verdrongen door enkele hoog producerende grassoorten. Het gaat hier om een bewuste verbetering. Een niet bedoelde eutroficatie door slordig gebruik van minerale meststoffen is thans een der oorzaken van de zeer snelle verarming van de Nederlandse flora, speciaal door het verdwijnen van oligotrofe en mesotrofe milieu's (Adriani & Van der Maarel, 1968). Maar hierbij gaat het om subtiele zaken, vergeleken met het grove ingrijpen in de vegetatie dat de landbouw van het eerste begin af heeft gekenmerkt.

Deze ingrepen hebben de flora van het instabiele milieu ongekende kansen gegeven. De meest opvallende voorbeelden hiervan stammen uit Noord-Amerika, waar de landbouwmethoden van de Oude Wereld hun ontwrichtende werking pas in recente tijd hebben getoond. De pionier op dit terrein is dan ook een Amerikaan geweest, Marsh, die in zijn uit 1864 stammende boek laat zien, hoe de vernietiging van de bossen en de overbeweiding van de prairie een ware invasie hebben uitgelokt van Europese plantesoorten, vooral uit het Mediterrane gebied. Dit is opmerkelijk, want de Noordamerikaanse flora is veel rij-

ker aan soorten dan de Europese, die in het pleistoceen gemengeld werd tussen het ijs van Scandinavië en de Alpen. Men moet zich echter wel realiseren, dat vele Europese soorten hun prominente positie en voor een deel zelfs hun ontstaan te danken hebben aan eeuwenoude landbouwpraktijken. Hierop komen we later nog terug.

Wanneer men de beschrijving leest uit de oudheid, b.v. van de ceder van Libanon (1 Koningen 5) of de eikenbossen van Sicilië en Spanje (werken van Theophrastus) dan realiseert men zich, dat niet alleen de bouwwerken van die tijd tot ruïnes zijn vervallen, maar ook de hun omringende natuur. De oorzaken van dit verval zijn vaak beschreven: ontbossing gevolgd door ploegen en overbeweiden, daarna de oxydatie van de humus en een erosie die de grondlaag geheel of grotendeels heeft doen verdwijnen. Van de climax-vegetaties uit het Mediterrane gebied, waar de altijdgroene eik *Quercus ilex* en *Pinus halepensis* (deze wellicht als brandclimax) een prominente plaats innamen, zijn nog slechts fragmenten over.

Ten noorden van de Alpen is de toestand gunstiger. Het koele, vochtige klimaat en de noodzaak om het vee 's winters op te stallen (waardoor de veehouderij binnen zekere perken bleef) hebben hier de degradatie van het bodemprofiel geremd zodat de oorspronkelijke vegetatie zich na storing dikwijls weer kon herstellen.

In regenrijke delen van Noordwest-Europa heeft de ontbossing plaatselijk geleid tot de vorming van hoogveen, zoals in Noordwest-Rusland, Noord-Scandinavië, Schotland en Ierland: onder de enorme 'blanket bogs' van Ierland vindt men resten van neolithische menselijke bewoning (Mitchell, 1953). In een dergelijk klimaat stijgt de grondwaterspiegel na vernietiging van het bos dusdanig, dat regeneratie onmogelijk wordt. Dit impliceert dat deze bossen, evenals de grove dennewouden van Schotland zijn ontstaan in een drogere periode (eventueel het subboreaal) en dat ze zich later slechts konden handhaven, doordat hun transpiratie de grondwaterspiegel laag hield (verg. blz. 130).

In Amerika was in de pre-Columbiaanse tijd de natuur veel minder ingrijpend aangetast dan in de Oude Wereld, door het ontbreken van de ploeg en van veehouderij.

In het oosten van Noord-Amerika vernietigden de indianen het bos pleksgewijs voornamelijk terwille van de jacht, maar dat leidde niet tot overbeweiding. Verder naar het westen vond men de 'tall-grass' prairie, waar de overblijvende grassen *Andropogon* (bluestem) en *Panicum virgatum* overheersten. Deze werden beweide door bizonkudden

en maakten de indruk van een stabiel grasland. Bij uitsluiting van beweiding en van brand slaat ook hier echter bos op, zodat het aanneemelijk is, dat de indianen het grasland in stand hebben gehouden door afbranden terwille van de jacht (Stewart, 1956).

De beweiding door de wilde herkauwers droeg natuurlijk bij tot het in standhouden van de prairie, maar bij droogte trokken de kudden weg. Bij de invoering van rundvee, het privaat eigendom van de grond en de bijbehorende afrasteringen deed de overbeweiding overal zijn intrede (Curtis, 1956). Dit leidde tot het lostrekken van de planten, speciaal in droge perioden. Zo ontstonden open plekken, waarin zich éénjarige planten vestigden, zoals de 'russian thistle' (*Salsola kali*). Ook zonder overbeweiding worden de hoogopgroeiende grassoorten selectief begraasd, waarna ze plaats moesten maken voor het lagere, minder produktieve *Bouteloua* (grama-grass) en *Buchloë* (buffalo-grass) van de drogere 'Western Plains'.

Aan de relatief vochtige oostkust is na de invoering van de beweiding met rundvee de inheemse flora van het open terrein als vanzelf vervangen door Europese planten, in de eerste plaats het veldbeemd (*Poa pratensis*), een 'kensoort' van de veehouderij in gematigd klimaat en zijn trawanten zoals kweek, witte klaver, paardebloem en madeliefje. Op veelbelopen plaatsen deed de breedbladige weegbree (*Plantago major*) zijn intree ('de voetstap van de blanke man').

In de meer aride klimaatgebieden was de degradatie veel erger. De overbeweiding leidde hier tot verlies aan organische stof en tot toeneeming van het verstuiven. Daarmee ging het vermogen van de grond om vocht te binden achteruit. In deze oorspronkelijke 'short-grass' prairie werden grama- en buffalo-grass vervangen door xerofyten uit de zuidelijke woestijnen, méér dan door exoten. Alleen langs de afgerasterde spoorwegen en op oude kerkhoven uit de pionierstijd bleef de oorspronkelijke vegetatie nog in stand.

Voorals de grasvegetatie te open is geworden om geregeld af te branden vestigen zich oneetbare houtige planten ('shrub') zoals *Artemisia tridentata* (woody sagebrush), *Chrysothamnus* (rabbit brush) en meer naar het zuiden *Prosopis juliflora* (mesquite) en de schijfcactus *Opuntia* (prickly pear). Deze evolutie in aride richting gaat steeds gepaard met toeneming van vele soorten gravende knaagdieren en van sprinkhanen (Van Dinther, 1970), die een ware plaag kunnen worden.

Op de aride weidegebieden van Californië is de oorspronkelijke vegetatie van overjarige 'bunch-grasses' (van de geslachten *Poa* en *Stipa*)

vrijwel verdrongen door, meest exotische, éénjarigen, waarbij straatgras (*Poa annua*), raai gras (*Lolium multiflorum*), oot (*Avena fatua*), witbol (*Bromus mollis*) en ook de reigersbek (*Erodium*).

Clark (1956) acht het onzeker, of deze invasie door overbegrazing is uitgelokt. Eenvoudige introductie is wellicht in dit geval voldoende geweest.

In zuidelijk Californië en in Arizona heeft overbeweiding plaatselijk binnen een eeuw geleid tot het verdwijnen van iedere plantengroei. Nog in de 18e eeuw vond men hier een rijke droogterresistente levensgemeenschap ('the living desert') met een ware bloemenpracht in het voorjaar. Het klimaat komt geheel overeen met dat van de westelijke Sahara. Dit laatste bevestigt het vermoeden, dat de barre woestijn in de Oude Wereld in vele gevallen het resultaat is van menselijk wanbeheer van veel vroeger datum (Sauer, 1956).

De invloed van de ontwrichting op de micro-evolutie

De recente aantasting van de vegetatie in Amerika heeft opmerkelijke bijverschijnselen gehad. In de gestoorde milieu's vestigen zich vaak hybriden van soorten die zich er zelf niet kunnen handhaven.

In Californië zijn vele bastaarden gevonden van *Salvia apiana* en *S. mellifera*, maar alleen op verwaarloosde of verlaten tuinbouwgronden (Anderson, 1954). In de Mississipi-delta treden op sterk overbeweide en vertrapte percelen hybriden op van *Iris fulva* en *I. hexagona*, die opvallen door bloemkleur en in het goed beheerde grasland niet voorkwamen (Riley, 1938).

De wilde vorm van de zonnebloem (*Helianthus annuus*), die oorspronkelijk alleen voorkwam in het aride New-Mexico, heeft door inkruising met verwante soorten vormen ontwikkeld, die een enorme verbreiding hebben gekregen op de aangetaste prairie van het middenwesten (zie Fig. 6).

Deze voorbeelden, met vele te vermeerderen (zie b.v. Stebbins, in Baker & Stebbins, 1965), doen het vermoeden rijzen, dat van de Europese soorten die zich zo vlot in gestoorde milieu's in Amerika vestigen, er vele ontstaan zijn onder invloed van de reeds ongeveer 8000 jaar oude landbouw in het Mediterrane gebied (Stebbins, 1965).

De daarmee gepaard gaande ontwrichting van oecosystemen heeft bepaalde kansen gegeven aan wat men pleegt te noemen de micro-evolutie. Hieronder verstaan we het ontstaan van nieuwe typen en

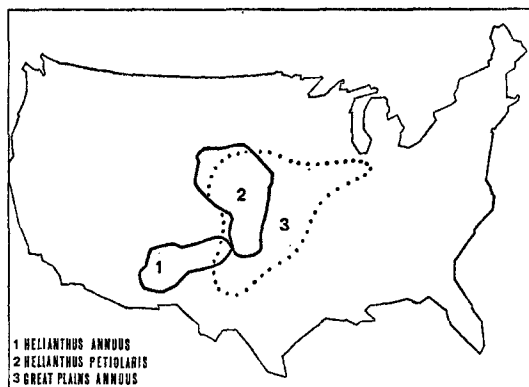


Fig. 6. (1) Oorspronkelijk verspreidingsgebied van de zonnebloem (*Helianthus annuus*) in de Verenigde Staten. (2) idem van de verwante soort *Helianthus petiolaris*. Deze oorspronkelijke soorten zijn vrijwel verdwenen. (3) Recente verbreiding van de 'Great Plains annuus', een oecotype van *H. annuus*, waarschijnlijk ontstaan door introgressie van *H. petiolaris*, welke zich vestigt in de open zode van overbeweide vegetaties. Naar gegevens van C. H. B. Heiser (1949).

zelfs soorten door recombinatie van het erfelijk bezit van een soort, eventueel aangevuld door mutaties en door toevallige inkruising van verwante soorten. Zulke nieuwe vormen ontstaan voortdurend. Ze nemen echter slechts een blijvende plaats in als ze een passend milieu vinden om zich te handhaven. Daartoe is weinig kans in een gesloten, stabiele vegetatie. Pas bij storingen in het milieu en bij het ontstaan van nieuwe edafische constellaties krijgen hierbij toevallig goed passende genenkombinaties een kans.

De meeste plantesoorten zijn kruisbestuivers en hebben een van individu tot individu verschillende genetische samenstelling (evenals mens en dier). Door de seksuele voortplanting hebben steeds recombinaties plaats, die onderhevig zijn aan voortdurende selectieve druk. Deze selectieve druk kan in verschillende delen van een verspreidingsgebied verschillend zijn gericht en zo kan een soort oecotypen vormen (Turesson, 1922), soms onderling scherp gescheiden (zowel in morfologisch als in fysiologische zin), soms in elkaar overgaande via een clinale variatie (Huxley, 1938). Zolang een groep oecotypen onderling volledig fertiel blijft, worden ze door Turesson samengevat als 'ecospecies'. Een groep verwante soorten, waartussen incidentele in-

kruising voorkomt, wordt door Turesson (1922, 1929) aangeduid als een 'cenospecies'. Dit begrip valt vaak samen met het traditionele genus of sub-genus, maar niet altijd.

Zulke soortskruisingen kunnen via herhaalde terugkruisingen met een der uitgangsoorten leiden tot 'introgressie' van enkel vreemde genen in die soort (Anderson, 1954; Andreas, 1967). Daarbij kunnen ook tussenvormen ontstaan die constant vererven als zelfbestuivers en zich in een passend milieu daardoor snel kunnen verbreiden. Voor bijzonderheden kan worden verwezen naar Briggs & Walters (1969).

Apomixie (zaadvorming zonder samenvoeging van geslachtscellen en zonder reductiedeling) is vaak het resultaat van soortskruising en allopolyploidie, waarbij de plant het genoom van twee soorten combineert. Ook langs deze weg kunnen geheel nieuwe constante typen ontstaan. De allogame basissoorten en hun apomicten duidt Turesson (1929) aan als apogaam complex of agamospecies. Onze tientallen vormen van de paardebloem maken deel uit van zulk een complex.

Een goed voorbeeld van een coenospecies wordt gevormd door *Lolium perenne* (Engels raaigras), *L. multiflorum* (Italiaans raaigras) en *L. rigidum*, de laatste een éénjarige plant uit het Mediterrane gebied. Hieraan dankt ons belangrijkste weidegras (*L. perenne*) het opvallend vermogen om snel oecotypen te vormen die passen bij allerlei vormen van graslandbeheer (weidetypen, hooitypen) (Cooper, 1954).

De trouwste volgeling van de Europese weidebouw, het veldbeemd (*Poa pratensis*), dat zowel in Noord-Amerika als in Nieuw-Zeeland de inheemse overblijvende grassen verdringt bezit talloze vormen met wisselend chromosoomgetal ($2n = 28-147!$). Bovendien komt bij deze soort veel apomixie voor. Het ligt voor de hand dat deze vormen hun kans gekregen hebben tijdens de historische uitbreiding van weidegronden in Europa met alle denkbare graden van instabiliteit. Bij de introductie van de Europese rundveehouderij elders behoeft de suprematie van het zo ontstane sortiment over de inheemse graslandflora ons niet te verwonderen.

Voor de onkruiden van het akkerland geldt in beginsel hetzelfde. De enorme uitbreiding van het oppervlak jaarlijks omgewoeld terrein heeft aanleiding gegeven tot vorming van oecotypen en zelfs soorten, die hierbij zijn aangepast. In dit licht moeten we het ontstaan zien van de hennepnetel (*Galeopsis tetrahit*) uit een kruising van *G. speciosa* en *G. pubescens* (Münzing, 1938) en de vorming van de reukloze kamille (*Tripleurospermum maritima* var. *inodorum*; $2n = 36$ als éénjarige

onkruid uit de overblijvende mesohalophyt *Tr. maritima*; $2n = 18$; Turesson, 1922).

De zegetocht van de ondergrondse klaver (*Trifolium subterraneum*) in de droge graslanden van Australië wordt ook verklaard door het beschikbaar zijn van vele oecotypen stammend uit het mediterrane gebied (Frankel, 1954).

Een van de weinige akkeronkruiden uit Amerika, die omgekeerd in Europa zijn ingeburgerd, het knopkruid (*Galinsoga parviflora*) stamt uit Peru. Het is wellicht geen toeval, dat hier de oudste akkerbouw van de nieuwe wereld wordt gevonden.

De zo eenzijdige invasie van Europees onkruid in Noord-Amerika heeft zijn faunistische tegenhanger bij de huismus en de spreeuw (overigens opzettelijk geïntroduceerd), de bruine rat en de huismuis. Ook dit zijn typische cultuurvervolgers en het is waarschijnlijk dat ook zij zich genetisch hebben aangepast bij de door het door de mens beïnvloede milieu.

Een dergelijke evolutie gaat bij de hogere dieren ongetwijfeld minder vlot dan bij de planten: de variabiliteit is hier geringer, geremd als ze wordt door zwaarder selectiedruk, die bij voorbeeld de locomotie uitoefent. Polyploidie is zeldzaam en komt bij de vertebraten alleen bij Salmoniden voor (Stebbins, 1950).

Soortskruisingen komen bij dieren trouwens minder gemakkelijk tot stand en de kans dat bastaarden hun genen kunnen dóórgeven is klein. Ook de snelheid van de generatiewisseling speelt een rol.

Aan de andere kant is de druk tot vorming van oecotypen bij hogere dieren geringer. Zo beschrijft Turesson (1922) bij het schermhavikskruid (*Hieracium umbellatum*) oecotypen van de kust die een veel gedrongener vorm hebben dan die uit het bos, wat verband kan houden met de sterkere wind. Maar een dier, zoals een kraai kan met éénzelfde erfelijke constitutie best in beide biotopen leven; hij past zich aan via zijn plastisch gedrag. Dat hebben vele Amerikaanse hogere dieren ook gedaan gedurende de grote veranderingen die in hun milieu zijn opgetreden. Ze hebben zich in elk geval minder gemakkelijk uit het cultuurlandschap laten verdringen door introducties uit de Oude Wereld dan de planten. Het succes van deze introductie van planten is dus te danken aan de genetische plasticiteit van de betrokken soorten en de instabiliteit van het nieuwe milieu. Bij de hogere dieren is de weerstand tegen introducties veel minder afhankelijk van de instabilisatie, dank zij de geringere integratie in de levensgemeenschap en het

plastisch gedrag.

Tot slot kan worden opgemerkt, dat tegenover de verrijking van het genetisch bezit van sommige soorten door de menselijke activiteit een (veel sterkere) verarming staat. Door het vernietigen van levensgemeenschappen worden ook goed aangepaste oecotypen en rassen uitgeroeid, zodat de genetische basis van de soort als geheel wordt ver-smald. Dit is vooral nadelig als de wilde uitgangsvormen van landbouwgewassen en huisdieren uitsterven, zodat het bij de veredeling niet meer mogelijk is terug te grijpen op het oorspronkelijk erfelijk bezit van de soort. Ook de mogelijkheid om nieuwe soorten te 'cultiveren' wordt er geringer door.

De gevolgen van de aantasting van de vegetatie op het bodemprofiel

De gevolgen van de vernietiging van een oude climaxvegetatie zijn doorgaans irreversibel. Dat komt omdat vegetatie en bodemprofiel genetisch samenhangen. De bodem, waaraan een vegetatie is aangepast, is tevens in hoge mate het produkt van deze vegetatie zelf. Voor venen geldt dit absoluut, maar ook voor andere profielen, en wel des te sterker naarmate het evenwicht tussen de ontleding van organische stof en de aanvoer ervan door het plantendek tot een hoger humusgehalte leidt.

De invloed van de vegetatie op het profiel reikt echter verder: de verwerking van een onder het bodemprofiel aanwezige minerale bodem wordt versneld, de grond wordt tegen wegspoelen behoed, door de bescherming tegen directe zonnestraling en slagregens wordt een structuur in stand gehouden die het opnemen van vocht bevordert, de uitloging van mineralen wordt geremd.

Het laatste punt vraagt enige toelichting.

In een klimaat met een hoge neerslag overheerst een neerwaartse beweging van regenwater in de grond. Dit leidt ertoe, dat materiaal, en vooral gemakkelijk oplosbare zouten, uit het profiel naar beneden worden verplaatst. Het eerste effect van de uitloging is dus, dat juist het plantenvoedsel uit het profiel verdwijnt. Dit proces wordt tegengegaan door de vegetatie, die voornamelijk met z'n wortels het water opvangt, het omhoog voert met de erin opgeloste zouten, en tenslotte weer verdampt. Volgens Coster (1937) is een tropisch oerwoud in de laagvlakte op Java in staat om een neerslag van 3000 mm per jaar ge-

heel te verdampen, zodat het debiet van de rivieren bij herbebossing van dit laagland niet zou stijgen, maar dalen. In het bos van het bergland is dat geheel anders. Dit levert wél een overschot aan de rivieren.

De gevolgen van uitlogen blijven niet beperkt tot gemakkelijk oplosbare mineralen. Zo heeft in ons land de vernietiging van bos en zijn vervanging door heide tot ernstige degradatie van de grond geleid. De transpiratie nam af, het wegzakkende water, beladen met organische zuren uit de strooisellaag sleepte ook moeilijk oplosbare mineralen als ijzer mee en sloeg ze op lager niveau weer neer. Zo ontstond het typische heidepodzolprofiel met bovenin gebleekte zandkorrels en onderin een donkerbruine vaak steenharde laag. Deze degradatie is het resultaat van een proces dat eeuwen heeft geduurd. Maar ook jonge afzettingen, die het zonder een natuurlijke vegetatie moeten stellen, degraderen van meet af. Zo verliezen jonge zeekleigronden binnen enkele eeuwen hun koolzure kalk, die zozeer van belang is voor een goede structuur. Ze worden dan ongeschikt voor akkerbouw en moeten in gras worden gelegd.

Maar de gevaren in de gematigde zone vallen in het niet bij die welke tropische gronden bedreigen na ontbossing. Ook hier geldt, dat de waterbeweging in de grond aanleiding geeft tot selectieve verplaatsing van materiaal. De hoge temperatuur bevordert dit, maar voorts is er dikwijls een enorm verschil in ouderdom van de bodemprofielen vergeleken met ons klimaatsgebied. Hier dateren deze profielen hoogstens uit de ijstijd, maar in vele equatoriale gebieden zijn ze miljoenen jaren oud en sommige dateren zelfs uit het tertiair.

Als klassiek en extreem voorbeeld van omvorming kunnen gelden de zogenaamde rode laterietgronden. Deze ontstaan uit klei door de afvoer van de meeste mineralen en zelfs van kiezelzuur, zodat tenslotte in hoofdzaak aluminium en ijzer in gehydrateerde vorm achterblijven. Dit residu is weinig geschikt om vocht vast te houden en mineralen te absorberen en zo ter beschikking van plantenwortels te stellen. De aanwezige plantenvoedende mineralen zijn opgenomen in de levensgemeenschap en circuleren dank zij een (geringe) hoeveelheid humus. Zo is het mogelijk, dat een laterietgrond een zwaar bos kan dragen. Wanneer dit echter wordt gerooid verdwijnen humus en mineralen snel. Het resterende profiel gaat bij uitdrogen irreversibel steenharde lagen vertonen, zodat brokken van deze grond in sommige streken als bouw materiaal worden gebruikt. In aride tropische gebieden vindt men vaak aan de oppervlakte korsten van zulke laterieten (in het

Engels: 'hardpan' of ook wel 'cuirass' genaamd), waarvan men wel aanneemt, dat hun vorming is voorbereid in een humid klimaat van voorgaande perioden.

Deze formaties zijn van dien aard, dat men er een strijdpunt van kan maken, of ze tot het terrein van de pedologie of wel de geologie horen. Men kan inderdaad stellen, dat uit een gesteente via verwerking, uitloging en uitdroging een ander gesteente is ontstaan, dat op zijn beurt weer aan verwerking ten prooi kan vallen.

De grote ouderdom van vele bodemprofielen in de tropen, gecombineerd met het klimaat, maakt ze bijzonder kwetsbaar voor ontbossing. Deze stelt de bodem bloot aan verhitting, periodieke uitdroging en slagregens wat vaak heftige waterverplaatsingen in het profiel ten gevolge heeft. Deze kunnen neerwaarts zijn maar ook opwaarts, namelijk daar waar het freatisch oppervlak dank zij de verdamping van een goed ontwikkelde vegetatie voordien laag was gehouden. Dan kunnen ijzer en aluminium in gelvorm naar de oppervlakte worden getransporteerd en in korte tijd harde korsten vormen.

Stijging van freatisch oppervlak door ontbossing is ook desastreus in gevallen waarin onder een ontzilt dek zout grondwater aanwezig is. In Zuidwest-Australië is door het kappen van Eucalyptus-bossen hierdoor over een oppervlak van 1000 à 2000 km² een zoute kwel ontstaan. Toch gaat men rustig door met kappen (Lightfoot et al., 1964).

Dit zijn maar enkele van de vele processen die ertoe bijdragen, dat zovele tropische gronden na vernietiging van de vegetatie in snel tempo onbruikbaar worden, niet alleen voor landbouwkundig gebruik, maar ook voor de terugkeer van de oorspronkelijke vegetatie.

Er zijn in de tropen plaatselijk wel gronden, die zich lenen voor permanente akkerbouw, maar pessimisten onder de bodemkundigen betwijfelen, of er naast de traditionele ladang- en sawahcultuur in de humide tropen wel nieuwe systemen van akkerbouw zijn te ontwikkelen die voor onbepaalde tijd kunnen worden volgehouden.

Bij de sawahcultuur hoeft men zich over de structuur van de grond geen zorgen te maken; rijst kan in structuurloze modder groeien, doordat de zuurstofvoorziening verzekerd is door aerenchym in de wortels.

De sawahcultuur eist natuurlijk wel een geregelde watertoevoer. Vernietiging van de vegetatie, gevolgd door erosie, in de brongebieden van de rivieren vormen een groot gevaar. Bij vele natuurvolkoren waren bossen op bergtoppen dan ook heilig. Dit zeer functionele 'bijge-

loof' dreigt echter onder westerse invloed te verdwijnen; met funeste gevolgen.

Bij de ladangbouw (Amerika 'milpa') worden smalle stroken in het oerwoud afgebrand, nadat de grootste bomen door het wegnemen van bast zijn gedood. De bodem wordt dan niet sterk aan bestraling blootgesteld, zodat oxydatie van organische stof (humus) en uitdroging van de bovenlaag worden voorkomen. Bovendien kan men de grond zo goed mogelijk permanent bedekt houden met door elkaar verbouwde gewassen met verschillende levenscycli, zodat de door oogsten vrijgekomen plek snel weer wordt ingenomen. Men gebruikt hiervoor cassave (*Manihot utilissima*), bataten (*Ipomoea batatas*), Yam (*Dioscorea*), ook wel mais en bonen en andere peulvruchten. Bovendien kan men na twee jaar akkerbouw overgaan op bananen, die voor een nog betere grondbedekking zorgen. Bij te lange exploitatie dringt echter lastig onkruid de ladang binnen, met als ergste alang-alang (*Imperata cylindrica*). Dit verhindert de terugkeer van het bos, doordat het afgestorven materiaal gemakkelijk in brand gaat. Bovendien degradeert onder *Imperata* het profiel snel, daar dit gras niet in staat is de bodem met voldoende organische stof te verrijken en veel mineralen voor uitlogen te behoeden.

Het uiterste dat men van de ladang kan vergen is twee jaar akkerbouw, vier jaar bananencultuur, waarna een regeneratieperiode van minstens twaalf jaar moet volgen. Deze volgorde staat in het Congo-gebied te boek als 'corridor-systeem'.

Het ligt voor de hand, dat bij toename van een bevolking de verleiding ontstaat, de braakperiode in te korten. Dit heeft op de Filipijnen geleid tot het ontstaan van alang-alangvlakten, die 18% van het totaal oppervlak innemen en door brand worden in stand gehouden.

In de aride gebieden dreigen weer andere gevaren. Hier is de neerslag niet groter dan de evapotranspiratie. De verplaatsing van bodemvocht is hier naar de oppervlakte gericht en kan leiden tot de vorming van zoutkorsten. Ook dit gevaar wordt sterk vergroot door vernietiging van de vegetatie, waarvan de wortels het vocht naar boven brengen met slechts selectief opgenomen mineralen.

Onder niet-extreem droge omstandigheden en strenge winters komt in het aride gebied bij vernietiging van het bos een steppe-vegetatie tot ontwikkeling die in staat is om de bodem goed van organische stof te voorzien, terwijl de minerale rijkdom van de grond uiteraard geen gevaar loopt.

Vooraf bij vlakke ligging leidt ontbossing dan niet tot degradatie van het profiel. Dit geldt voor bepaalde zones in de Russische steppe en de Amerikaanse prairie. De naam 'tsjernosom' (= zwarte aarde) voor de vruchtbaarste van deze streken is ontleend aan de 10-12% organische stof in de bovengrond.

Bij voldoende neerslag en een gematigd klimaat kunnen deze gronden als akkerland worden gebruikt: het zijn de klassieke tarwegebieden van oude en nieuwe wereld. Bij dit gebruik gaat het gehalte organische stof wel geleidelijk achteruit. Omdat juist dit agens zo belangrijk is voor het binden van vocht en mineralen, betekent dit een verlies aan kwaliteit. De toekomst van deze gronden als akkerland is voor een verre toekomst onzeker.

Waagt men teveel, dan verdrogen en verstuiven ze gemakkelijk, zoals men in de USA in de jaren 30 gedurende een serie droge jaren (de periode van de 'dustbowl') goed heeft gemerkt. In de Sovjet Unie heeft men in de jaren vijftig deze les nog eens moeten leren tijdens de ontginningen in Kazakstan.

De enige verantwoorde exploitatie van de droge gras-steppe, en zeker die welke geheel natuurlijk is (niet door ontbossing ontstaan), wordt gevormd door een lichte beweiding, in de geest van de natuurlijke beweiding, zoals door de Amerikaanse bizon en in de Aziatische en Afrikaanse steppe door vele herkauwers en paardachtigen.

De mens en zijn oecosystemen

PROF. DR. H. A. P. C. OOMEN

De verfijnde exploratieve technieken, die *Homo faber* thans tot zijn beschikking heeft, hebben nog geen leven kunnen aantonen, buiten dat van de aardkorst. De laag, die bijna alle levende organismen herbergt, is meestal niet dikker dan twintig meter, dat is ongeveer een miljoenste van de doorsnee van de aardbol. De biosfeer is dus vergelijkbaar met een zeepbel, waarvan de fragiliteit langzaam aan begrepen wordt. De vernieling ervan komt binnen de vermogens van de mens te liggen, niet alleen via de beheersing van de kernenergie, doch ook door het gebruik van antibiotica en pesticiden, de productie van obstructief afvalmateriaal en de ongebreidelde woekering van de mens. De bestaanskansen van de zeepbel lijken thans eerder bedreigd te worden van binnen-uit, dan van buiten-af.

De bedreiging komt van de kant van een uniek soort zoogdier, dat de kunst van het denken paart aan een schier onbegrensd exploratievermogen. De vaardigheid gevaar te ontvluchten, noch het toegerust zijn op predatie, speelt voor dit soort nog een rol. Het kan lopen, zwemmen, varen, rijden, vliegen, met al zijn soortgenoten communiceren en de individuele ervaring analyseren en bewaren. Biologisch gesproken heeft het soort een ongeëvenaarde mobiliteit en aanpassingsvermogen. Het schept zijn eigen voedselvoorziening en het heeft geen miljoenen jaren nodig om zich tot symbiont of parasiet te ontwikkelen maar kan dit dank zij zijn vernuft binnen een paar jaar worden. Potentieel kan het zich overal in de biosfeer handhaven en zelfs daarboven.

De soort is in hoge mate homogeen. Er zijn geen verschillen in vruchtbaarheid. Aan het exterieur is er enige subspecifieke variatie. De sociale verhoudingen binnen de soort zijn dermate zwaarwichtig, dat men met het begrip ras nauwelijks uitkomt en van etnische groepen moet spreken. Tussen de mens en analoog gebouwde dieren gaapt een kloof. Tussen hem en zijn paleohistorische voorgangers in de die-

renrij is er een element van versnelde sociaal-economische en culturele differentiatie dat slechts met de fantasie van een Desmond Morris overbrugd kan worden.

Het uitwendige oecosysteem

Heeft het na het voorgaande nog zin, de mens te betrekken in oecosystemen? Misschien wel voor de pretechnische mens, de mens uit het stenen tijdperk. Maar ook voor de moderne *Homo sapiens*, de mens van de stoommachine en wat daar verder op is gevolgd, die steeds weer ontsnapt uit de oecologische 'niche' die hem eigenlijk is toebedeeld? Studie van zijn soortgenoten die nog leven in het stenen tijdperk zal veel kunnen bijdragen tot een beter begrip van de huidige situatie en opent menigmaal onverwachte perspectieven.

Ook de primitieve mens oefende een sterke invloed uit op het milieu waarin hij leefde, maar hij schiep relatief stabiele oecosystemen en in andere was hij een tolerabele gast. Er bestond een wisselwerking tussen hem en de hem omringende natuur en geen eenzijdige verstoring van die natuur. Hij droeg daarvan de fysieke en fysiologische consequenties, zich uitend in zijn functionaliteit, in zijn partnerschap in het oecosysteem. Hij wist zich staande te houden tegenover zijn biologische belagers zonder deze uit te roeien, zijn soort onderging eens een bepaalde genotypische en fenotypische druk die hem aanpaste aan zijn omgeving, al had de 'survival of the fittest' in zijn geval een andere betekenis dan bij de 'gewone' dieren.

Een oecosysteem veronderstelt een dynamisch evenwicht tussen vele biologische partners. Zo'n evenwicht heeft eeuwenlang in vele levensgemeenschappen bestaan, en het bestaat hier en daar nog steeds. Soms was het aantal mensen zo klein, dat door hen veroorzaakte verliezen, door predatie of beschadiging, nauwelijks waarneembaar waren: de Eskimo's, de atolbewoners, de autochtone Australiërs zijn voorbeelden.

Maar ook miljoenen-populaties zijn zeer langdurig in evenwicht gebleven met de hen omringende natuur. Sommige rijstarealen in Zuidoost-Azië hebben eeuwenlang een ton of meer padi per hectare opgebracht zonder dat de boeren er mest in enige vorm aan hebben toegevoegd. Bali is een voorbeeld: de uitbundige plantenweelde die de mens op traditionele tekeningen in zijn dagelijks leven omringt is daarvan een illustratie. Het natte-rijst/mens oecosysteem is wellicht het meest

geraffineerde en omvangrijkste voorbeeld hoe ook de pretechnologische mens de natuur kan beheersen. Men moet de padi tot aan de drempel van de woning, de onkruidloze dijkjes beplant met soja, het gebruik van rijststro voor huizenbouw, brandstof, touwwerk, papier, in Korea gezien hebben om dit te beseffen. Niemand zal willen bestrijden, dat het leven op het pronkzieke Bali menswaardig was. Maar natuurlijk moest daar een tol voor betaald worden, een tol die we thans zwaar vinden: hoge kindersterfte en blootstelling aan endemische en epidemische ziekten waren wellicht de voornaamste componenten daarvan. Uitwendige factoren die de stabiliteit van een dergelijk oeco-systeem waarborgen zijn: hoge temperatuur, ruime watervoorziening door hoge regenval en uit de omgevende bosreserves, een mede door het rijke bevoeiingswater blijvend vruchtbare bodem. In zulke gebieden kan een bevolking van drie tot vierhonderd personen per vierkante kilometer uitsluitend leven van het land. De natte rijstbouw drukt op het milieu een onmiskenbaar stempel van menselijke aanwezigheid, van beheersing door de mens, zonder dat de mens werkelijk verstorend heeft gewerkt op het evenwicht.

Elders lijkt het of de mens een bijrol vervult. Turend naar de kudden wilde hoefdieren in de savannen van Oost-Afrika ontdekt men soms een kluit bont gevlekte koeien, en als men scherp oplet ontwaart men de bijbehorende herder: de Masai. Een herdersvolk, verloren in boomloze verten. Hij telt nauwelijks mee in de bezetting aan groot wild van naar schatting 15 ton biomassa per hectare, overeenkomend met 350 mensen per vierkante kilometer. Of hij nu in dit oecosysteem aanwezig is of niet heeft daar geen invloed op.

Savannegebieden elders in Afrika zijn soms betrekkelijk dicht bevolkt; graansoorten vormen daar het hoofdvoedsel. Maar ook daar wordt nergens het equivalent van de dichtheid aan wilde hoefdieren bereikt, en de natuur wordt in Afrika nergens zo geraffineerd door de mens beheerd als in Zuidoost-Azië.

De variatie in milieus waar de mens tot blijvende vestiging kwam is eindeloos. Hij ging dikwijls een bondgenootschap aan met huisdieren. De natte-rijst-boer deed dat met de karbouw. Met blote handen kon hij per huishouden een oppervlak aan van een halve hectare, met trek- en ploegdieren van drie tot vier hectaren. Nomaden handhaafden zich in de woestijn door hun symbiose met kamelen of schapen, in de steppen met paarden, in de toendra's met het rendier. Maar zelfs zonder zulke bondgenoten slaagden sommige groepen erin zich eeuwenlang

te handhaven in een oecosysteem waarin ze een ondergeschikte rol speelden. De autochtone Australiërs, meesters in de kennis van de geheimen van de natuur, zwervers langs eindeloze horizonten, hebben zich tot voor kort staande kunnen houden, ondanks koude of hitte, droogte of overstroming. Het wordt zo gemakkelijk gezegd, dat onze voorouders van de jacht en de visserij leefden; maar de aborigines, het handjevol dan dat niet van de bedeling leeft, zijn de laatste echte getuigen.

Er is geen biotoop boven het oppervlak van het water, waar ter wereld men maar plantegroei vindt, of de mens heeft die naar zijn hand kunnen zetten. De mate van succes, beoordeeld naar de dichtheid van de soort, was sterk wisselend; de toegangsprijs tot het milieu al evenzeer. Ik wil niet bestrijden, dat jacht en visserij in de wordingsgeschiedenis van de mens van grote betekenis zijn geweest, maar zodra er populaties van enige omvang ontstonden moeten er andere bestaansbronnen geweest zijn. Zwangere en zogende vrouwen en onmondige kinderen zijn een zwaar blok aan het been van de jager. Het wildreservoir moet wel heel rijk zijn en de jachttechniek hoog ontwikkeld om er een nederzetting van een paar honderd man van op de been te houden. Zou men in de *Castra Romana* en het *Oppidum Batavorum* bij Nijmegen omstreeks Christus dagelijks vlees en vis gehad hebben?

Jacht en visserij veronderstellen grote dieren en grote vissen. Maar de niet-nomadische verzamelaar, die geen landbouw kent, kan het soms toch tot grote nederzettingen brengen. Hij behoeft dan een wilde doch handzame calorieënproducent, zoals de sagopalm. De dieren die hem zijn dagelijks eiwit moeten toevoeren variëren tussen garnaltjes en slakken, waarvan het veertiende part vlees is. Op deze bestaanskunstenaars kom ik nog terug.

Adaptatie van de mens

In het verleden zou inteelt bij de mens een rol hebben kunnen spelen bij het divergeren van bevolkingen, maar er zijn geen aanwijzingen dat dit tot ingrijpende verschillen heeft geleid. Evenmin als heterosis, de vorming van opvallende erfelijke nieuwe combinaties, waarvoor de gelegenheid in de moderne wereld steeds ruimer is geworden. Als er ooit een kans is geweest op de vorming van subspecies, is die kans nu wel verkeken. Als een aantoonbaar aspect van toekomstige eenvormigheid zou men kunnen wijzen op de toeneming van de gemiddelde

lengte die aan genetische, trofologische en zintuiglijke invloeden kan worden toegeschreven.

Dat neemt niet weg dat er enige onbeduidende verschillen tussen wat men vagelijk 'rassen' noemt zijn te vinden: in het verschil in aantal te opereren appendices en breuken, in een wat dikkere of dünnere, donkerdere of lichtere huid, in de haren, en dergelijke. Maar men moet wel teruggaan tot het schedeldak van de *Pithecanthropus* om werkelijk te kunnen zeggen: dat ben ik niet.

Evenmin heeft het zin over een onderscheid in intellectuele of culturele prestaties te spreken. De menselijke computer werkt overal op dezelfde wijze, mits de ingevoerde ervaringen en indrukken dezelfde zijn.

Toch blijven er fysieke en fysiologische verschillen tussen bevolkingen die zich uiten in functionaliteit. Men heeft hier pas laat oog voor gekregen, en de culturele antropologen zijn hierbij de biologen voor geweest.

De internationale organisaties (WHO, UNESCO, FAO) hebben zich de afgelopen twintig jaar ingespannen om de rechten en behoeften van de mens te formuleren. Toen is men zich gaan realiseren hoe wankel begrippen als 'normaal' zijn. De pretechnologische mens heeft uitstekend raad geweten met omstandigheden die voor ons met ontbering gelijk staan en met het aanpassen aan zogenaamde tekortkomingen, die ons thans nauwelijks verenigbaar lijken met een menswaardig leven. Zijn wij de succesvol aangepasten aan een levenswijze die per dag de beschikbaarheid van 3000 calorieën en 80 gram eiwit postuleert, doch ons nauwelijks toestaat onze spieren doelmatig te gebruiken, om onze immuniteit passend op te bouwen, of de 'stress' van opvolgende zwangerschappen vlot te doorstaan? Of zijn dat de anderen die hun milieu ook zonder veel techniek beheersen en daarbij soms een virtuositeit openbaren die in het onze verschaald is? Waar zijn de kneusjes, aan deze of aan gene zijde van de lijn, die de over- van de onderontwikkelde landen scheidt?

Adaptatie is een lastig begrip. Men denkt spoedig, en terecht, aan mentaal-sociale processen. Bovendien is het grensgebied tussen functionaliteit en pathologie vaag: is krop bij de mens een aanpassing aan jodiumgebrek of is het een ziekte? Adaptatie dekt heterogene verschijnselen, nu eens van genetische, dan weer van sociale, psychische of fysiologische aard. De adaptatie, die hier bedoeld wordt veronderstelt de aantoonbaarheid van doelmatige verschillen die de homeosta-

sis van het individu of het bestaansevenwicht van de populatie waarborgen. Enkele van de laatste facetten zullen in het volgende de revue passeren.

Parasieten en Pathogenen

Sinds onheugelijke tijden moet de mens partner geweest zijn in oecosystemen. Dit blijkt onder andere uit zijn soorteigen parasieten. Zo zijn er vier humane Plasmodiums die malaria veroorzaken. Deze worden overgebracht door een groot aantal anopheliden. Doch in de praktijk van elk milieu is het maar één soort die als voornaamste vector fungeert. Roeit men die uit dan is de cyclus verbroken. Dergelijke parasiet-vector-gastheer-relaties liggen diep verankerd in de biologie van de mens, zoals blijkt uit de moeilijkheden van bestrijding. De parasiet kan namelijk op korte termijn vormen ontwikkelen die resistent zijn tegen beproefde chemotherapeutica, en ook de muskiet kan resistent worden tegen oorspronkelijke actieve insecticiden. Zowel de parasiet, als de muskiet, bezitten dus een genetisch potentieel, dat dergelijke horden kan nemen.

De mesolithische voorouders van de mens in Afrika woonden nabij het water. In die tijd bevonden zich in dat milieu vector-slakken van schistosomiasis zoals *Bulinus* of *Biomphalaria* en er waren andere zoogdieren, die besmet waren met schistosomen. Aangenomen moet worden, dat de specifieke gastheer-parasiet-relaties van de schistosomen van de mens in die periode ontstaan zijn.

Soms deelt de mens zijn parasiet met andere grote zoogdieren, zoals bij de trypanosomen die de slaapziekte van de mens veroorzaken. Men vindt deze bloedparasieten met name in de tamme varkens van de Kongo doch ook in de wilde antilopen van het Victoriameer. De dieren zijn er niet, of minder, ziek van dan de mens. In het geval van de antilopen is er dus een dierreservoir, dat voor bestrijding moeilijk toegankelijk is.

Malaria, schistosomiasis en slaapziekte kunnen de mens uit zijn woongebied verdrijven. Maar geeft deze zijn koeien op in de gebieden waar de tsetsevlies voorkomt, of trekt hij waterlaarzen aan in het schistosomiasis-moeras, dan behoeven noch slaapziekte noch bilharziose hem te deren.

Het voorgaande is slechts een greep uit de vele mens-parasiet-relaties die bepalen of overigens geschikte biotopen voor de mens aan-

vaardbaar zijn en welke prijs hij betalen moet om er zich toch te kunnen vestigen. De relatie van de mens tot zijn soorteigen parasitaire protozoa en wormen, vooral die welke door vectoren worden overgebracht, is veel meer stabiel en plaatsgebonden dan die tot pathogene bacteriën en virussen. Deze zijn meestal cosmopolitisch. Als de niet-immune mens het agens ontmoet wordt hij slachtoffer. In milieus met spaarzame en onregelmatige invasie kan een wijd verbreide immuniteit zich niet langdurig handhaven: introductie van een specifieke pathogeen kan dan uitlopen op decimering van populaties. Zo hebben mazelen en influenza onder de 'human isolates' van de Pacific een eeuw geleden meer ravage aangericht dan de tuberculose in de industriële dageraad van geurbaniseerde milieus. Van een enkele microbiële ziekte als framboesia, die optreedt waar de berijdbare wegen ophouden, zou men kunnen zeggen dat de treponema's bij een tropisch oecosysteem behoren. Overigens, wat voor de ene gemeenschap autochtoon, is voor de andere exotisch, en vice versa. De pathogene bacteriën en virussen die direct van mens op mens overgaan zijn veel meer mens-specifiek dan milieu-specifiek.

In vele gevallen is het niet zozeer het milieu als wel de gewoonten van de mens in zijn gemeenschappen, die de veroorzakers van infectieziekten voet aan de grond geven. Slechts zelden is het klimaat zelf de boosdoener. Men zou verwachten dat geïsoleerde populaties in 'schone' woestijnstreken vrij blijven van epidemische infectieziekten. Doch dit is niet het geval met de meningitis in de droge tijd, die door stof in de longen wordt overgebracht. Zodra de regens vallen stopt de epidemie.

Vrijwel alle infectieuze en parasitaire ziekten zijn thans te bestrijden. Hierdoor heeft de mens talloze eertijds ontoegankelijke milieus voor zichzelf en zijn economische activiteiten ontsloten. Hij weet, dat hij op zijn tellen moet passen als hij natuurlijke evenwichten door het graven van kanalen of het aanleggen van dammen verstoort. Toen Ross in 1897 in Sierra Leone de rol van de malariamuskiet ontdekte, dichtte hij: 'Death where is thy sting?'. De biologische leefbaarheid van talloze tropenmilieus is inmiddels verregaand verbeterd. De rekening wordt echter gepresenteerd op demografisch terrein, om van sociaal-economische leefbaarheid maar niet te spreken.

Fysieke factoren

Een simpel voorbeeld van een fysieke verandering is de toename van het aantal erythrocyten en het haemoglobinegehalte van het bloed bij bergbewoners, een aanpassing aan de moeilijker verwerving van zuurstof op grote hoogte. Het standaardgehalte aan hemoglobine kan ook onder andere omstandigheden variabel zijn, zonder dat er bij matig lage waarden sprake is van onaanvaardbaar, dus pathologisch, functieverlies. Wanneer onvoldoende eiwitbouwstenen beschikbaar zijn voor een hoog algemeen niveau, worden er soms minder besteed voor bloedproductie. Het pitje van de lamp wordt wat lager gedraaid.

Een normale reactie op afkoeling van de huid bestaat uit rillingen, onwillekeurige spierarbeid die de warmte produceert om de temperatuur van de huid op een verdragelijk peil te brengen. Een gezonde, krachtige Caucasiër die tracht onder de blote hemel te slapen in de Australische winter, zoals de inboorlingen dat doen - naakt, in de rug een takkenscherm en voor zich een klein vuurtje - ligt de hele nacht te rollen en te rillen en kan de slaap niet vatten. Daarbij blijft zijn huidtemperatuur normaal: hij reageert op de koude met een verhoogd metabolisme. De inboorlingen slapen onder dezelfde omstandigheden rustig, terwijl de huidtemperatuur van de voet daalt tot 12°C. Zij reageren op de koude met een toegenomen isolatie van de periferie. Ook wanneer ze in de zomer aan winterse temperaturen worden blootgesteld, reageren ze op dezelfde wijze. Inboorlingen afkomstig van de warmere streken bij Darwin vertonen hetzelfde verschijnsel, doch in mindere mate. Bij de Caucasiërs werd een warmteafgifte van 49 cal/m²/uur gevonden, bij de kustbewoners 43 cal, bij de binnenlanders 37 cal. De betrokken onderzoekers besloten hieruit, dat de inboorlingen een aangeboren vermogen hebben om afkoeling te verdragen zonder metabolische compensatie, en dat dit toeneemt bij langdurig blootstellen aan koude.

Invloed van de voeding

Het is echter de factor voeding die van de grootste betekenis is en die zich uit op uiteenlopende individuele of collectieve niveaus. Voeding moet hier niet alleen opgevat worden als het totale effect van beschikbaar voedsel, doch ook van wat er voor het individu overblijft tengevolge van infectieuze en parasitaire infecties en infestaties. Omdat be-

lasting door infecties in de praktijk synergistisch is met voedingsdefecten, moeten beide aspecten als één geheel beschouwd worden: wat de mond binnengaat is belangrijk, doch wat voor de stofwisseling van de weefsels ter beschikking komt, is beslissend.

De voeding is van invloed op het geboortegewicht, het groeipatroon, de volwassen lengte, het tijdstip van geslachtsrijpheid, de lichaamsbouw, het interval tussen geboorten, de hoeveelheid en de duur van de lactatie, het kindertal, de gemiddelde levensduur, de fysieke prestaties, de aard en het effect van infectieziekten, de mortaliteit vooral in de kleuterperiode, de schoolprestaties en het intelligentiequotiënt.

Het laatste aspect is het moeilijkst benaderbaar. Afgezien nog van genetische factoren is het lastig voeding en milieufactoren te scheiden. Bij de apathische ondervoede kleuter is er een hiaat in de verwerking van zintuigelijke ervaring. Kan hij dat later nog compenseren? Het intelligentie-deficit is experimenteel vooral in een zeer vroeg stadium aantoonbaar. Doch vóór de geboorte is het kind betrekkelijk safe door de intra-uterine voeding en na de geboorte door de praktijk van borstvoeding, die in het onderontwikkelde milieu nog altijd van grote betekenis is. In de kwetsbare periode van overgang op onvolwaardig vast voedsel zijn de hersens wellicht al te ver gedifferentieerd om door wanvoeding veroorzaakte intelligentiegebreken van belang te doen zijn.

Malcolm heeft kort geleden, op grond van geboortedata uit missie-registers, zeer spectaculaire en nauwkeurige groeicurven kunnen opstellen van verscheiden hooglandmilieus in Nieuw-Guinea. Hierbij kwamen opvallende feiten aan het licht, onder meer dat de zogenaamde pygmeeën nimmer hun volledige groeipotentie bereiken door beperkende factoren in hun voeding. Hij vond grote verschillen in de bevolkingsgroepen van Nieuw-Guinea. Hij postuleert dat de lengte van volwassenen bepaald wordt door de groeisnelheid in de jeugd, en deze weer door de voeding. Puberteit en menarche vertonen tijdsverschillen van 4 tot 5 jaar; bij de kleinste Papoea's is de gemiddelde menarche naar 18 tot 19 jaar verschoven. Op grond hiervan bepleit Malcolm een verhoging van de gemiddelde schoolleeftijd. In geen van de onderzochte groepen was er sprake van wanvoeding; wel van een aanpassing aan een lager voedingsniveau.

Het effect van voeding in Melanesische oecosystemen

De verstreckende invloed van voeding kan toegelicht worden aan de

hand van uiteenlopende oecosystemen in Nieuw-Guinea. In de betreffende gemeenschappen wordt niets geïmporteerd; de dorpen verwerken er al hun voedsel uit een gebied dat zelden meer dan tien kilometer doorsnee heeft. Afhankelijk van het natuurlijk milieu zijn sago, taro, yams en bataten er hoofdvoedsel, dat wil zeggen dat ze voor 80 tot 90 procent van de opgenomen calorieën aansprakelijk zijn. De structuur van de gemeenschappen brengt mee, dat het voedselpakket regelmatig gedistribueerd is over de individuen, met weinig uitschieters.

Sago-eters In drie dorpen vormde sago (moeizaam geklopt uit het merg van de palm *Metroxylon rumphii*), een zetmeelleverancier die alleen 'kale' calorieën levert, het hoofdvoedsel. De enige 'landbouw' bestond uit het af en toe bijwerken van de reusachtige rhizomen van deze palm, wat praktisch geen sporen achterlaat. De mensen waren dus sedentaire verzamelaars in een natuurlijke omgeving.

De levensomstandigheden in deze dorpen waren in zeker honderd jaar weinig veranderd, al bezoeken thans de kinderen een missie- of zendingsschooltje, en is men, althans op zondag, aangekleed. De invloed van het Bestuur in dergelijke milieus is zwak door hun onbereikbaarheid. Het is niet gemakkelijk zulke bestaansvoorwaarden te verbeteren; het dagelijks eten was dus hetzelfde gebleven. In geen van deze dorpen brandde er na donker licht.

Er konden drie 'sago-milieus' worden onderscheiden.

1 Het best waren er aan toe de sago-eters aan een ondiep zoetwatermeer van de Vogelkop. Sago was daar in ruime mate beschikbaar, ook de lekkernijen die deze palm volgens Rumphius 'zo goed is' te produceren. Dat zijn vette keverlarven, die in vermolmd bast gekweekt worden en het jonge palmiet, de 'millionairs' salad'. Het meer leverde malse moerasvaren (*Stenochlaena* sp.) in grote hoeveelheden en verder veel kleine kreeftjes. Bij dit milieu behoorde geen *Anopheles* en er was dus geen malaria.

2 Ongunstiger was het dorpsmenu in zwaar begroeide voetheuvels van de Torricelli-keten. Hier volgt de sagopalm de kleine bergriviertjes. Sago wordt hier, bij gebrek aan dierlijk product, aangevuld met veel halfwilde bladgroenten, met vruchten van de broodboom (*Artocarpus*), met cocosnoot en bananen. Malaria was hier hyperendemisch.

3 Het slechtst was de toestand in een groot op palen boven het zee-

water gebouwd dorp aan de Waropenkust, ofschoon malaria hier niet meer dan mesoëndemisch was. Het ligt bijna tien kilometer uit de vaste wal binnen een riviermond in de mangrovegordel. Bij eb ziet men uit over een soort wad, bij vloed staat het water een voet onder de vloer. Voor deze mensen heeft de vaste wal geen betekenis voor voedselverwerving. Ze leven geheel van het kustmoeras. Dit levert sago in grote hoeveelheden, maar toch nauwelijks voldoende voor dit volkrijke dorp, zodat er een matig gebrek aan calorieën heerste. Hier was wel dierlijk product beschikbaar, doch uitsluitend klein grut zoals garnalen, mosseltjes, slakken en kleine visjes.

De verschillen in gezondheid waren opvallend.

In het goede milieu was het geboortegewicht hoger, de zuigelingen groeiden vlot dank zij een goede en langdurige moedermelkproductie, de kindersterfte was gering, het aantal overlevers duidelijk groter, de volwassenen waren gezond. In de beide 'slechte' dorpen was inderdaad alles slechter: het geboortegewicht was laag, de lactatie minder en korter, de groei was vertraagd, het gemiddeld aantal kinderen was lager door een hogere sterfte, de oudere vrouwen waren mager en rimpelig. In het paaldorp was er sprake van overbevolking in vergelijking met het voorhanden sago-areaal. In het beste dorp maakten oud en jong een bijzonder opgewekte en vitale indruk.

Taro-eters In het heuvelgebied aan het ondiepe meer van Ajamaroe leeft men in hoofdzaak van taroknollen (*Xanthosoma*, *Colocasia*). Naast zetmeel bevat taro ook eiwit en andere componenten en is dus niet zo uitgeloozd als sago. Het hoofdvoedsel was dus beter. Daarnaast had men nog maïs, aardnoten, bladgroenten en vissen en kreeftjes uit het meer. Het onderzochte dorp was een jaar of tien tevoren op die plaats door het Bestuur geconcentreerd, doch het zag er uit of het nooit anders geweest was. Overal om de hutten groeide nuttig produkt. Er was geen gebrek aan bouwgrond doch men kon surplus producten als aardnoot niet kwijt zonder er 60 kilometer naar de kust voor te moeten lopen.

Deze mensen waren klein van stuk, vermoedelijk genotypisch klein. De gemiddelde afstand tussen geboorten was $2\frac{1}{2}$ jaar. De zuigelingen werden ijverig en lang en met veel succes gezoogd en hun eerste voedsel was goed van samenstelling. De kindersterfte was laag, de malaria van weinig belang. In voedings- of gezondheidstoestand werden geen grove ongerechtigheden ontdekt ook al was de gemiddelde consumptie

per dag niet meer dan ongeveer 1500 calorieën, met omstreeks 35 gram eiwit.

Bataten-eters Het meest intrigerend is het oecosysteem in het hoogland tussen 1500 en 2000 m hoogte. Hier is voor een miljoen mensen de bataat (*Ipomoea batatas*) de staf des levens. Ook het blad wordt gegeten, doch om onnaspeurlijke culturele redenen soms ook niet, met als effect een merkkelijk verlies aan kwaliteit van de voeding. Op deze hoogte is het koud, maar de mensen zijn hardnekkig naakt, zelfs als ze geld in hun palmbladgordel verborgen houden. De hutjes zijn goed geïsoleerd, er brandt altijd een vuurtje. Het zijn prima boeren, al gebruiken ze niet meer dan een kapmes en een graafstok.

Men ziet er prachtige omheinde akkertjes, met een goed systeem van irrigatie en composten. Gewoonlijk produceren deze een jaar of vier bataten; dan ligt het land een 15 jaar braak onder *Casuarina*, een boom die voor brandstof en huizenbouw onontbeerlijk is. Men houdt, neen, men vertroetelt, grote varkens. Doch dit zijn geen eetvarkens in de gewone zin, maar feestvarkens. Zij worden hoogstens eens per jaar geslacht met uitgebreid ceremonieel, waarbij men zich ongens eet.

Dit mens-varken-*Ipomoea*-oecosysteem laat wel sporen in de begroeiing achter, vooral als er periodiek bij gebrand wordt. In gebieden waarvan men weet dat ze eeuwen geleden bewoond waren ziet men thans eindeloze golvende grassteppen. Maar het systeem werkt blijkbaar zeer langdurig. Niet lang meer, want overal in Oost Nieuw-Guinea komen autowegen en dagelijks snorren Cessna's boven de bergen en overal plant men koffie. Natuurlijk zijn er verschillen in gezondheid. Wanvoeding bij kinderen komt er verspreid voor. Niet overal is de voedingstoestand even bevredigend. Maar als men zich eenmaal de smalle basis van hun bestaan realiseert, staat men verwonderd over de lichamelijke prestaties van mannen en vrouwen.

Hun oecologie is een uitweiding waard, want er zijn merkwaardige verschijnselen van adaptatie waar te nemen.

De mannen zijn er flink van postuur en dikwijls uitzonderlijk gespierd. De vrouwen zijn praktisch altijd of zwanger of zogend. Desalniettemin zeulen ze dagelijks vele kilometers met vrachten bataat van 30-40 kg over ruige bergpaden. Ook zonder die vrachten zitten de witmensen dan te puffen en te zweten, maar niet zij. Zij vergasten de onvermijdelijke toeristen soms op inspannende krijgsdansen. Doch het zijn niet de weldoorvoede toeristen die geschikt zouden zijn om naar

de olympische spelen af te vaardigen.

Enige tijd geleden hebben Australische onderzoekers eens een groep mannen gekeurd op de fysieke eisen voor de Royal Australian Airforce; de Papoea's kwamen er beter af dan de Australische recruten. Een vergelijkende studie heeft uitgewezen, dat met stijgende leeftijd de Australiërs zwaarlijvig worden en dat hun bloeddruk en hun bloedcholesterolgehalte stijgt; doch geen van deze contemporaine schrikbeelden bedreigt de batatenetende Bergpapoea's. Ofschoon de hen dagelijks beschikbare hoeveelheid voedsel in calorieën ruim voldoende is, kan een dagmenu niet meer dan een derde van het eiwit inbrengen van de geformuleerde behoeften.

Afgezien van hun excellente fysiek kunnen voorts als opvallende bijzonderheden genoemd worden dat ze nauwelijks drinken en nauwelijks zweten, dat de verhouding natrium : kalium in hun voedsel 1 op 300 is vergeleken met 2 op 1 in een westers menu, dat daardoor hun urine sterk alkalisch is (pH 8-9,5), dat ze slechts 2-3 gram ureum per dag uitscheiden (tegen 20-30 g bij personen op een 'normaal' dieet) en dat hun urine relatief meer hippuurzuur bevat dan die van een paard. Zowel hun minerale als hun eiwitstofwisseling roept dus problemen van homeostasis op die verder gaan dan de bespreking van hun macro-oecosysteem. Doch de mens herbergt ook nog een micro-oecosysteem, hoewel dat zelden de aandacht trekt, maar dat bij deze batateneters de lust tot onderzoek prikkelende eigenaardigheden vertoont.

Invloed van de darmflora Bij bepalingen van stikstofbalansen van goed gevoede volwassenen bleken deze steeds negatief te zijn; volwassenen in de 'steady state' behoren een stikstofevenwicht te vertonen. Groeiende kinderen houden stikstof in hun weefsels vast; bij hen moet dus een positieve stikstofbalans verwacht worden. Maar de onderzochte batatenetertjes waren tegen verwachting ook negatief. We moeten aannemen dat een groot deel van de Papoea-populatie in zijn normale oecosysteem per dag meer stikstof uitscheidt dan met het voedsel wordt opgenomen. De uitgescheiden stikstof is in ongeveer gelijke hoeveelheid aanwezig in de urine en de faeces. De laatste hebben een afwijkend karakter: ze zijn volumineus, de dagelijkse hoeveelheid ongeveer driemaal 'normaal' en ook hun verdere eigenschappen doen een abnormale darmflora vermoeden. Wij geloven het verschijnsel van de negatieve balansen niet anders te kunnen verklaren dan door stikstofbinding door darmbacteriën aan te nemen.

Die stikstof zou afkomstig kunnen zijn uit de lucht, waarvan de mens per dag met zijn voedsel 1 à 2 liter inslikt. Afgezien daarvan is ook in de dikke darm door diffusie uit de sterk gevasculariseerde wand stikstof aanwezig tot een waarde van 564 mm Hg. Te berekenen is, dat per minuut 2 ml stikstof geresorbeerd moet worden om een deficit van 2 gram per dag aan te vullen. Theoretisch lijkt deze kant van de hypothese dus wel veilig.

Coecum en colon van de mens herbergen miljarden microörganismen in een groot aantal soorten. Deze verkeren in een labiel en dynamisch evenwicht dat aan de ene kant afhankelijk is van het substraat en de fysieke factoren van het milieu, aan de andere een grote invloed uitoefent op de structuur van de darmwand. Er is van de darminhoud gezegd dat ze zich gedraagt als een orgaan, zozeer is ze geïntegreerd in de fysiologie van de darm. Wat voor betekenis kan de paradoxaal stikstof- en eiwitrijke inhoud van de darm hier dan hebben? Hipsley en Bergersen hebben aangetoond, dat er een merkelijke concentratie van stikstofbinders in aanwezig is. Kan het zijn dat, evenals bij andere zoogdieren, bacteriële producten uit de darm voor de stofwisseling beschikbaar komen?

Wij zijn nog niet zover dat wij kunnen aantonen, dat atmosferische stikstof, omgezet in bacteriëneiwit, van betekenis is voor de voeding van de Bergpapoeas. Maar het heeft er tenminste de schijn van. In dat geval zouden ze beschikken over een secundaire stikstofcyclus, net als de leguminosen.

De darmflora van de hooglanders heeft nog een ander bijzonder aspect. Tijdens de periodieke varkensfeesten treedt er een darmziekte op, die in deze epidemische vorm alleen waargenomen is bij de hoogland-batateneters. Dit is 'pig-bel' of enteritis necroticans, veroorzaakt door de *Clostridium* van het gasgangreen. De ziekte kan tijdelijk en plaatselijk grote ravages aanrichten. In een geïsoleerde populatie van 8000 maakte pig-bel in 1963-64 een vijfhonderd slachtoffers met vele sterfgevallen terwijl een groot aantal alleen gered kon worden door operatieve resectie van duodenum en jejunum. De verklaring kan zijn, dat met het slecht bereide varkensvlees de darm door een exogene *Clostridium* geïnfecteerd wordt, doch ook dat normaal aanwezige endogene Clostridia op het veranderd substraat reageert door invasief te worden.

Hoe het ook zij, de batateneters zijn partners in een specifiek oecosysteem en beschikken als gevolg daarvan over een specifiek intesti-

naal micro-oecosysteem, waardoor zij blijkbaar geadapteerd zijn aan een hoog-koolhydraat, laag-eiwit menu, doch niet aan een hoog-eiwit, hoog-vet menu.

De verantwoordelijkheid van de mens

Het voorgaande is een biologisch boeketje wellicht wat willekeurig geplukt uit de menselijke oecosystemen. Hier ligt nog altijd, en in deze tijd van snelle overgang misschien meer dan ooit tevoren, een vruchtbaar gezichtspunt om de relatie tussen mens en milieu te begrijpen.

Een eeuw geleden heeft Captain Cook zijn bewondering uitgesproken nadat hij geconfronteerd was met de a-technologische mens in Polynesië. De bioloog en de socioloog die de kans krijgen zich te verdiepen in uiteenlopende cultuur/natuur verhoudingen zullen zijn gevoelens delen. Geen menselijke samenleving is minder dan menselijk in de volle zin des woords. Ieder heeft zijn complex maatschappelijk bestel, zijn creativiteit, zijn romantische tradities, zijn genuanceerde moeder-kind-relatie, kortom zijn eigen menselijk gezicht. Onder de zogenaamd primitieven vindt men bestaanskunstenaars zonder weerga. Ze hebben de beperkingen van hun bestaan gehanteerd met een virtuositeit die ons diep in onze technologische schulp doet kruipen. Zijn zij de aangepasten of wij? Hebben zij menselijkerwijs minder bereikt, zijn zij ongelukkiger dan wij, die de technologische cocktail van modern fysiek, mentaal en sociaal welzijn zo gemakkelijk in de keel gegoten krijgen?

Men kan respect hebben voor het nuttige effect van de alarmkreet van Orr en De Castro, thans 15 jaar oud en nog steeds volop naklinend, dat twee derde van de wereldbevolking uit hongerlijders bestaat, omdat ze niet aan onze 3000 calorieën en 80 gram eiwit per dag toekomt. Maar dit is geen testimonium van mindere functionaliteit. Het is in feite een grove onderwaardering van biologisch-culturele complexen en een onverantwoorde ophemeling van sociaal-economisch-technologische streefdoelen.

Ons technologen, agronomen, hygiënist en andere beknagers van de homeostasis van ons soort schort eerbied voor en inzicht in de biologie van de mens, daarbij inbegrepen zijn sociale waarde en waardigheid. De relaties tussen mens en natuurlijk milieu, en zijn vermogen tot aanpassing, zijn een verwaarloosd aspect van volks- en wereldgezondheid. Er is niet veel tijd of gelegenheid meer om lessen te trekken

uit de bestaanswijze van de pre-technologische mens. Het is hoog tijd dat de bioloog zijn eigen soort *au sérieux* gaat nemen. De hygiënist, in de breedste zin, zal zich meer bewust moeten worden van de taak, die hem in het kader van de zeepbel is toebedeeld. We moeten op onze tellen passen. We zijn verblind door de mogelijkheden die onze rede en onze speurzin voor ons uitstalt. Maar de fragiele zeepbel zal door het fragiele zoogdier met biologische wijsheid gehanteerd moeten worden.

De invloed van de technische ontwikkeling op de oecologie van de mens

PROF. DR. J. W. TESCH

Inleiding

De reactie van de mens op invloeden van buiten is gebonden aan zijn genetisch potentieel, als soort en als individu. Daarbij kan hij, als denkend wezen, zich tot op zekere hoogte rekenschap geven van wat bij doet. Zijn reacties, zijn responsies op de omgeving en de zich daarin afspelende gebeurtenissen worden samengevat als zijn gedrag, en als het goed is, berust dit gedrag op inzicht; dit wordt mede bepaald door een gezamenlijk met soortgenoten opgebouwd patroon.

Vrijwel alle recente veranderingen van het aardse milieu berusten op menselijke beslissingen. Die worden meestal met de beste bedoelingen genomen, maar dit is niet voldoende: men dient terdege te beseffen wat men doet, want de mens heeft de weldaden van de biosfeer ontvangen, maar nu dreigt hij ook vernietiger en verstoorder ervan te worden. Met andere woorden: de verantwoordelijkheid voor het beheer van het totale milieu, en de invloed van de toepassing van onze kennis worden onvoldoende beseft. Dit heeft vooral betrekking op de chemisch-fysische basis van onze technische vooruitgang: een krasje op de nieuwe auto verontrust de meeste mensen meer dan het vervuilen van het milieu van hun woon- en recreatie-areaal.

Om de schadelijke invloeden die de mens op het milieu van hemzelf en zijn medeschepselen uitoefent binnen toelaatbare perken te houden, zal niet alleen de wetenschap van het leven (de biologie, de algemene oecologie, de toxicologie, enz.), maar zullen ook de menselijke gedragswetenschappen meer aandacht moeten krijgen. In Amerika worden deze wetenschappen dan ook wel samengevat als 'life sciences'. Dit zal moeten leiden tot een gemeenschappelijke benadering van de vraagstukken.

De problemen waar het om gaat zijn van dien aard, dat tijdens het CIBA-symposium van 1962, dat als titel had 'Man and his Future',

werd gesteld: 'Het is de plicht van de biologen om de problemen met betrekking tot de toekomst van de mens en zijn biotoop en de hele biosfeer te bespreken, zelfs als men erkent, dat dit niet altijd kan berusten op exacte uitkomsten van wetenschappelijk onderzoek.' Daarbij dient de nadruk gelegd te worden op het laatste zinsdeel. Dat neemt niet weg, dat hetgeen al wel bekend is, voldoende argumenten levert om de zorg voor het milieu met grote energie aan te pakken.

Dit geldt ook voor de problemen van gezondheid en ziekte van de mens. De bedoeling van deze bijdrage is dan ook, enkele gegevens te vermelden en enkele beschouwingen te wijden aan de gezondheidsaspecten van het vraagstuk der technische ontwikkeling.

De geschiedenis van de meest ontwikkelde zoogdiersoort, *Homo sapiens*, omvat in het pretechnische tijdperk tenminste honderdduizend jaar. Gedurende die tijd heeft hij zich kunnen handhaven, zij het soms met moeite en ten koste van vele individuen, en zij het op een in onze ogen relatief laag niveau, zeker als men let op de marginale voedings-toestand en de hoge kindersterfte.

Men spreekt de laatste tijd wel over de mens als de 'naked ape', als de 'ethical animal', wat de problematiek waarmee we ons bezig houden goed uitdrukt. Pas in de allerlaatste fase van zijn bestaan is deze soort een biologisch succes geworden.

Hier zal een poging gedaan worden deze mens te zien zowel als manipulator van zijn eigen oecosysteem als in zijn rol van respondent op de componenten van het gestoorde milieu dat hij zelf heeft doen ontstaan. Daarbij kan hij worden beschouwd vanuit een biologische gezichtshoek; hij vormt dan een deel, zij het een zeer bijzonder deel van het leven. Maar hij is door zijn technische ontwikkeling is staat tot verandering van het milieu; hij is daar trouwens op relatief kleine schaal al ettelijke duizenden jaren mee bezig. Maar het telkens weerkerende thema van de (hoewel door sommigen overdreven geachte) profetieën, die door biologen, medici, maar ook door mensen van andere vakgebieden en door vele publicisten worden uitgesproken, is de schaal en de onomkeerbaarheid van de veranderingen.

Als men sommige beschouwingen van de laatste tijd kritisch beziet, kan men zich wel eens afvragen of de uitspraak van Abelson 'From the biological point of view we have to consider rapid growth with suspicion' niet ook van toepassing zou kunnen zijn op de onverwacht snelle groei van de publiciteit over milieu en oecologie. Maar als troost kan dienen, dat men onlangs in de *Economist* kon lezen: 'Even the foggiest

words are a less dangerous additive to the atmosphere than an unlimited increase of CO₂.' Hoe dit ook zij, het is goed dat deze belangstelling zowel nationaal als internationaal snel is toegenomen.

De bestudering van de oecologie van natuurlijke levensgemeenschappen omvat de relatie van groepen van organismen of van een organisme tot het milieu, en de relaties met individuen van de eigen soort die van betekenis zijn voor de voortplanting, voor de zorg voor de jongen, en voor de sociale samenwerking die nodig kan zijn bij de verdediging tegen vijanden. Het aantal variabelen is hierbij bijzonder groot en het is zelden mogelijk van oecologische 'wetten' te spreken. Dit wordt nog moeilijker als de mens erin wordt betrokken.

Biologie en oecologie van de mens

Nieuwe dimensie door de mens zelf gegeven De mens, ontstaan als een cerebraal zoogdier, een 'naked ape', is tegelijkertijd een 'ethical animal' geworden. Maar 'As an animal, man is more destructive than any other, but he is also more imaginative and creative and ingenious than any other - and he evolved a conscience.' (Peter Scott). Daarom ligt voor deze soort de oecologie op een ander plan, al dient de mens zich bewust te blijven van de biologische basis van zijn leven, want economie en zelfs sociologie vormen niet het sluitstuk van zijn bestaan als soort.

Bovendien is aan de term oecologie bij de mens als het ware een nieuwe dimensie gegeven, een schaalvergroting en een versnelling, waardoor hij veranderingen aanbrengt die in het geologisch verleden duizenden of tienduizenden jaren nodig hadden. In het bijzonder dient men hier de urbane oecologie in de beschouwing te betrekken, omdat het juist de urbanisatie is, die typerend is voor de omstandigheden waaronder de mens in het technisch tijdperk leeft en zal leven. Deze urbanisatie is ontstaan door de diversiteit en de specialisatie van de activiteiten van de mens. Doordat sinds de vorige eeuw het aantal individuen zo sterk is gestegen en tegelijkertijd de communicatie en geïntegreerde samenwerking van steeds meer specialistische activiteiten zo sterk is toegenomen, is verstedelijking in exponentieel tempo een onafwendbaar gevolg.

Aanpassing van de mens als soort Het begrip adaptie in de zin van Darwin houdt in het vermogen van een soort om met succes te func-

tioneren en zich te vermeerderen en uit te breiden in voor hem nieuwe territoria.

In deze zin is de species 'mens' aangepast aan de door hemzelf gecreëerde omstandigheden; daarbij zijn van biologisch standpunt van de soort uit gezien de factoren grote aanpassing, toenemende populatie, uitbreiding van het biotoop en beheersen van de aarde, tekenen van een groot biologisch succes. Dat dit succes met zich meebrengt een achteruitgang van het totale oecologische systeem en een nivellering van de diversiteit van de natuur kan tenslotte gevaarlijk worden voor de soort, die vanwege zijn succes een beheerser is geworden, maar onvoldoende heeft beheerd. Daarom zou de mens in het licht van een toekomstige bestudering gezien kunnen worden als een 'passing disaster', waarbij de tweede helft van de 20ste eeuw later wellicht door de geologen als een 'chloorhorizon' zal worden geclassificeerd door de in deze periode gesedimenteerde persistente chloorverbindingen.

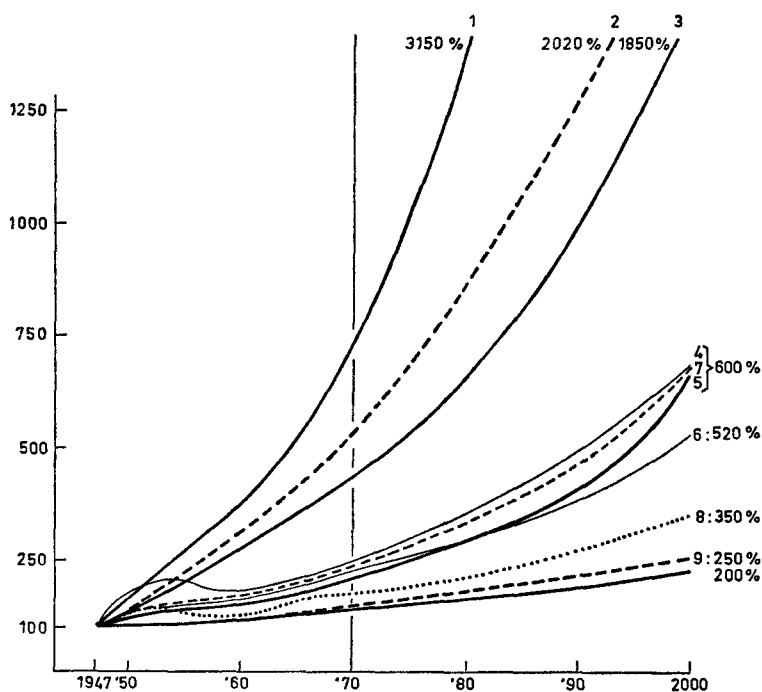
Het genetisch patroon van de soort is waarschijnlijk in de korte periode van het bestaan van de mens weinig of niet veranderd. De 20.000 genenparen, die de constitutie van de mens bepalen, openen de mogelijkheid tot aanpassing. Vooral door zijn polymorfie, waaronder in hetzelfde woongebied heterozygoten en homozygoten naast elkaar bestaan.

De aanpassing van de mens vormt een moeilijk probleem vanwege de paradox, dat juist het grote aanpassingsvermogen maakt, dat de mens zich voegt naar omstandigheden en gewoonten die op de lange duur nadelig voor individu en soort zijn. Het in leven blijven en zich voortplanten van individuen met een genetische aanleg voor, bij voorbeeld, diabetes die van jongs af aan heeft bestaan, vergroot de kans op een groter aantal individuen dat verzorging nodig heeft.

Het bijzondere van de menselijke oecologie De mens heeft zijn biotoop over een groot deel van de aarde uitgebreid en grote invloed op de biocoënosen gekregen. Hij bestaat weliswaar, zoals alle levende wezens, dank zij het milieu en ondanks het milieu, en hij ontvangt de weldaden van het milieu, maar hij is tegelijkertijd de manipulator en vaak genoeg de verstoorder van dit milieu. Maar bovendien is hij in staat om de effecten van zijn manipulaties met de oecologische systemen te bestuderen. Hij zou dus in staat moeten zijn, dat manipuleren tot werkelijk beheeren te maken. Dat dit tot nu toe onvoldoende is gebeurd, is iets anders. De vraag waarom dit niet of onvoldoende is ge-

beurd, dient ons dus ook bezig te houden.

De oecologie van de mens omvat, volgens de definitie van Sargent, de studie van individuen en populaties als biologische entiteiten, zoals die in hun verschijningsvorm worden bepaald door maatschappij en cultuur. In het bijzonder dient bestudeerd te worden, hoe de invloeden van de omgeving de gezondheid en het welzijn van de mens bepalen en, omgekeerd, wat het effect is van menselijk ingrijpen. Humane oecologie omvat daardoor meer dan de bestudering van de evenwichten zoals die worden aangetroffen in een vijver of een klein meer. Toch kunnen de kennis van de samenhang in natuurlijke gemeenschappen



Toename van ontwikkelingsfenomenen (1947 = 100): 1 = goederenvervoer, 2 = elektriciteitsverbruik, 3 = hoeveelheid chemische produkten, 4 = automobielproduktie, 5 = bruto nationaal produkt, 6 = aardolieprodukten, 7 = papier en cellulose, 8 = staal, 9 = zeep en detergents. De onderste lijn geeft de bevolkingsaanwas (vrij naar gegevens van David Archbald, Managing Director, Arboretum, Madison).

en die van de ethologie van de hogere dieren van nut zijn om te begripen, hoe het oecosysteem waarvan de mens een deel is en waarvan hij de opperbaas is, is ontstaan en hoe het zou kunnen blijven bestaan.

Wat ons in dit verband bezig houdt, is echter vooral de vraag: hoe is de toekomst van deze soort? Welke betekenis hebben bevolkingsgroei, urbanisatie en chemificatie op de gezondheid en het welzijn van de soort van nu en zijn in de volgende generatie levende individuen?

Het bijzondere van de invloed van de technische beschaving bestaat vooral in de diversiteit, in de duizenden nieuwe stoffen, die voor de in miljoenen jaren gegroeide oecosystemen vreemd en onverteerbaar zijn. Bovendien is het schrikbarend als men moet vaststellen, dat elke toename van de bevolking leidt tot een veelvoudige toename van de milieu-aantasting (meer auto's, minder groen, meer brandstofverbruik, snelle depletie van de natuurlijke hulpbronnen, nivellering; zie figuur).

De grote problemen, waarvoor we staan komen tot uitdrukking in de hoofdpunten van het programma voorgesteld voor de op initiatief van Zweden in 1972 te houden conferentie van de Verenigde Naties over 'Problemen van het menselijk milieu', te weten:

- 1 Problemen van de menselijke nederzettingen
- 2 Problemen van het beheer van de natuurlijke hulpbronnen
- 3 Problemen van de verontreiniging en degradatie van het milieu

De biotoop van de mens, en de invloed van zijn technische verworvenheden daarop zijn zo veelomvattend, dat het onmogelijk is alle aspecten ervan te behandelen. Daarom beperkt het volgende zich tot een beschouwing over de beïnvloeding van de gezondheid in het geurbaniseerde milieu.

Wat is gezondheid?

Gezondheid is een inspanning De mens is, evenals alle andere levensvormen, gedurende zijn bestaan als soort blootgesteld geweest aan wisselende omstandigheden van biologische, chemische, fysische en sociale aard. Indien tussen deze omstandigheden niet een zeker evenwicht bestaat, van zekere balans, leidt dit tot onaangepastheid, tot manifeste ziekte of tot de dood.

Hier dient nu al vastgesteld te worden dat, hoe belangrijk het ook is om, bijvoorbeeld, het effect van een bepaalde stof uit de atmosfeer of een geestelijk belastende factor te bestuderen, men steeds rekening moet houden met de mogelijkheid van een combinatie van exogene

factoren die samen de totale belasting vormen. Op deze belasting reageert de mens met een genetische of tijdens het leven voor de geboorte verkregen weerstand, of met verstoring van de gezondheid.

Er is een Franse uitspraak die zegt, dat gezondheid is 'une situation pénible, qui ne préconise rien de bien'. Afgezien van het raillerende karakter van deze woorden is wel duidelijk wat ze bedoelen: het bestel waarin de mens leeft en de subtiele bouw van zijn organen, weefsels en biochemische evenwichten zijn kwetsbaar. Toch blijft normaliter het organisme met zijn celorganellen, cellen, weefsels, organen en lichaamsvochten (het 'milieu intérieur') vrijwel ongewijzigd functioneren onder de wisselende omstandigheden van voeding en de toevoeging van stoffen aan de lucht die hij inademt waarmee de omgeving het confronteert.

Ziekte kan men zien als een derailement in de regulatie van de aanpassing, een verstoring van een of meer van de vele dynamische evenwichten in het organisme van dier of mens. Dit zou men ook kunnen zeggen van de verhouding tussen mensen en mensen, en zo kan de mens beschouwd worden als een sociaal opzicht 'endangered species'.

Gezondheid is dus wat anders en wat meer dan niet-manifest-ziek-zijn. Het is een wezenlijke activiteit. Gelukkig hoeven we zelf niet de mechanismen in ons interne milieu te sturen. Het levensproces, met de zich steeds vernieuwende cellen en als op computers geprogrammeerde biochemische processen, waarbij een belangrijke marge aan veiligheid is ingebouwd, is zo veelzijdig, het terugkoppelingsmechanisme is zo versatiel, dat men zich eerder kan afvragen, hoe het komt dat een mens gezond is dan dat men vraagt naar de oorzaak van een ontsporing van deze processen die zich manifesteert als ziekte. Gezondheid is dus geen statisch begrip; het is situatief en relatief, het is een voortdurend reageren, responderen, een aangepast zijn, een streven naar een toestand die in uiterste perfectie onbestaanbaar is.

Gezondheidsmeting Men kan gezondheid van een mens beschrijven aan de hand van een beperkt aantal meetbare fysiologische, of zelfs psychologische signalen, die dan binnen bepaalde grenzen als normaal worden beschouwd. Er is daarbij geen scherpe scheiding tussen 'normaal' en 'abnormaal'; er is een geleidelijke overgang tussen de betere en minder goede of onvoldoende aanpassing.

De gezondheid van een bevolking of bevolkingsgroep is nog moei-

lijker te meten. Dit gebeurt aan de hand van sterfte- en ziektecijfers, waarbij de sterfte onder zuigelingen en jonge kinderen meestal de duidelijkste aanwijzing geeft. Vrijwel overal ter wereld is deze in de laatste decennia sterk gedaald, in Nederland het sterkst. In Nederland zijn ook de totale sterfecijfers sinds de vorige eeuw gedaald, maar sedert enkele tientallen jaren is hierin een stabiliteit bereikt, waarbij de nog steeds wat dalende sterfecijfers onder zuigelingen en jonge kinderen gecompenseerd worden door de stijgende sterfte op hogere leeftijd. Bovendien is de sterfte boven een bepaalde leeftijdsgrens eigenlijk maar weinig afgenomen: de kans van iemand van 70 jaar om de leeftijd van 80 à 90 jaar te bereiken is sinds 1900 niet zo veel veranderd, maar wel zijn er veel meer mensen die deze leeftijd bereiken. Wat wél aan het veranderen is, is de sterfte onder mannen in de leeftijdsgroep van 40 tot 60 jaar, en hierbij is de sterfte door hartvaatziekten wel het meest opvallend. Daarnaast is het niet uitgesloten, dat ook andere storingen in het menselijk organisme, storingen die niet direkt tot sterfte leiden, het gevolg zijn van veranderde milieu-omstandigheden. Hierover staan echter nog vrijwel geen gegevens tot onze beschikking.

Meer over aanpassing van de mens De mens heeft, als alle levende wezens, een genetisch bepaald aanpassingsvermogen. Zo werd bij groepen van mensen die zich vestigden in streken met minder ultraviolette stralen, op den duur minder huidpigment gevormd. De mogelijkheden tot fysiologische adaptatie zijn ruim: koude- en warmte-prikkels leiden tot een centraal bestuurd vernauwing en verwijding van de bloedvaten van de huid, leven op grote hoogte boven zee leidt tot de vorming van meer rode bloedlichaampjes.

Daarnaast kan een verworven immuniteit optreden (waarvan de basis ook genetisch is gegeven), waarbij in de lymfocyten het mogelijk maken vreemde eiwitten te herkennen en onschadelijk te maken. Deze immunologische verdediging is essentieel voor het instandhouden van het individuele leven.

Men moet ook rekening houden met adaptieve gedragspatronen: populaties van mensen hebben gebruiken, taboe's en religieuze voorschriften ontwikkeld die, zij het soms in irrationele vorm, de ervaring van een populatie aan volgende generaties doorgeven.

Tegenwoordig hebben technische verworvenheden en op basis daarvan ontwikkelde culturen nog veel meer mogelijkheden tot aanpassing geschapen. Door kleding en woning kan het effect van temperatuur-

verschillen worden geëlimineerd. Voor verwarming en industriële produktie maakt de mens gebruik van fossiele brandstoffen. Men produceert voedingsmiddelen, die door toevoeging van stoffen of door andere conserveringsmethoden en verpakkingen gedurende lange tijd bewaard en ver van de produktieplaats geconsumeerd kunnen worden. Men kan warmte en kou, droogte en vochtigheid doseren, zodat de mens ook in barre klimaten en in de ruimte buiten de aarde kan blijven leven. Men kan het gebrek aan zonlicht compenseren door kunstlicht en hoogtezon. Maar met dit alles blijft de mens gebonden aan zijn biologische aanpassingsmogelijkheden die, genetisch gesproken, weinig of geen verandering hebben ondergaan.

De mensheid heeft niet alleen een milieu nodig dat weinig belast is met verontreinigingen, maar ook een omgeving met voldoende ruimte voor het biologisch spel van dynamische evenwichten. Is niet aan beide voorwaarden voldaan, dan dreigt zijn gezondheid lichamelijk en geestelijk verstoord te worden.

Algemene aspecten van de menselijke oecologie in het industriële tijdperk

Doordat de veranderingen die door toedoen van de mens in de biosfeer optreden zich tegenwoordig in een veel sneller tempo voltrekken dan vroeger, en op veel grotere schaal optreden, beginnen de problemen die daarmee samenhangen zich steeds duidelijker af te tekenen. Dat neemt niet weg, dat Ian McHarg nog onlangs stelde, dat de mens in wezen nog vasthoudt aan een voor-Coperniaanse visie: hij denkt nog steeds dat de aarde, en dus de mens, het middelpunt van het heelal is, en hij meent, dat hij de strijd tegen de natuur ongenueanceerd moet blijven voortzetten. Voor velen betekent beschaving dan ook: overwinning van de natuur.

Maar het wordt nu langzamerhand duidelijk, dat het niet nodig is de natuur te vernietigen of volledig te vervangen door menselijke constructies, ook al schijnt de groei van het bruto nationaal produkt te bewijzen dat, gemeten in geld, het succes ervan groot is. De aspecten van het leven en de voorwaarden voor 'survival' zijn echter tot nu toe niet opgenomen in de berekeningen van het bruto nationaal produkt.

Produktie en schaarste Produktie is bedoeld om schaarste op te heffen; maar door produktievergroting is nieuwe schaarste ontstaan als

paradox van de welvaart. Dit betreft schone lucht, levend water, schaarste aan ruimte en natuur, aan speelplaatsen en aan diversiteit. De met de produktiegroei samenhangende nieuwe schaarste zou als negatieve post op de kosten-baten-rekening moeten worden opgenomen.

Hoewel men er meestal nog van uit gaat, dat gezondheid en het behoud van een evenwichtig milieu als geheel moeilijk kunnen worden gekwantificeerd, is er sinds het verschijnen van het boek van Mishan 'The cost of economic growth' een sterke neiging om de zogenaamde 'diseconomies' als onderdeel meetbaar te maken. Dan zou wel eens kunnen blijken, dat de nieuwe schaarste zwaarder drukt dan nu uit de berekeningen van economische groei kan worden afgeleid. En, zoals Hueting zegt: 'De nieuwe schaarste is keihard'.

Systeemgebonden en systeemvreemde factoren Zielhuis heeft een duidelijk inzicht gegeven in het systeem mens-milieu.

Er zijn factoren die gebonden zijn aan dit systeem, zoals luchtdruk, temperatuur, vochtigheid, beschutting, voeding, contact met soortgenoten en zeer waarschijnlijk ook de eigen symbionten of commensalen onder de micro-organismen. Dergelijke systeem-gebonden factoren zijn binnen bepaalde grenzen een noodzakelijke voorwaarde voor het evenwicht in de verhouding tussen mens en milieu. Voor het handhaven van dit evenwicht zijn binnen zekere trajecten stimuli nodig, wat wil zeggen dat perceptie-organen, zenuwcellen en spiervezels gestimuleerd moeten worden of, zoals Zielhuis het uitdrukt: het leven is onlosmakelijk verbonden aan ' bezig-zijn'.

Daarnaast zijn er factoren die niet inherent zijn aan het systeem, die dus vooral in het huidige tijdperk van urbanisatie en industrialisatie hun invloed uitoefenen en waarvan in beginsel de invloed zo gering mogelijk dient te worden gehouden. Maar Zielhuis wijst er terecht op, dat men ook kan spreken van 'secundair-systeemgebonden factoren', zoals een bepaalde verontreiniging van de atmosfeer, een kunstmatig microklimaat, een zekere mate van lawaai, drinkwater met chloor, die gebonden zijn aan het milieu waarin de mens in de technisch ontwikkelde gebieden leeft, moet leven, of althans meent te moeten leven. Men zou ook koffie, thee, alcohol en tabak hierbij kunnen rekenen. Juist deze secundair aan het systeem gebonden factoren moeten we beschouwen als we praten over de beïnvloeding van de gezondheid, nu en in de toekomst. Het gaat namelijk om de vraag, of die als aan-

vaardbaar of ten hoogste niet-onaanvaardbaar zullen worden beschouwd. Het gaat niet meer aan om te eisen, dat eerst aangetoond moet worden dat een bepaalde situatie gevaarlijk is. Men moet ervan uitgaan, dat alle systeemvreemde factoren, zo uitbundig door de mens geïntroduceerd, slechts tot een zo laag mogelijk niveau niet-onaanvaardbaar mogen worden genoemd.

Het nieuwe milieu en de gezondheid van de mens

Effecten van de eerste industriële revolutie De eerste industriële revolutie heeft voor- en nadelen opgeleverd. Het beste is dit beschreven in Schotland en Engeland. Voor vele mensen die, komende uit de dorpen waarin zich het leven met een zeker evenwicht tussen hoge geboorte- en sterftecijfer voortzette, had de intrede in het technische productieproces ook nadelige gevolgen. In een korte periode spoelden miljoenen individuen, afkomstig uit de rurale gebieden, samen in stedelijke agglomeraties. Ze werden daar blootgesteld aan opeenhoping, zowel van mensen als van micro-organismen. Deze immigranten waren gewend aan armoede, maar in het stedelijke milieu vonden ze bovendien de somberheid van de Engelse industrie centra, waar ze weinig kans hadden om aan smerigheid, wanorde en ziekte te ontkomen. Waarschijnlijk is de uitbreiding van de tuberculose in de vorige eeuw, en nu nog (zij het in afnemende frequentie) in vele landen het effect geweest van de eerste industriële revolutie. Het is interessant te bedenken, dat er in die periode, in het pre-bacteriologische tijdperk, mensen waren, leiders, medici en sociaal bewogen juristen, die actie voerden tot verbetering. Zij waren er van overtuigd, overigens zonder bewijs, dat slechte woontoestanden, gebrek aan licht en lucht, slechte voeding en 'squalor' (rook en afval) schadelijk waren voor de gezondheid. Deze 'do-gooders', zoals ze werden genoemd, hebben toen al gestreefd, en met enig succes, naar verbetering van de biotoop van de geïndustrialiseerde mens. Het is gebleken, dat zelfs een ruwe index van de gezondheidstoestand, namelijk de sterftecijfers, beïnvloed werden. De sterfte in de Engelse steden die het eerst de invloed van de ongeordende urbanisatie ondergingen, nam duidelijk toe in de eerste helft van de 19e eeuw. Pas later, maar ook nog in de vorige eeuw, vertoonden die cijfers weer een dalende tendens, hoewel men toen nog niet kon spreken van de toepassing van onze kennis van de microbiologie. Met andere woorden: de verbetering van het micro- en mesomilieu door de

sociaal-economische mogelijkheden had ook zonder specifieke tegen ziekte gerichte maatregelen een gunstig effect.

Het nieuwe milieu en de gezondheid van de mens

De veranderingen in de biosfeer zijn niet alleen van lokaal belang maar breiden, op langere termijn gezien, hun nadelige werking uit over de gehele aarde. Daarenboven worden we geconfronteerd met het schrikbeeld van miljarden mensen in dichte pakking. Ook al zouden technische maatregelen voorlopig voor de voeding en huisvesting van deze massa's zorg kunnen dragen, dan nog blijft de vraag, hoe het daarbij zal staan met de menselijke gezondheid. Het is in hoge mate twijfelachtig of, naast de problemen met betrekking tot de woon- en leefruimte, ook die welke verband houden met het gedrag, het welzijn en de welvaart oplosbaar zullen zijn.

Steeds meer ziet men in, dat men al deze zaken betreffende de totale biosfeer, betreffende het welzijn of niet-zijn van de mens, niet in de ijskast kan zetten. Dat we reeds nu, voor het te laat is, de problemen van gezondheid en ziekte, ondervoeding en overvoeding, de technische preventie van vervuiling, en de sociaal-psychologische aspecten van het menselijk bestaan op een veel bredere basis moeten gaan aanpakken. Ook al zou dit betekenen, dat we met zulke maatregelen 'hard hollen om nog net te blijven stilstaan' (Palmstierna).

Bij dit alles wordt één eis met de dag dringender: we mogen niet verder achteruit gaan.

Chemische en fysische milieufactoren Geluid en licht zijn noodzakelijk voor het leven. Maar indien geluid ontaardt in lawaai, wordt het voor het oor een hinderlijke belasting. Ons gehoororgaan is er juist op ingesteld om bij lage geluidsniveaus kleine verschillen in intensiteit te onderscheiden. Een teveel moet door het centrale zenuwstelsel worden geëlimineerd, wat nadelig is. Iets dergelijks geldt voor vibraties en stralen die slechts in beperkte mate systeemgebonden zijn. Voor radioactieve straling is de noodzaak van beperkende maatregelen wel tot een ieder doorgedrongen.

Veel belangrijker zijn de chemische verontreinigingen ontstaan door allerlei industriële activiteiten. Qualitatief en quantitatief nemen ze zodanig toe, dat men nauwelijks in staat is hun werking, hetzij apart, hetzij gecombineerd, te onderkennen, laat staan te meten. Er zijn con-

serveringsmiddelen die aan voedsel worden toegevoegd, er zijn cosmetica, detergentia en halfprodukten van de industrie die vaak niet afbreekbaar zijn en die, zowel voor de gezondheid van de gebruiker als voor het milieu als geheel nadelig kunnen zijn.

Enkele van deze stoffen hebben al tot dramatische gevolgen geleid. Wederom kan hier gewezen worden op radioactieve afvalstoffen uit de atmosfeer. Maar de mistrampen zoals die in Londen in 1952 en 1962 optraden, en het thalidomide-drama zijn ook voorbeelden van een voor ieder nadelig effect.

Daarnaast is wel de onderstelling geuit, dat verzuring van de atmosfeer invloed zou hebben op de homeostase van het menselijk organisme die dan, bij voorbeeld, tot uiting zou komen in maagklachten. Maar vooralsnog bestaat geen enkele indicatie in deze richting.

Wanneer het om bepaalde, duidelijk aan te tonen schadelijke stoffen gaat is het niet zo moeilijk maatregelen door te voeren. Er zijn echter vele stoffen, processen en situaties die invloed hebben op gezondheid en welzijn van de mens zonder direct alarmerend te schijnen. In zulke gevallen zien we dikwijls alleen het topje van de ijsberg, en wat zich onder water bevindt, dat zijn de nog weinig bekende effecten op langere termijn, ontgaat vooralsnog onze waarneming. En het zijn juist de effecten op lange termijn, van stoffen, van lawaai, van kunstlicht, en noem maar op, plus het ontbreken van die biologische stimuli die voor de mens onmisbaar zijn, die grote gevaren inhouden.

Onder de biologische stimuli valt ook de beweging van de mens, zijn spiergebruik, dat door de moderne verkeersmiddelen hoe langer hoe meer in de verdrukking komt. Dit kan aanleiding geven tot zogenaamde hypokinetische ziekten.

Het gebruik van chemische middelen Het is zeker verantwoord te zeggen dat, dank zij de sociaal-economische verbeteringen en de uitbreiding van technische mogelijkheden van de laatste tijd, het genezen van zieken en de verlenging van het leven intensief worden bevorderd. En dan moet men bedenken, dat de bekende clinicus Sir William Osler in 1902 al met trots terugzag op de in de 19e eeuw bereikte vooruitgang en dat hij voorlopig niet veel belangrijke mogelijkheden zag voor een verdere versterking van het arsenaal van curatieve en preventieve middelen! Hij zou zich waarschijnlijk ten zeerste verbaasd hebben, als hij de veelheid van chemische middelen zag die tegenwoordig met zo-

veel succes worden gebruikt.

Dit neemt niet weg, dat er nadelen verbonden zijn aan de toepassing van vele van zulke geneesmiddelen, bewezen of vermoede bezwaren. Ze worden nu veel beter onderkend dan vroeger. Zo is de toenemende behoefte aan stoffen en aan 'gadgets' om ons onbehagen weg te nemen een welvaartsparadox, terwijl men steeds meer het nadeel beseft van het gebrek aan lichaamsbeweging dat kan leiden tot de zogenaamde hypokinetische ziekten. Het gaat daarbij om de totaliteit van het milieu in de woon- en werksituatie. Op zichzelf dragelijke hoeveelheden vreemde stoffen in de atmosfeer kunnen door combinatie met andere (wat normaal is) en samen met een op zichzelf tolerabele verontreiniging van het water en een extra belasting door lawaai, congestie en informatiedruk, leiden tot een voor gezondheid en welbevinden onaanvaardbare omgeving.

Bij de opname van stoffen die het organisme bereiken via de luchtwegen dient men te beseffen dat, in tegenstelling tot de voorzieningen in het maagdarmkanaal, de luchtwegen weinig selectief kunnen zijn ten opzichte van systeemvreemde stoffen. Men probeert thans na te gaan of de metabolieten, de stoffen die ontstaan bij de pogingen van het organisme om nadelige stoffen te verwijderen, nadelig zijn. Dit geldt ook voor stoffen als DDT, die op zichzelf niet schadelijk zijn, maar die bij een lang verblijf in het organisme nieuwe, mogelijk schadelijke, althans disregulerende werkingen hebben. Zo kunnen in de lever door opname van systeemvreemde stoffen (DDT, maar ook andere chemische stoffen) activiteiten van nieuwe enzymen ontstaan. Dit kan uiteraard gunstig zijn, maar kan ook, door de vermelde afbraak, leiden tot toxische stoffen.

Dit alles wordt ook in de geneeskunde beter dan vroeger onderkend.

Enkele bijzondere aspecten van de chemische beïnvloeding van de gezondheid

Het toegenomen gebruik van farmaca, niet alleen om zieke mensen te genezen, maar ook om voor chronische patiënten het leven houdbaar te maken, en soms om onbehagen weg te nemen, kan zeer nadelige gevolgen hebben. Geneesmiddelen zijn werkzaam door hun vermogen veranderingen in levende organismen te induceren en biologische processen te wijzigen of te onderdrukken. Het is duidelijk, dat elk middel

wel eens een schadelijke bijwerking zal hebben. Vele, eens op wetenschappelijke gronden aangeprezen, zijn dan ook weer verdwenen. Indien het om genezing gaat, of om op verantwoorde wijze een langer leven mogelijk maken, zal men een klein risico van bijwerkingen moeten accepteren. Maar zelfs het nu al zestig jaar in gebruik zijnde asperine is niet ontkomen aan een kritische evaluatie, daar gebleken is dat mensen met een aanleg voor maag- en duodenumzweren met heftige bloedingen kunnen reageren en dat de meeste andere asperinegebruikers wel enig bloed via de darm verliezen. Steeds dient men voor- en nadelen tegen elkaar af te wegen. Dit gebeurt echter lang niet altijd in voldoende mate: zelfs in Nederland, waar de criteria voor toelating van geneesmiddelen scherp zijn gesteld, staat men nog wel eens voor onaangename verrassingen.

De betekenis van zeer kleine hoeveelheden stoffen voor het biologische voortbestaan is, in 1906, het eerst vermoed door Hopkins, die sprak over accessoire voedselfactoren. Hieruit is de kennis van de vitaminen in hun betekenis voor de stofwisseling voortgekomen. Deze vitaminen blijken essentiële co-enzymen te zijn, nodig om het enzymatische systeem te doen functioneren.

Gaat het hierbij om een gunstige werking van stoffen in kleine hoeveelheden, het omgekeerde komt ook nogal eens voor. Een van de metalen, waarover in dit opzicht veel bekend is, is lood: loodvergiftiging kwam in bepaalde beroepen geregeld voor, en het drinken van water afkomstig uit loden pijpen kan zeer schadelijk zijn. Dit hoeft nu niet meer te gebeuren en waar het nog voorkomt, gaat het om een 'kunstfout'. Men mag echter niet vergeten, dat ook het omgekeerde kan gebeuren, dat een stof, die men eerst beschouwde als een 'vergiftige contaminant', een essentiële biochemische functie bij mens, dier en plant bleek te vervullen.

Een voorbeeld van een gunstige verbinding in bepaalde doses vormen de fluoriden, waarvan een bepaald gehalte in het drinkwater het optreden van cariës tegengaat, waarschijnlijk door een verminderde activiteit van zekere streptococcen (*Streptococcus mutans*). Deze zijn pas werkzaam geworden toen het gebruik van saccharose algemeen ingang vond. Cariës-vorming zou dus als een microbiële 'man-made' ziekte beschouwd kunnen worden. Door voorlichting ten aanzien van de voeding van de aanstaande moeder hoopt men nu het aantal streptococcen te verminderen, zodat babies niet kort na de geboorte al besmet worden.

Mogelijk bestaat er een relatie tussen nierziekten bij hoge bloeddruk en de hoeveelheid opgenomen cadmium, zoals door dierproeven (en ook bij de mens) is aangetoond. Daarbij werkt selenium als antagonist; hoewel het op zichzelf schadelijk kan zijn, vormt zijn voorkomen dan een gunstige milieufactor.

In verscheidene streken (Engeland, Wales, Zweden, Japan) heeft men een negatieve correlatie vastgesteld tussen de hardheid van het drinkwater en de sterfte aan hartvaatziekten. Volgens een onderzoek in 1967 door Biersteker uitgevoerd is in Nederland deze correlatie eerder bij vrouwen dan bij mannen significant wat er op wijst, dat men ook hier met een multifactorieel netwerk van oorzaken heeft te maken. Interessant is daarbij, dat mogelijk andere vreemde stoffen, zoals cadmium, door het zachte water uit het buizenstelsel worden vrijgemaakt, wat dan weer invloed kan hebben op de functie van de bloedvaten.

Ruim tien jaar geleden werd in Japan ontdekt, dat vissers in de Nimitabaai verschijnselen vertoonden die moesten worden toegeschreven aan kwik in de vorm van methylkwik, dat met het voedsel werd opgenomen en zich daarna in het lichaam ophoopte. Daar methylkwik door de placenta-barrière en celmembranen kan dringen, werd ook vruchtbeschadiging geconstateerd, waarbij de moeders zelf geen verschijnselen vertoonden. Het kwik was afkomstig van rijst waarvan het zaaizaad ontsmet was met organische kwikverbindingen.

Men zou kunnen aannemen, dat een zekere 'gewenning' optreedt aan bepaalde microchemische verontreinigingen. Meestal blijkt het hier te gaan om een zekere verarming van de perceptie zintuigcellen. Het valt namelijk op bij het bestuderen van bepaalde ziekten van de luchtwegen, dat adaptatie-verschijnselen op den duur toch schadelijk zijn. Weliswaar schijnt een zekere tolerantie ten opzichte van ingeademde stoffen, waaronder de produkten van een privé-luchtverontreiniging als roken, op te treden die zich uit in verhoogde celactiviteit en celvermeerdering in het epitheel van de luchtwegen, zodat verhoogde zelfreiniging optreedt, maar op den duur leidt dit tot een chronisch pathologisch beeld, zoals chronische bronchitis.

De belastende systeemvreemde factoren in het veranderde milieu die, zij het soms pas op de lange duur, nadelig werken op de gezondheid, wat de atmosfeer betreft, zijn bekend genoeg. Ze komen algemeen voor in stedelijke en industriële gebieden: CO, SO₂ (dat kan omgezet worden in SO₃), rook, stof, de produkten van de compressie-

motoren, NO₂ en ozon. Deze laatste kunnen de zogenaamde 'photo-chemical smog' doen ontstaan, een oxyderende luchtvervuiling waarvan het effect bij de mens nog niet duidelijk is (wel bij planten en proefdieren). De mens past zich aan door responsies als tranende ogen en productie van keelslijm, en er zijn nog geen duidelijke aanwijzingen verkregen voor een beïnvloeding van de gezondheid op lange termijn. Daarnaast zijn er bijzondere stoffen die, hetzij als afvalprodukt, hetzij door nooit geheel te vermijden lekken van tussenprodukten bij industriële processen worden toegevoegd aan de atmosfeer.

Acute effecten zijn uitzondering, al zijn er in de literatuur klassiek geworden rampen beschreven, waarbij vermoedelijk rook en SO₂ in combinatie met zeer kleine hoeveelheden katalyserende metaaldeeltjes een belangrijke rol hebben gespeeld. Bovendien is sterfte daarbij vooral opgetreden bij personen, die speciaal gevoelig of al verzwakt waren. Een analyse van de sterfte in Londen heeft geleerd, dat zo'n sterfte op kleine schaal elke winter voorkomt, zodat ze alleen in grote bevolkingscentra aantoonbaar is. Gelukkig is in Londen het effect van deze luchtverontreiniging met SO₂ en rook duidelijk verminderd door toepassing van de Clean Air Act van 1955.

Belangrijker zullen de effecten op lange termijn zijn. Men moet daarbij rekening houden met gedurende lange tijd onzichtbare, onmerkbare effecten, en met de grotere kans op interacties met de vele andere omstandigheden en stoffen, die het menselijk 'milieu intérieur' bereiken via de voeding of als 'drug'.

Mens en microben Het evenwicht in de natuur wordt voor een belangrijk deel gedragen door de miljarden micro-organismen, ook wel genoemd de Protista, die een grotere biomassa vormen dan alle planten en dieren samen. Ook in het lichaam van de mens komen ze voor, en ze vormen daar speciale microbiologische oecosystemen. Dit gaat zelfs zo ver, dat in feite de microben (virussen, bacteriën, enkele eencellige en meercellige parasieten) de voornaamste de gezondheid bepalende biologische factor vormen.

Echte predatoren heeft de mens tegenwoordig nauwelijks meer te vrezen. De wolven komen in Oost-Europa volgens klassiek recept tijdens strenge winters dichter bij de menselijke samenlevingen, maar een populatie-regulatie door predatoren, zoals overal in de natuur, heeft voor de mens geen betekenis. En daarom ook niet voor de gedomestificeerde dieren en de dieren in de halfnatuurlijke milieus. In

het laatste geval kan juist daardoor een plaag ontstaan (zoals muizen en insecten in monocultures).

Als een van de belangrijkste aspecten van de vooruitgang van de volksgezondheid wordt algemeen beschouwd: de beheersing van de potentieel pathogene micro-organismen, waardoor in een aantal westerse ontwikkelde landen het optreden en het effect van microbiële ziekten sterk is verminderd. Zo was in Nederland in het begin van deze eeuw van de 15% sterfte 17,4% te wijten aan microbiële ziekten, dat wil zeggen dat toen op een bevolking van 5 miljoen ruim 13.000 mensen daaraan per jaar overleden. In 1968, bij een totale sterfte van 8%, was dit percentage gedaald tot 0,6 wat betekent dat op een bevolking van bijna 13 miljoen 600 mensen door 'besmettelijke' microbiële ziekten overleden. Hierbij heeft ongetwijfeld ook verbetering van het micro- en mesomilieu door allerlei maatregelen een grote rol gespeeld (betere voeding, betere woningen, meer vrije tijd) naast een betere curatieve zorg, betere preventie door specifieke maatregelen, zoals immunisaties en dergelijke.

De micro-organismen kunnen in hun relatie tot de mens worden ingedeeld in

a micro-organismen waarmee de soort mens een genetisch bepaald evenwicht heeft gevonden;

b micro-organismen waarmee het individu een evenwicht heeft opgebouwd (soms verbroken door veranderingen in de toestand van de gastheer);

c echte pathogenen die blijven voortbestaan zonder dat dit altijd tot manifeste ziekten leidt (typhusbacillen in de galblaas, tuberculose-bacillen in gesloten haarden in het longweefsel).

Vooral de micro-organismen die in de menselijke darm leven, zouden als systeemgebonden kunnen worden beschouwd. Dit zijn voornamelijk de lactobacillen en anaerobe streptococci, terwijl soorten als *Escherichia coli* en *Pseudomonas* als systeemvreemd zouden kunnen worden beschouwd. Er bestaat een nauwe relatie tussen deze micro-organismen en het voedingsregime van de darm en zelfs van de maag. Deze relatie kan onder invloed van moderne middelen als sulfaverbindingen en antibiotica veranderen, ten nadele van de gezondheid. Zo gezien is overwinning op microbiële ziekten niet anders dan een wapenstilstand.

In een industriële samenleving zal waarschijnlijk de verplaatsing van micro-organismen sneller zijn dan in kleine, gevestigde gemeenschap-

pen. Nu we steeds mobieler worden, en onze immuniteit een ander patroon krijgt, is het de vraag of tot nu toe onbekende virussen geen rol kunnen gaan spelen. Daarom is het bijzonder belangrijk, dat ongerepte gebieden geïnventariseerd worden op hun bestand aan virussoorten bij wilde dieren. Deze virussen worden meestal van dier op dier overgebracht door arthropoden, en de viroloog Koprowski acht het niet onmogelijk, dat ze eens als pathogenen bij de mens zullen gaan optreden, zodat men kan spreken van de 'good old polio days'.

Manipulaties met biociden Door het toevoegen van bepaalde biociden (antibiotica) aan het voer kan men de groei van varkens en kippen bevorderen. Maar daardoor kunnen, ook bij de mens die deze dieren eet, stammen van *Escherichia coli* optreden, of althans worden uitgeselecteerd, die resistent zijn tegen zulke biociden. Nu is gebleken, dat er uitwisseling van genetisch materiaal kan plaats hebben met andere soorten enterobacteriën (*Salmonellae*), die bij de mens als veroorzaker kunnen optreden van paratyphusachtige ziekten, ook daartegen een zekere resistentie gaan vertonen. Daar de *Salmonellae* die bij de mens optreden vaak afkomstig zijn van varkens en kippen, dreigt het effect van de antibiotica die gebruikt worden om ze bij de mens te bestrijden, in gevaar te worden gebracht door het massale gebruik van antibiotica bij de fok. Men wil dan ook speciale antibiotica reserveren voor het gebruik bij de fokkerijen (indien men het gebruik van antibiotica tenminste wil blijven toestaan), en andere ter bestrijding van menselijke infecties.

Doordat men aanvankelijk bij het gebruik van chloorkoolwaterstoffen als D.D.T. veelal ongericht heeft gespreeid, is in gebieden van Burma en India wel de daar optredende malaria-vector (een *Anopheles*-soort) verminderd, maar heeft een andere mug (een *Aedes*-soort) de ontstane lege oecologische nis opgevuld. Deze brengt de microfilaria van mens op mens over, die zich bij de gastheer tot een gevaarlijke parasiet kunnen ontwikkelen, en tot manifeste filariasis kan leiden.

Stedelijk milieu en urbane oecologie

Naast de strikt biologische en chemisch-fysische factoren moet men in de woon- en leefruimte van de mens rekening houden met de technische beschaving waaraan hij gebonden is. Aan het eind van deze eeuw verwacht men, dat van de wereldbevolking (geschat op 6 miljard)

60% zal wonen in een stedelijke omgeving. Dit is door de concentratie van sterk gespecialiseerde voorzieningen en diensten onvermijdelijk. Daarentegen loopt het platteland leeg, doordat de produktie van planten en dieren voor de voedselvoorziening en de grondstoffenproduktie steeds minder behoefte heeft aan menselijke arbeid. Ook in de technisch minder ontwikkelde landen ziet men een snelle, vaak orde-loze urbanisering, die doet denken aan wat in Europa en Amerika is gebeurd en, helaas, dikwijls nog gebeurt. Hoewel velen de stad zien als een bedreiging, kan men niet ontkennen dat een concentratie van mensen in stedelijke gebieden voor de bewoners en het land gunstig kan zijn. Men heeft wel gesproken van een verdichtingsproces met welvaartsverhogende functie.

Nu beschikken we wel over indicaties betreffende de te verwachten toename van produktie en consumptie, maar we hebben geen criteria waaraan de 'leefbaarheid' kan worden gemeten.

De mens heeft een levensritme ontwikkeld waarin een evenwicht heerst tussen lichamelijke en geestelijke activiteit en rust, hij heeft zich aangepast aan perioden van licht en duisternis, aan de afwisseling van de seizoenen, van zon en regen, van warmte en koude, aan perioden van eenzaamheid en gezelschapsleven. Deze periodiciteiten zijn systeemgebonden factoren, en het is gebleken, dat ze niet alleen betrekking hebben op de handhaving van een constante lichaamstemperatuur, maar ook op talloze andere biochemische functies en op de mentale alertheid en het reactievermogen.

In het stedelijke milieu dreigen deze ritmen in het gedrang te komen, wat aanleiding geeft tot de volgende vragen:

— Kunnen de biologische ritmen, gebaseerd op in honderdduizenden jaren verworven gereguleerde hormonale fluctuaties, en die in de sfeer van de stad als het ware niet meer nodig zijn, niet leiden tot verstoring van het biochemische evenwicht?

— Kan de mens zich aanpassen aan de extreme bevolkingsverdichting? De bevolking in New York, Singapore en Hongkong lijkt aangepast te zijn, maar blijft dit zo op de lange duur?

— Kan het gebrek aan natuurlijke stimuli nadelig zijn? Of vindt de mens voldoende compensatie in zijn uitstapjes naar buiten waar hij weer even in contact komt met de natuur, of in de verzorging van kamerplanten en huisdieren, of in de trek naar de tweede woning?

Het zou te ver voeren om deze en dergelijke zaken hier uitvoeriger te bespreken, maar ze dienen wel signaleerd te worden.

Wetenschap en natuurbeheer

In de Inleiding tot deze bijdrage is er al op gezinspeeld, dat verschillende moderne wetenschappen samen zullen moeten werken om de problemen van biosfeer en mens tot een oplossing te brengen. Voor de geneeskunde is zo'n coördinatie niet nieuw (evenmin als ze trouwens voor de landbouw is). Reeds Erasmus van Rotterdam heeft dit 450 jaar geleden, in Leuven, al gezegd: 'Maar heden ten dage menen de vorsten, dat zij er niet mee te maken hebben of voor wijnen vergiften verkocht worden, of er door aangestoken granen of bedorven vis zo-vele ziekten onder het volk verspreid worden. Er is letterlijk geen deel van het leven, dat zonder de hulp der geneeskunde behoorlijk kan geregeld worden.'

Maar ook op een nog zo goed georganiseerde samenwerking is het woord van Oscar Wilde van toepassing: 'Het spreken over ervaring houdt in dat men moet toegeven vergissingen te hebben gemaakt.' Dergelijke vergissingen zijn onontkoombaar, maar dit impliceert niet, dat men met het treffen van maatregelen moet wachten tot men de volledige pathofysiologie van een schadelijke invloed kent. Voordien moet al gehandeld worden. Dit geldt voor een zieke, voor de volksgezondheid, en voor het milieubeheer, voor het behoud van de 'fitness' van het oecosysteem, waarvan de mens een deel is.

Ogenschijnlijk is de toestand 'goed', een nadere beschouwing leert dat ze 'matig' is, en een dieper gaande studie neigt er toe ze met een 'onvoldoende' te waarderen. Zelfs als we ons beperken tot de gezondheid van de nu levende mensen. Nu reeds zien we in landen als Engeland, Amerika en Zweden, maar ook in Nederland, een toename van de sterfte, in het bijzonder bij mannen tussen 30 en 50 jaar. Het populatie-pollutie-syndroom maakt de mens tot een schrikbarende milieufactor, ook voor zichzelf, en hij dreigt in zijn taak als beheerder van de biosfeer hopeloos tekort te schieten.

Het is verheugend, dat de Verenigde Naties de wankelende positie van de biosfeer met de grootse zorg beschouwen. De Secretaris-Generaal heeft dit onlangs, in verband met de voorbereiding van de in 1972 in Stockholm te houden regeringsconferentie over het menselijk leefmilieu als volgt geformuleerd:

- 1 It is needed to adopt new economical thinking, new legal instruments, new administrative measures, new government priorities;
- 2 to produce at any cost, without giving consideration to the effect

in the environment, can therefore no longer be the, central preoccupation of man.

De mens antwoordt op de van buiten komende invloeden; dat is meer dan een reageren op enkelvoudige prikkels. De responsies worden samengevat als gedrag en dit gedrag bepaalt ook het gebruik van de biosfeer en van de door wetenschappelijk onderzoek verkregen kennis.

De afweging van de voordelen van de technische ontwikkeling tegen de lasten die het gevolg zijn van de verstoringen van het milieu, is nog steeds moeilijk. De gemaakte fouten berusten op onvoldoende kennis, zowel technisch, als biologisch en sociologisch, en op de eenzijdige aanpak, mede door gebrek aan communicatie.

Mag men daarom, zoals wel gebeurt, de schuld geven aan de 'wetenschap'? In het beheer van onze omgeving zijn we inderdaad te vaak slechte werkers geweest, die hun werktuigen op verkeerde wijze gebruikten en daarom de ontstellend nadelige effecten aan de werktuigen wijten.

Daarom: men zal met het werk, met de toepassing van wetenschappelijk onderzoek moeten doorgaan, want hoewel het waar is, dat kennis gevaarlijk is, het is zeker dat onkunde en wankennis nog gevaarlijker zijn.

Terugblik en toekomst

PROF. DR. A. QUISPÉL

Zinvoller dan een poging te wagen om de inhoud van de voorgaande bijdragen samen te vatten lijkt het, te trachten het geschrevene, aangevuld met enkele gegevens die er niet in zijn vermeld, te gebruiken voor een kort overzicht van de geschiedenis van het leven op aarde, de ontwikkeling van de biosfeer en van de mens tot op de huidige dag om vervolgens, uitgaande van het aldus verkregen inzicht in de tegenwoordige situatie, de blik te richten op de toekomst en op de maatregelen, die genomen moeten worden, om deze veilig te stellen.

De geschiedenis van de biosfeer begon vele miljarden jaren geleden op een aarde met een wel zeer verschillende aanblik dan die welke ons thans dierbaar is. De kale aardoppervlakte zal ons eerder herinnerd hebben aan de beelden, die we nu ontvangen van de maan, al zal de aanwezigheid van water de eenzaamheid van het landschap verlevendigd hebben.

Er bestaan goede redenen om aan te nemen, dat de atmosfeer toentertijd een geheel andere samenstelling had dan de huidige. Professor Rutten heeft een aantal argumenten aangevoerd voor de opvatting dat in ieder geval het zuurstofgehalte zeer laag was, terwijl als hoofdbestanddelen o.a. methaan en ammoniak aanwezig waren. We weten uit laboratoriumproeven, dat in een dergelijk gasmengsel bij elektrische ontladingen, bestraling of zelfs eenvoudige verwarming verschillende organische stoffen gevormd kunnen worden, waaronder biochemisch zeer belangrijke, zoals aminozuren, terwijl uit dergelijke primair gevormde stoffen door verdere spontane reacties weer verdere produktie van organische verbindingen mogelijk is. Door zulke experimenten is het in hoge mate waarschijnlijk geworden, dat plaatselijke ophopingen van organische stoffen mogelijk waren, waarin door nog onopgehelderde processen geleidelijk de organisatievormen ontstonden, die verder tot een veelheid aan levensvormen konden evolueren.

Dit experiment van het leven zou reeds in een zeer jong stadium tot

een voortijdig einde zijn gekomen, indien niet al in een der eerste levensvormen de 'uitvinding' was gedaan het zonlicht te gebruiken voor de synthese van organische stof. Zeker bestond de mogelijkheid, de primair gevormde organische stoffen als energiebron te benutten en er zijn aanwijzingen, dat ook pyrofosfaten voor de levering van energie konden zorgen; maar deze energiebronnen waren spoedig uitgeput.

Wel is het waarschijnlijk, dat die eerste fotosynthetische systemen voor de reductie van koolzuur stoffen als zwavelwaterstof gebruikten, zoals we dit thans nog bij sommige bacteriën aantreffen. Een tweede 'uitvinding' verschafte aan sommige van deze systemen het vermogen het overvloedig aanwezige water als bron voor reducerend vermogen te gebruiken met als gevolg, dat er zuurstof vrij kwam. De bijdrage van Professor Rutten gaf aan, hoe men geologisch waarschijnlijk kan maken, dat inderdaad zich een nog laag zuurstofgehalte in de atmosfeer instelde in het tijdperk, waarin de vorming van het eerste leven gepostuleerd moet worden. Eerst later steeg het zuurstofgehalte tot het thans bekende niveau, als gevolg van de krachtige ontwikkeling van de vegetatie.

De ontwikkeling van zuurstof maakte voor de andere organismen een energetisch efficiënter afbraak van organische stof mogelijk. Daarnaast had de vorming van zuurstof het gunstige effect dat, dank zij de vorming van ozon in de buitenste luchtlagen, een afscherming tegen schadelijke straling optrad, die het leven beschermde. We mogen aannemen, dat het bereiken van deze fase, op een kritiek en gevaarlijk moment, de overwinning van de evolutie betekende. Vanaf dat ogenblik kon de ontwikkeling van het leven voortgaan, dank zij de samenwerking van fotosynthetische en heterotrofe organismen, dank zij de hierdoor geschapen mogelijkheid tot een kringloop van de koolstof, en dank zij vooral ook de inbreng van een primaire produktie.

De verdere evolutie toonde de mogelijkheden van het primair gevormde genetische materiaal. In de eenvoudiger gebouwde prokaryotische organismen zoals de bacteriën, was, naar we nog heden kunnen zien, de evolutie beperkt in zijn mogelijkheden. Hier vinden we nog geen grote verscheidenheid en rijkdom aan vormen, maar wel een opvallende verscheidenheid aan stofwisselingstypen, waarvan het verleidelijk is ze te zien als de relictten van de oudste experimenten op metabolisch gebied. In ieder geval is het zeker, dat deze verscheidenheid van grote betekenis was voor de kringloop van de stof in de biosfeer. Belangrijke sluitstukken in deze kringloop, zoals de oxydatie van am-

moniak tot nitraat en de binding van elementaire stikstof, zijn specialiteiten van de prokaryotische organismen.

De meer gecompliceerd gebouwde eukaryotische cellen met hun echte kernen tonen nu een geringere metabolische variabiliteit. Maar hier manifesteert zich nu de rijkdom aan vormen, die de bestudering der levensgemeenschappen op het land en in het water zo boeiend maakt.

Het is genoegzaam bekend, hoe men de evolutie van al deze levensvormen tracht te verklaren volgens het Darwinistische beginsel van variaties in het erfelijk materiaal, waarop de selectie door het milieu inwerkt, zodat steeds die vormen de overhand kregen, die het beste waren aangepast aan het heersende milieu en de strijd om het bestaan met de andere organismen. Maar men heeft vaak de fout gemaakt, uitsluitend een strijd te zien, en men vergat, dat de evolutie evenzeer werd bepaald door onderlinge samenwerking en afhankelijkheid, zonder welke de kringloop van de stof nimmer mogelijk zou zijn geweest, en door de ophoping van niet teruggevoerd materiaal uiteindelijk het leven geen verdere mogelijkheden zou hebben gevonden. Dank zij de vele wisselwerkingen, die tussen de verschillende organismen in een bepaald milieu optreden, mogen we spreken van levensgemeenschappen. De bijdragen van Dr. Golterman en Dr. van Dobben hebben een duidelijk beeld gegeven van de ontwikkeling en de aard van de levensgemeenschappen in het water en op het land.

De ontwikkeling van leven op het land leidde tot ingrijpende veranderingen. Zoals alle leven steeds weer afhankelijk is van de primaire produktie, waren het de planten die, toen ze het vermogen hadden ontwikkeld uit de beschermende sfeer van het water te treden en de uitdrogingsgevaaren van het landleven te weerstaan, op het land de rol van *primaire producenten* vervulden. Hoewel ze dus het koolzuur opnamen uit de atmosfeer, waren ze voor de voorziening met water en verdere voedingsstoffen aangewezen op de bodem. De relatie tussen bodem en water ging een grote rol spelen, aangezien alleen op bodems waar watervoorziening mogelijk was, plantengroei kon optreden, terwijl anderzijds het water een rol speelde bij de aanvoer en uitspoeling van voedingsstoffen. De bijdrage van Professor Volker toonde ons iets van de vele aspecten van de relaties tussen het water en het land, die voor de ontwikkeling van het landleven van zo doorslaggevende betekenis waren.

Maar nooit was het leven mogelijk geweest op het land, wanneer de

bodem niet de leverancier was gebleven van water en voedingszouten. Professor Van Baren schetste ons uitvoerig de aard van de bodem als substraat voor het leven. Ook hier zien we weer, hoe dit belangrijke bestanddeel van de biosfeer niet alleen het milieu is dat het leven mogelijk maakt, maar evenzeer zelf weer door dit leven wordt beïnvloed.

De kringloop van de stof, waarover we telkens weer spraken, is mogelijk, dank zij de microorganismen die in die grond hun natuurlijk milieu hebben gevonden.

Zo ontwikkelde het leven zich verder. Wijzigingen in de samenstelling van het erfelijk materiaal leidde tot nieuwe levensvormen, die al of niet hun plaats vonden in de natuurlijke milieu's. Ook de milieu's veranderden door klimaatwijzigingen, maar omgekeerd werden de milieu's zelf weer door de levensvormen beïnvloed. Steeds zal er het streven zijn geweest naar levensgemeenschappen, waar datgene optrad wat men een biologisch evenwicht pleegt te noemen, hoe ontoereikend deze term ook is om weer te geven waar het in wezen om gaat. Soms kwamen ontsporingen voor, zodat bepaalde organismen een excessieve ontwikkeling te zien gaven, doch steeds trad dan weer herstel op, meestal ten koste van die levensvormen die zich zo excessief hadden ontwikkeld.

Tot zich de levensvorm ontwikkelde, die zich ging gedragen op de manier, die door Leonardo da Vinci in het citaat, waarmee ik mijn inleiding begon, zo indringend is beschreven: *Homo sapiens*. De mens, die in de strijd om het bestaan het machtigste wapen kon hanteren: de bewuste geest. Zonder enige twijfel is deze geest te beschouwen als het hoogtepunt in de ontwikkeling van het leven, de manifestatie van een voordien verborgen vermogen van het zijnde. Wanneer we in de evolutie een zin willen zien, dan zal het deze bewustwording zijn, die we als zodanig mogen waarderen. De grote werken van kunst, religie en wetenschap zijn er om te tonen, waartoe de mens in staat is. Deze geest zou de mens ook in staat stellen de natuur te beheersen. Maar men kan alleen iets beheersen wat men kent, en helaas ging de mens trachten de natuur te beheersen voor hij die naar behoren kende.

Nadat de eerste mensen geleefd hadden van wat zij aan plantaardige produkten vonden en in de jacht op dierlijk leven buit maakten, ontwikkelden ze het vermogen planten en dieren voor eigen gebruik te kweken. Professor Oomen heeft bijzonder belangwekkende gegevens verstrekt over de leefwijze van mensen die nog thans in deze primitieve omstandigheden leven, en van hun natuurlijk aanpassingsvermogen.

Die eerste landbouw gaf nog weinig verstoring en dank zij de nog omringende ongestoorde natuur bleef het natuurlijk evenwicht min of meer gehandhaafd. Toch is het onjuist te spreken van natuurlijke landbouwmethoden: iedere landbouw is in wezen cultuur, die met de volledig natuurlijke situatie in strijd komt. Deze strijdigheid bleek door de schade die ze aanbracht in streken, waar een omvangrijke beschaving een intensiever gebruik van de grond met zich bracht. Uitgestrekte woestijnen bevinden zich op plaatsen waar eens belangrijke cultuurgebieden lagen en vanuit de lucht zijn nog de sporen van de voormalige landbouw te zien. Niet minder ernstig zijn de gevolgen van onoordeelkundige ontbossing voor de bodem en de relatie met het water geweest zoals Professor van Baren aantoonde.

Kenmerkend voor de natuurlijke samenlevingen in de biosfeer was steeds, dat de winning van bestaansmiddelen beperkt bleef tot de primaire produktie, tot de op dat moment beschikbare plantenwereld. Maar toen de mens zich vestigde in de gematigde streken was hij voor zijn verwarming aangewezen op het verbranden van organisch materiaal, zoals hout, dat in voorgaande jaren was gegroeid. Hiermede begon hij te teren op de primaire produktie uit het verleden, wat in het industriële tijdperk uitbundige vormen ging aannemen door het opsouperen van de voorraden aan kool en aardolie, de resultaten van miljoenen jaren primaire produktie in het verleden. Hoever dit is gegaan wordt het beste geïllustreerd door de schatting, dat de gemiddelde Amerikaan 10-15 maal zoveel energie verbruikt als een mens in de oorspronkelijke situatie. Deze stijging is niet alleen het gevolg van de steeds meer geïndustrialiseerde leefwijze, maar ook, en vooral, van de bevolkingsexplosie voortvloeiend uit de verbeterde medische zorg en het uitblijven van een goede controle op de geboortes. Dit, gepaard met de toename van de verontreiniging van het milieu, leidde tot wat Professor Tesch genoemd heeft het populatie-pollutie-syndroom.

Om dit syndroom in zijn volle omvang te begrijpen, dienen we terug te keren naar het in de Inleiding geschetste modelexperiment, waarbij getoond werd hoe de ontwikkeling van een populatie bepaald wordt door voedselaanvoer en ophoping van afvalstoffen. Het is duidelijk, dat de populatie van de soort *Homo sapiens* zich heeft onttrokken aan deze wetmatigheid zoals nog nimmer een soort zich daaraan kon onttrekken. Ook de mens moet op den duur de gevolgen hiervan ondervinden en hij begint die nu al aan den lijve te voelen. Reeds thans heerst de honger over grote gebieden van de aarde.

Zonder twijfel is de voedselproductie te vergroten: door betere landbouwmethoden, gebruik van betere rijstrassen en andere maatregelen kan men hopen via een 'groene revolutie' de honger te keren. Dit zal echter volslagen zinloos blijken, wanneer men de populatietoename niet tot stilstand zou weten te brengen. Men heeft uitgerekend, dat bij het huidige uitbreidingstempo de wereldbevolking voor het einde van de eeuw is verdubbeld, na eenzelfde periode opnieuw verdubbeld. Men kan uitrekenen, tot welke populaties men dan in enkele eeuwen zou komen. Er is geen sprake van, dat de primaire produktie, waar uiteindelijk alle leven van afhangt, in staat zou zijn deze mensenmassa's voldoende te voeden, om van andere behoeften maar te zwijgen. Een spreker op het Londense congres over 'Man and the biosphere' in 1969 rekende uit, dat men nu al de houtproductie zal moeten verviervoudigen om de mensheid per volwassene dagelijks een dagblad van twee vellen en drie velletjes toiletpapier te garanderen.

Onlosmakelijk verbonden met de populatie is de pollutie, zeker wanneer we onze geïndustrialiseerde samenleving wensen te handhaven en uit te breiden. Ook in de natuurlijke evenwichtssituatie levert elk organisme afvalstoffen. Dat is normaal. Maar dan wordt deze afval onderworpen aan de stofwisseling van bacteriën en andere organismen. Pollutie ontstaat wanneer de afvalproductie zo groot wordt, dat deze organismen het niet meer aan kunnen en vooral, wanneer de afval bestaat uit stoffen, die door geen enkel organisme kunnen worden afgebroken en het ergste van alles, wanneer stoffen worden afgescheiden, die die andere organismen, waarvan de mens afhankelijk is, doden. Het zal na het voorafgaande duidelijk zijn, dat het allergrootste gevaar dat de wereld en de mensheid bedreigt, bestaat uit het doden van de organismen, te land en te water, die verantwoordelijk zijn voor de primaire produktie. En reeds zijn we hiermee bezig. Het areaal natuurlijke vegetaties wordt steeds kleiner, als gevolg van industrialisatie, uitbreiding van steden, maar ook als gevolg van oorlogshandelingen, zoals bij de ontbladeringsacties in Vietnam. Wat zal gebeuren, wanneer bij volgende militaire conflicten dergelijke acties over grotere gebieden plaats vinden? Het meest angstwekkende bericht van de afgelopen jaren was misschien de mededeling in Science, dat het nu alom tegenwoordige DDT een stof is met giftige eigenschappen voor de mariene algen die voor het grootste deel van de zuurstofproductie op aarde verantwoordelijk zijn.

We hebben vele voorbeelden leren kennen van de invloed van de

mens op de biosfeer, van de regelrechte gifstoffen, die we kunnen en moeten vermijden, maar ook van produkten van een goede zuivering zoals nitraten en fosfaten, die evenzeer de natuurlijke wateren bedreigen, en van het koolzuur, produkt van onszelf en van onze industrie, dat de atmosfeer zodanig kan beïnvloeden, dat de temperatuur op aarde erdoor zou toenemen. Professor Schmidt toonde ons echter, hoe moeilijk het is hier verantwoorde conclusies te trekken. Volgens sommigen is een groter gevaar, dat de zonnestraling zal worden tegengehouden door nevels gevormd door de op grote hoogte vliegende supersonische vliegtuigen.

Zo is de situatie na 5 miljard jaar evolutie, anno 1970. Hoe is de prognose voor de toekomst, waar we onwillekeurig al telkens even op hebben gezinspeeld?

Het is verleidelijk hier twee bekende toekomstvisies tegenover elkaar te stellen. Er is die van de oudere evolutiebiologen, en -filosofen, waarvan Teilhard de Chardin de bekendste is. Ze extrapoleert de evolutie naar een toekomst van steeds grotere geestelijke ontwikkeling die, ondanks het vaak sterk speculatieve karakter, voor velen toch groots en inspirerend aandoet. Daarnaast is er de visie, zoals de Amerikaanse ecooloog Ehrlich die vorig jaar weergaf in een geruchtmakend artikel, getiteld: 'The death of the oceans'. Ehrlich vervolgt hier de geschiedenis in een extrapolatie tot 1979, wanneer als gevolg van de toenemende pollutie, het uitblijven van maatregelen daartegen door de verdeeldheid der volken, de ontwikkeling van weer nieuwe, aanvankelijk onschadelijk geachte bestrijdingsmiddelen, de wanhopige greep naar deze middelen na het falen van de 'groene revolutie', in 1979 de dood van het leven in de oceaan een feit wordt.

Hebben we nog de keus tussen deze twee toekomstvisioenen: de verdere verwerkelijking van de mogelijkheden der evolutie, hoe we die ook willen zien, of het einde van de biosfeer in 1979, 2079 of wanneer dan ook? Dit is de keuze, waartoe de situatie waarin wij op dit moment zijn gekomen ons dwingt, want als er niet zeer krachtig wordt ingegrepen, wordt niet de droom van Teilhard, maar de nachtmerrie van Ehrlich de realiteit van de toekomst. Het is aan onze generatie deze keuze te doen en de consequenties uit deze keuze te trekken.

Voor het beleid in de toekomst zal uit het voorgaande duidelijk zijn geworden, dat we in de eerste plaats behoefte hebben aan nog meer gegevens. Dit betekent een krachtige intensivering van het onderzoek

van alle aspecten van de biosfeer, van de levende systemen, en van de mens in zijn betrekking tot deze levende systemen. Slechts langs deze weg kunnen we bepalen, welke menselijke populatie de wereld nog kan verdragen.

Afgezien van alle op een verdere toekomst gerichte maatregelen zal in ieder geval alles gedaan moeten worden om de nu aanwezige wereldbevolking voldoende voedsel te verstrekken. Alle mogelijkheden zullen onderzocht moeten worden om de produktie van voedsel, en dat is in eerste instantie altijd de primaire produktie, tot het hoogst mogelijke niveau op te voeren. Slechts op deze wijze kunnen we te weten komen, waar de absolute grens ligt voor een voor honger gevrijwaarde wereldbevolking.

Maar men moet vooral niet de fout maken, hierin de definitieve oplossing te zien. Tijdens het elfde Internationale Botanische Congres te Seattle, in augustus 1969, werd een symposium voor het gehele congres gewijd aan het wereldvoedselprobleem en aan de taak, die de plantkunde kon vervullen bij het opvoeren van de voedselproduktie. Na afloop van dit symposium werd een resolutie ingediend, opgesteld door een groep biologiestudenten van de Universiteit van Washington, waarin de vrees werd uitgesproken, dat dit symposium de volkomen onjuiste indruk zou wekken, dat het probleem van de overbevolking zou kunnen worden opgelost door een verhoging van de voedselproduktie. Meer voedsel zou immers onherroepelijk leiden tot meer mensen, meer pollutie en tenslotte opnieuw meer honger. In hun resolutie stelden ze, dat het streven naar meer voedselproduktie alleen verantwoord zou zijn wanneer dit gepaard zou gaan met een appèl aan alle regeringen tot een krachtige afremming van de bevolkingstoename. De desbetreffende resolutie, die bij een handtekeningenakte de steun kreeg van meer dan duizend congressisten, werd in de slotzitting van het congres met algemene stemmen aanvaard.

Inderdaad: alle praten over toename van de voedselproduktie en alle maatregelen tegen incidentele milieuverontreiniging zijn volslagen zinloos, wanneer we er niet in zouden slagen, de populatie-explosie tot stilstand te brengen of, zo mogelijk, de wereldbevolking terug te brengen tot een biologisch acceptabel niveau. De visioenen van een reeds zeer nabije toekomst, wanneer deze afremming niet zou plaats vinden, zijn dermate ontstellend, dat zonder enige overdrijving gesteld moet worden, dat ieder die, op welke plaats ook en door welke motieven ook gedreven, de dwingend noodzakelijke geboortebeperving wil te-

gehouden, zich schuldig maakt aan een bedreiging van de toekomst van de mensheid. Hier zal men niets meer aan het toeval mogen overlaten. Het zal straks een volstrekt normale zaak zijn, dat het verwekken van meer dan drie kinderen, en wellicht zelfs reeds meer dan twee, strafbaar wordt gesteld, al lijkt het op dit moment nog te ver gaan om de verwachting van een Amerikaans populatiebioloog te onderschrijven, dat straks het verwekken van een kind waar geen plaats voor is, even zwaar gestraft zal worden als het doden van een medemens.

De gedachte dat een natuurlijke regulatie de wereldbevolking wel weer tot toelaatbare proporties terug zal brengen is bijzonder gevaarlijk. Natuurlijk kan men denken aan het optreden van wereldomvattende infectieziekten. Dit is, ondanks alle medische zorgen, allerm minst denkbeeldig, maar niemand zal over zo'n toekomstvisioen toch erg enthousiast kunnen zijn, evenmin als over de gedachte aan een regulatie als gevolg van massale hongersterte. Men bedenke hierbij vooral, welke spanning deze honger zou oproepen, met als uiteindelijke dreiging een laatste wereldoorlog. Terecht laat Ehrlich zijn apokalyptische visioen van de dood van de oceanen eindigen met de militaire wanhoopsdaad der uitgehongerde Aziatische volken tegen het nog voedselbezittende Rusland.

Het is op dit moment goed er op te wijzen, dat de moderne oorlogvoering, indien gevoerd met NBC-wapens, een oorlog is die gekenmerkt zal zijn door een extreme milieuverwoesting. We dienen daarom zeer ernstig het risico onder de ogen te zien dat, wanneer inderdaad eens een 'natuurlijke' regulatie de mensheid tot geringere proporties zou reduceren, dit wel eens een totale reductie zou kunnen zijn, niet alleen van de mens, maar van alle leven op aarde. Dit is een risico, dat nooit genomen mag worden en dat alleen door een uiterst krachtige internationale populatiecontrole kan worden afgewend.

Maar met populatiecontrole alleen zijn we er ook niet, wanneer we er niet tevens in slagen het milieu te beschermen. Dit symposium zal duidelijk hebben gemaakt, dat hierin niet alleen het menselijk milieu moet worden betrokken, maar dat het hier gaat om het totaal van de biosfeer.

Symposia als dit, en de vele andere symposia, congressen en werkgroepen, die thans over deze problematiek handelen, zijn uiterst belangrijke zaken. Nog veel belangrijker is de stimulering van het onder-

zoek, waaraan reeds enige woorden zijn gewijd. Maar het is een illusie te menen, dat we er hiermee zijn. De biologen kunnen vertellen, hoe erg de situatie is, maar de praktische maatregelen moeten genomen worden door technici, acceptabel worden geacht door economen en in hun afweging tegen andere belangen onderwerp zijn van de politieke beslissingen.

Dit zal in hevige mate ingrijpen in vele aspecten van het maatschappelijk leven. Ik wil dit met enkele getallen illustreren. De papierindustrie in de USA maakt per jaar 300 miljoen dollar winst. Wil deze industrie de verontreiniging met afvalwater bestrijden, dan zal dit per jaar een derde van deze winst vergen, dus 100 miljoen dollar. Het herstel van de natuurlijke wateren in Amerika zal gedurende een periode van 10-20 jaar 100 miljard dollar vergen, de bestrijding van de lucht-pollutie 11 miljard dollar. Dit geld móét er komen. Maar zàl het er ook komen? Welke offers zal dit vergen, en zal men werkelijk bereid zijn deze offers te brengen? Zijn de noodzakelijke controle-maatregelen in de praktijk uitvoerbaar? En opnieuw, wil men de daarvoor nodige offers brengen en, zo niet, zal men bereid en in staat zijn hier de noodzakelijke dwang uit te oefenen?

Tijdens de openingsrede van het Internationale Botanische Congres te Seattle door de Gouverneur van de Staat Washington, H. J. Evans, drukte deze zich aldus uit: 'Wanneer een fabriek zegt dat hij niet in staat is de pollutie te vermijden zonder zijn poorten te moeten sluiten, dan zal deze fabriek gesloten moeten worden.' We mogen hopen dat ook Nederlandse magistraten de moed zullen opbrengen in deze geest te spreken.

Het is op dit moment goed er op te wijzen, dat we natuurlijk moeten waken voor overdrijvingen. Ik denk hier bijvoorbeeld aan de leuze: terug naar de natuur. Dit zou dwaasheid zijn: de mensheid is op velerlei gebied afhankelijk van zijn cultuur waardoor hij telkens weer in conflict kan komen met de natuur. Waar het op neerkomt is, dat we ons niet plaatsen tegenover de natuur, maar rekening houden met die natuur en met onze afhankelijkheid van die natuur en van de wetten van die natuur.

In die cultuur hoort ook onze techniek, maar ook deze techniek dient harmonisch te worden opgenomen in het totaal van onze activiteiten, rekening houdend met de afhankelijkheid binnen de biosfeer. De Engelse minister van technologie, Anthony Wedgwood Benn, heeft het in het Engelse Science Journal treffend uitgedrukt door te stellen

dat het tijdperk van de technomanie op zijn einde loopt. Niet langer zal de techniek een prestigeproject mogen zijn, ontwikkeld om zichzelf wille, maar elk project zal dienen te zijn aangepast aan de omstandigheden, waarbij de eisen die het milieu stelt absolute prioriteit dienen te hebben. Voor de wetenschappelijke ontwikkeling betekent dit, dat de geldbronnen minder steun moeten gaan geven aan projecten met veel 'glamour' en meer zullen moeten denken aan de minder spectaculaire projecten van langere duur en essentiëlere betekenis.

Hierbij speelt vanzelfsprekend ook de economie een rol. Ook hier geldt, dat tot de dag van vandaag het maatschappelijk leven vrijwel uitsluitend beheerst is door de belangen van de economische, materiële welstand. Hiermee appelleert de economie aan het materiële eigenbelang van iedere burger, aan de 'homo economicus' in ieder van ons. Wanneer we ons hier tegen verzetten betekent dit niet, evenmin als bij de technologie, dat we het economisch belang en de economische wetenschap zouden onderschatten. In tegendeel. Wel betekent dit, dat we het economisch belang niet mogen zien als het alles beheersende, waaraan andere belangen ondergeschikt zijn. De absolute prioriteit die het milieubeheer zal moeten krijgen dient juist een opwekking te zijn voor de economen om de wegen te vinden om dit beheer mogelijk te maken.

Het is gebruikelijk, deze problematiek te beschrijven in de begrippen welvaart en welzijn. De gegevens uit dit symposium zullen ertoe kunnen bijdragen, de tegenstelling eerder te zien in de begrippen welzijn en niet-zijn. Maar welvaart en welzijn horen geen tegenstellingen te zijn. De welvaart hoort een onderdeel te zijn van het welzijn, zoals een gezonde voeding een onderdeel is van een goede gezondheidszorg. Maar evenals die voeding een doodsgevaar wordt wanneer men gestimuleerd wordt tot onmatig eten, wordt de welvaart een doodsgevaar voor de mensheid, wanneer ze excessief en uitsluitend om haarzelfs wille wordt aangemoedigd. Om maar te zwijgen van aanmoediging op grond van commercieel winstbejag of prestige-overwegingen.

Maar is onze maatschappij niet dermate ingesteld op dit eenzijdig welvaartsstreven, dat niet zonder verstrekkende gevolgen het roer kan worden omgegooid en dit welvaartsstreven geïntegreerd kan worden in de strijd om het menselijk welzijn en het voortbestaan van de biosfeer? Aan Amerikaanse universiteiten hebben groepen 'radicale' studenten zich verenigd onder namen als 'ecology groups', daarmee uiting gevend aan hun opvatting, dat de vernietiging van ons milieu de nood-

lottige consequentie is van een door hen verfoeid maatschappijbestel. Hieraan is het grote gevaar verbonden, dat het streven naar een verantwoord milieubeheer wordt gekoppeld aan het streven naar maatschappijhervormingen, die om andere redenen wenselijk worden geacht. Deze koppeling kan ernstige gevolgen hebben, wanneer op grond hiervan meer behoudende groepen dit streven naar milieubescherming zouden gaan afwijzen.

Milieubescherming en milieuherstel zijn zaken die iedere politieke stroming in zijn programma dient op te nemen als meest urgente punt. Een politieke partij, die dit niet zou accepteren diskwalificeert zich hierbij als een partij voor opportunisten die het onmiddellijk eigenbelang hoger schatten dan het belang van de toekomst.

Hoezeer men daarom een koppeling aan andere politieke doelstellingen moet afwijzen als gevaarlijk voor het algemeen doordringen van een verantwoord milieubeleid, het zou evenzeer kortzichtig zijn, wanneer we zonder meer zouden aanvaarden, dat de huidige maatschappijstructuur zonder ingrijpende veranderingen tot een herstel van de verstoorde biosfeer zou kunnen komen. Tijdens het eerder genoemde symposium van de IBP-IUBS 'Man made changes in the environment' in Londen in 1969 is het zo gesteld, dat een revolutie nodig zal zijn in het economisch systeem van de industriële samenleving van een productie-consumptie-economie naar een kringloop-economie, waarin de 'recycling' der stoffen in de kringloop van de natuur een integrale betekenis krijgt.

Dit betekent voor het praktische beleid, dat de milieubescherming niet geïsoleerd moet worden van andere beleidszaken, maar door moet werken in alle sectoren van het beleid op technisch en economisch niveau, waarbij de verdere maatschappelijke gevolgen openhartig en volstrekt ondogmatisch gezien moeten worden.

De problemen zullen ontzaglijk groot zijn, niet in het minst omdat deze zaak op internationaal, mondiaal vlak moet worden gezien. Opofferingen door het ene land zullen alleen dan werkelijk zinvol en daarmee acceptabel zijn, wanneer ze door andere landen eveneens worden gebracht.

Een speciaal probleem van grote betekenis vormen de ontwikkelingslanden. Het is reeds door Professor Oomen vermeld: moeten we de ontwikkelingslanden opvoeden tot een levensstijl waarvan wijzelf thans de kwalijke gevolgen ondervinden? Moet werkelijk de gehele wereld geïndustrialiseerd worden om tot redelijke welstand te komen,

of zijn we eindelijk in staat ook economisch waar te maken dat de landbouwgebieden een even belangrijke, ja aanzienlijk belangrijker rol spelen dan de industriegebieden en dat de importantie van deze rol ook op het economische vlak gehonoreerd moet worden?

Er is een revolutie nodig in ons denken opdat de industriële revolutie van het recente verleden kan worden opgevolgd en gecorrigeerd door een biologische revolutie. Deze revolutie houdt in, dat we afstand doen van ons door materieel egoïsme ingegeven standpunt, en dat we alle eigenbelang, industriële, commerciële en nationale groepsbelangen volstrekt ondergeschikt maken aan het mondiale belang van een gezonde biosfeer, die de werkelijke ontplooiing van de mensheid veilig stelt. Daarbij zal het onderwijs een centrale rol dienen te spelen, een onderwijs dat vanaf het begin de leerlingen zo dient te vormen, dat er mensen worden afgeleverd die zich werkelijk laten leiden door inzicht en verantwoordelijkheid, in plaats van met specialistische oogkleppen hun egoïstische en op winst gerichte doeleinden na te jagen.

Is het te optimistisch te veronderstellen, dat deze ontwikkeling op mondiaal niveau mogelijk zal zijn? Is het reëel dit te verwachten in onze door machtspolitiek verdeelde wereld? Of zou het denkbaar zijn, dat het groeiend besef in het gemeenschappelijk gevaar dat alle volken bedreigt verenigd werkt en relativerend ten aanzien van de schijnbelangen, die nu de mensheid verdeeld houden?

Het lijkt te optimistisch, maar we moeten optimistisch blijven, omdat alleen dit optimisme ons kan inspireren tot de daadwerkelijke biologische revolutie die de consequentie van onze woorden moet zijn. Het beeld van onze planeet met zijn dunne schil van leven, de biosfeer, het produkt van miljarden jaren evolutie, waarbinnen de geest tot ontwikkeling kwam op deze eenzame plaats in de wijde omtrek van het heelal, dwingt ons tot onze verantwoordelijkheid, om waar te maken, dat deze biosfeer en deze menselijke geest blijven voortbestaan.

Literatuur

De geschiedenis van de atmosfeer

(Prof. Dr. M. G. Rutten)

- | | | |
|------------------------------------|------|--|
| Abelson, P. H. | 1966 | Chemical events on the primitive earth. <i>Proc. natn. Acad., Sci. U.S.A.</i> 55: 1365-1372. |
| Berkner, L. V. &
L. C. Marshall | 1965 | On the origin and rise of oxygen concentration in the Earth's atmosphere. <i>J. Atmosph. Sci.</i> 22: 225-261. |
| Berkner, L. V. &
L. C. Marshall | 1966 | Limitation on oxygen concentration in a primitive planetary atmosphere. <i>J. Atmosph. Sci.</i> 23: 133-143. |
| Bernal, J. D. | 1949 | The physical basis of life. <i>Proc. phys. Soc. Lond. A</i> 62: 537-597. |
| Bernal, J. D. | 1951 | The physical basis of life. London. |
| Buchanan, J. M. | 1965 | Chairman's remarks. In: S. W. Fox, ed.: The origin of prebiological systems. New York. |
| Calvin, M. | 1965 | Chemical evolution. <i>Proc. R. Soc. A</i> 288: 441-466. |
| Calvin, M. | 1968 | Molecular paleontology. <i>Leicester lit. philos. Soc.</i> 62: 45-69. |
| Calvin, M. | 1969 | Chemical evolution. Oxford. |
| Eglinton, G. &
M. Calvin | 1967 | Chemical fossils. <i>Scient. Am.</i> 216 (1): 32-43. |
| Lecompte du Noiÿ, P. | 1947 | Human destiny. New York. |
| McCarthy, E. D. &
M. Calvin | 1967 | Organic geochemical studies. I. Molecular criteria for hydrocarbon genesis. <i>Nature, Lond.</i> 216: 642-647. |
| Miller, S. L. | 1959 | Formation of organic compounds on the primitive earth. In: A. I. Oparin, ed.: The origin of life on earth. <i>Proc. First int. Sympos. Int. Union Biochem.</i> p. 123-135. London. |
| Oparin, A. I. | 1938 | The origin of life. 2nd ed. New York. |
| Oparin, A. I. | 1964 | The chemical origin of life. Springfield. |
| Oparin, A. I., ed. | 1959 | The origin of life on earth. <i>Proc. First int. Union Biochem.</i> London. |
| Ramdohr, P. | 1958 | Die Uran- und Goldlagerstätten Witwatersrand, Blind River District, Dominion Reef, Serra de Jacobina: Erzmikroskopische Unter- |

- suchungen und ein geologischer Vergleich. *Abh. dt. Akad. Wiss. Berl. (Chem. Geol., Biol.)* 1958 (3).
- Rankama, K. 1955 Geological evidence of chemical composition of Precambrian atmosphere. *Spec. Pap. geol. Soc. Am.* 62: 651-664.
- Rasool, S. I. 1967 Evolution of the earth's atmosphere Science, 157: 1466, 1467.
- Rutten, M. G. 1969 Sedimentary ores of the Early and Middle Precambrian and the history of atmosphere oxygen. *Proc. 15th Inter-Univ. Congr. Leicester 1967*: 187-195.
- Rutten, M. G. 1970a The history of atmospheric oxygen. *Space Life Sc.* 2: 1-13.
- Rutten, M. G. 1970b The origin of life through natural causes. Amsterdam, in druk.
- Schopf, J. W. 1968 Microflora of the Bitter Springs Formation, Late Precambrian, Central Australia. *J. Paleont.* 42: 651-688.
- Urey, H. C. 1952 The planets. Yale.

De invloed van de mens op de atmosfeer

(Prof. Dr. F. H. Schmidt)

- Callender, G. S. 1940 Variations of the amount of carbon dioxide in different air currents. *Q. Jl R. met. Soc.* 66: 395-400.
- Callender, G. S. 1958 On the amount of carbon dioxide in the atmosphere. *Tellus* 10: 243-248.
- Dronia, H. 1967 Der Stadteinfluss auf der weltweiten Temperaturentrend. *Met. Abh. Inst. Met. Geophys. Berl.* 74 (4).
- Flohn, H. & H. Burckhardt 1939 Die atmosphärischen Kondensationskerne. *Abh. Geb. Bäder- u. Klimaheilk.*
- Junge, Ch. E. 1963 Air chemistry and radioactivity. Academic Press, New York.
- Kaplan, L. D. 1960 The influence of carbon dioxide variations on the atmospheric heat balance. *Tellus* 12: 204-208.
- Schuurmans, C. J. E. 1969 The influence of solar flares on the tropospheric circulation. *Meded. K. ned. met. Inst.* 92.
- Sheppard, P. A. 1958 The effect of pollution on radiation in the atmosphere. *Int. J. Air Pollut.* 1: 31-43.
- Willet, H. C. 1965 Solar-climatic relationships in the light of standardized climatic data. *J. Met.* 22: 120-136.

De genese van het water en de invloed van het menselijk handelen daarop

(Prof. Ir. A. Volker)

- | | | |
|------------------------------------|---------|--|
| Bendegom, L. van | 1966 | Waterbouwkunde voor ontwikkelingslanden. Rede 124ste dies natalis Technische Hogeschool Delft. |
| Biemond, C. | 1968 | Water. Em. Querido, Amsterdam. |
| E.C.A.F.E. | 1967 | Experience in planning for utilization development of water resources in the Soviet Union. <i>Proc. 7th reg. Conf. on water resources development in Asia and the Far East. Water Resources Series 32.</i> United Nations, New York. |
| E.C.E. Committee on Water Problems | 1968 | Water problems in the E.C.E. region: a preliminary study. Genève. |
| FAO | 1969 | Influence of man on the hydrological cycle. Working Group on the Influence of Man on the Hydrological Cycle. Rome. |
| Furon, R. | 1963 | Le problème de l'eau dans le monde. Payot, Paris. |
| Gulhati, N. D. | 1955 | Irrigation in the world - a global review. |
| | en 1969 | New Delhi, International Commission on Irrigation and Drainage. |
| Kuenen, Ph. H. | 1948 | De kringloop van het water. H. P. Leopold, Den Haag. |
| Nace, R. L. | 1969 | Water and man: a world view. UNESCO, Parijs. |
| Staveren, J. M. van | 1963 | De toekomstige wereldvoedselbehoefte met betrekking tot de factoren grond en water. <i>Landbouwk. Tijdschr.</i> 75: 231-245. |
| Volker, A. | 1965 | Oude wijn in nieuwe zakken. Intreerede Technische Hogeschool Delft. |

Biocoenosen in het water en de invloed erop van het menselijk handelen

(Dr. H. L. Golterman)

- | | | |
|-------------------------------|------|--|
| Canter, H. M. & J. W. G. Lund | 1968 | The importance of Protozoa in controlling the abundance of planktonic algae in lakes. <i>Proc. Linn. Soc. Lond.</i> 179: 203-219. |
| Corner, E. D. S. | 1961 | On the nutrition and metabolism of zooplankton. I. Preliminary observations on the feeding of the marine Copepod, <i>Calanus helgolandicus</i> (Claus). <i>J. mar. biol. Ass. U.K.</i> 41: 5-16. |

- Cowey, C. B. & E. D. S. Corner 1963 On the nutrition and metabolism of zooplankton. II. The relationship between the marine copepod *Calanus helgolandicus* and particulate material in Plymouth sea water, in terms of amino acid composition. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 42: 495-511.
- Corner, E. D. S., C. B. Cowey & S. M. Marshall 1965 On the nutrition and metabolism of zooplankton. III. Nitrogen excretion by *Calanus*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 45: 429-442.
- Edmonson, W. T. 1965 Reproductive rate of planktonic rotifers as related to food and temperature in nature. *Ecol. Monogr.* 35: 61-111.
- Fogg, G. E. 1965 Algal cultures and phytoplankton ecology. University of London, The Athlone Press.
- Frost, W. E. & C. Kipling 1968 Removal of pike (*Esox lucius*) from Windermere and some of its effects on the population dynamics of that fish. *Proc. 3rd Br. Coarse Fish Conf.* 1967: 53-56.
- Gause, G. F. & A. A. Witt 1935 Behavior of mixed populations and the problem of natural selection. *Am. Nat.* 69: 596-609.
- Golterman, H. L. 1967 Influence of the mud on the chemistry of water in relation to productivity. *Proc. I.B.P. symp. Amsterdam-Nieuwersluis*, 1966.
- Golterman, H. L. 1970 Mogelijke gevolgen van de fosfaat-eutrofiëring van het oppervlaktewater. *H₂O*, 3 (10): 209-215, en *De Ingenieur* (ter perse).
- Ketchum, B. H. 1962 Regeneration of nutrients by zooplankton. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. perm. Explor. Mer* 153: 142-147.
- Klomp, H. 1967 Experimenten en modellen in de populatiedynamiek. In: *Populatiebiologie*. Wageningen, PUDDOC, 1967: 37-56.
- Lindeman, R. L. 1942 The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399-418.
- Lund, J. W. G. 1949 Studies on *Asterionella*. I. The origin and nature of the cells producing seasonal maxima. *J. Ecol.* 37: 389-419.
- Lund, J. W. G. 1950 Studies on *Asterionella formosa* Hass. II. Observations on Windermere, Esthwaite Water and Blelham Tarn. *J. Ecol.* 38: 1-14.
- McAllister, C. D. 1969 Aspects of estimating zooplankton production from phytoplankton production. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 26: 199-220.
- Margalef, R. 1968 Perspectives in ecological theory. Chicago, London.
- Mozes 1965 *O.T. Deut.* 13: 23.

- Nauwerck, A. 1963 Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. *Symb. bot. Upsal.* 17 (5): 1-163.
- Provasoli, L., J. J. A. McLaughlin & I. J. Pintner 1954 Relative and limiting concentrations of major mineral constituents for the growth of algal flagellates. *Trans. N.Y. Acad. Sc.* 16 (8): 412-417.
- Seventer, H. A. van 1969 Disappearance of the malaria in the Netherlands. Diss. Amsterdam.
- Slobodkin, L. B. 1960 Ecological energy relationship at the population level. *Am. Nat.* 94: 213-236.
- Slobodkin, L. B. 1961 Growth and regulation of animal populations. New York, Holt, Rinehart and Winston.
- Talling, J. F. 1957 The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. *New Phyt.* 56: 133-149.
- Taub, F. B. 1969 A biological model for a freshwater community: A gnotobiotic ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* 14: 136-142.
- Worthington, E. B. 1949 An experiment with populations of fish in Windermere 1939-1948. *Proc. zool. Soc. Lond.* 120: 113-149.

De terrestrische oecosystemen: de genese en de gevolgen van de menselijke technologie
(Dr. W. H. van Dobben)

- Adriani, M. J. & E. van der Maarel 1968 Voorne in de branding. Stichting Wetenschappelijk Duinonderzoek.
- Anderson, E. & B. R. Anderson 1954 Introgression of *Salvia apiana* and *S. mellifera*. *Ann. Mo. bot. Gdn* 41: 329-338.
- Andreas, C. N. 1967 Soort en populatie van het plantenrijk. In: *Populatiebiologie*. Wageningen.
- Baas Becking, L. M. G. 1934 Geobiologie of inleiding tot de milieukunde. Den Haag.
- Baker, H. G. & G. L. Stebbins 1965 The genetics of colonizing species. Academic Press.
- Bakker, D. 1960 *Senecio congestus* in the Lake-IJsselpolders. *Acta bot. neerl.* 9: 235-259.
- Bartlett, H. H. 1956 Fire, primitive agriculture and grazing in the tropics. In: W. L. Thomas, ed., *Mans role in changing the face of the earth* p. 692-720. Chicago.
- Bates, M. 1956 Man as an agent in the spread of organisms. In: W. L. Thomas, ed., *Mans role in changing the face of the earth* p. 788-806. Chicago.

- Briggs, D. & S. M. Walters
Chapman, H. H. 1969 Plant variation and evolution. London.
- Clark, A. H. 1950 Lightning in the Long Leaf. *Am. For.* 56: 10-12.
- Clark, A. H. 1956 The impact of exotic invasion in the remaining New World mid-latitude grasslands. In: W. L. Thomas, ed., *Mans role in changing the face of the earth* p. 737-762. Chicago.
- Clements, F. E. 1916 Plant succession, an analysis of the development of vegetation. *Carn. Inst. Wash. Publ.* 242.
- Cooper, J. P. 1954 Studies in growth and development in *Lolium*. *J. Ecol.* 42: 521-556.
- Coster, Ch. 1937 De verdamping van verschillende vegetatievormen op Java. *Tectona* 30: 1-102.
- Curtis, J. T. 1956 The modification of mid-latitude grasslands and forests by men. In: W. L. Thomas, ed., *Mans role in changing the face of the earth* p. 721-736. Chicago.
- DeBach, P. 1964 Biological control of insect pests and weeds. London.
- Dinther, J. B. M. van 1970 Phytofage insecten in de tropen en hun bestrijding. *Landbouwk. Tijdschr.* 82: 4-11.
- Dobben, W. H. van 1967a Physiology of growth in two *Senecio* species in relation to their ecological position. *Jaarb. Inst. biol. Onderz. LandbGewass.*: 75-83.
- Dobben, W. H. van 1967b Individu en populatie bij plant en dier. In: *Populatiebiologie*. Wageningen.
- Frankel, O. H. 1954 Invasion and evolution of plants in Australia and New Zealand. *Caryologia* 6 (suppl.): 600-614.
- Gause, G. F. 1934 The struggle for existence. Baltimore.
- Glendenning, G. E., C. P. Pase & P. Ingebo 1961 Preliminary hydrological effects of wildfire in chaparral. *Proc. 5th Ariz. Watershed Symp.*
- Grant, V. 1963 The origin of adaptations. Columbia University Press.
- Heiser, C. H. B. 1949 Study in the evolution of the sunflower. *Botany* 23.
- Huffaker, C. B. 1957 Fundamentals of biological control of weeds. *Hilgardia* 27: 101-157.
- Huxley, J. 1938 Clines: an auxiliary taxonomic principle. *Nature* 142: 219-220.
- Klein, D. R. 1968 The introduction, increase and crash of reindeer on St. Matthews Island. *J. Wildl. Mgmt* 32: 350-369.
- Klomp, H. 1962 The influence of climate and weather on the main density level, the fluctuations and the re-

- gulation of animal populations. *Archs. néerl. Zool.* 15.
- Klomp, H. 1967 Experimenten en modellen in de populatiedynamiek. In: *Populatiebiologie*. Wageningen.
- Lack, D. 1954 The natural regulation of animal numbers.
- Leopold, A. S. & F. Fraser Darling 1956 Wild life in Alaska. New York.
- Lightfoot, L. G., S. T. Smith & C. V. Malcolm 1964 Salt land survey 1962. *Bull. Dep. Agric. S. Aust.* 3235.
- Margalef, R. 1963 On certain unifying principles in ecology. *Am. Nat.* 97.
- Margalef, R. 1968 Perspectives in ecological theory. University of Chicago Press.
- Marsh, G. 1864 Man and Nature. New York.
- Mayr, E. 1965 The nature of colonizations in birds. In: Baker, H. G. & G. L. Stebbins, The genetics of colonizing species. Academic Press.
- Mitchell, C. F. 1953 Vegetational environmental studies. *Advmt Sci.* IX 36: 430-432.
- Müller, K. M. 1929 Aufbau, Wuchs und Verjüngung der süd-europäischen Urwälder. Londen.
- Münzing, A. 1938 Sterility and chromosome pairing in intra-specific *Galeopsis* hybrids. *Hereditas* 24: 117-188.
- Pijl, L. van der 1969 Het tropisch gelaat van de plantkunde. Inaugurale rede Nijmegen.
- Riley, H. P. 1938 A character analysis of *Iris* species, and natural hybrids. *Am. J. Bot.* 25: 727-738.
- Sauer, C. O. 1956 The agency of man on earth. In: W. L. Thomas, ed., Mans role in changing the face of the earth p. 49-69. Chicago.
- Schneider, F. 1939 Ein Vergleich von Urwald und Monokultur in Bezug auf ihre Gefährdung durch phytophage Insecten, auf Grund einziger Beobachtungen an der Ostküste von Sumatra. *Schweiz. Z. Forstwes.*: 1-22.
- Spencer, H. 1852 A theory of populations deduced from the general law of animal fertility.
- Stebbins, G. L. 1950 Variation and evolution of plants.
- Stewart, O. C. 1956 Fire as the first great force employed by man. In: W. L. Thomas, ed., Mans role in changing the face of the earth p. 115-133. Chicago.
- Transley, A. G. 1935 The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284-307.
- Turesson, G. 1922 The species and the variety as ecological units. *Hereditas* 3: 100-112.

- | | | |
|--------------------------------|------|--|
| Turesson, G. | 1929 | Zur Natur und Begrenzung der Arteinheiten. <i>Hereditas</i> 12: 323-334. |
| Troostwijk,
W. J. Doude van | 1944 | Some aspects of the wood pidgeon population in the Netherlands. <i>Ardea</i> 52 (1964): 15-30. |
| Vecht, J. van der | 1960 | Systematik en evolutie. In: <i>Evolutie</i> . Utrecht/Antwerpen. |
| Vecht, J. van der | 1969 | Mimicry en evolutie. <i>Versl. K. ned. Akad. Wet.</i> 78. |
| Wiebes, J. T. | 1970 | Vijgen en vijgewespen. In: <i>Biosystematiek</i> . Wageningen. |
| Zadoks, J. C. | 1967 | Epidemieën als populatiebiologisch verschijnsel. In: <i>Populatiebiologie</i> . Wageningen. |

Register

- aanpassing
 - aan lage temperatuur 141
 - aan voeding 141
 - van de mens 157
- adaptatie van de mens 137 e.v.
- Aedes* 168
- Aerobacter aerogenes* 96
- aerosol 49 e.v.
- Aitkenkernen 49 e.v.
 - , verkeer en 51
- akkerbouw
 - , permanente 131
- alang-alang 132
- Ammophila arenaria* 106
- Anabaena* 93
- Andropogon* 123
- Anopheles* 168
- *maculipennis* 97
- anorganische fotosynthese 29
- Apomixie 127
- Artemisia tridentata* 124
- Asterionella formosa* 87, 89
- Artocarpus* 143
- a-technische mens 148
- atmosfeer
 - , ontwikkeling van het leven en de historie van de 34 e.v.
- atmosfeereigenschappen 23
- Australopithecus* 120
- Avena fatua* 125
- balans
 - , huishoudkundige 57
 - , hydrologische 57
- Bataten-eters 145
- bemesting 78
- bereikbaarheid 119
- beweiding 123 e.v.
- bilharziosis 100
- biociden 168
- blauwgrasland 122
- blauwwieren 92
- bodemfauna als bodemkundige factor 67
- bodemflora als bodemkundige factor 67
- bodemgordels 65
- bodemkundige factoren 64 e.v.
- bodemprofiel
 - , aantasting van 129
- bodemvernieling 72
- boterbloem
 - , blaartrekkende 121
- Bouteloua* 124
- brandclimax 120
- Bromus mollis* 125
- broodboom 143
- Buchloë* 124
- Calanus* 94
- Castanea tridentata* 113
- Casuarina* 145
- ceders van Libanon 123
- char 82
- chemische componenten van het water 86
- Chironomus* 94
- Chlamydomonas* 96
- chlorofyl 30, 92
- Chorella* 94
- Chrysothamus* 124
- climax 114
- clinale variatie 126
- Clostridium* 147

, *botulinum* 92
cold trap 25
Colocasia 114
competitie
 , mathematisch uitgedrukte 91
concurrentie
 , interspecifieke 112
Corrus corax 117
Cryptomonas 94
cultuurvervolgers 128
Cytophaga hutchinsonii 96

Daphnia 93
darmflora bij Papoea's 146
den
 , grove 119

efficiëntie
 , oecologische 94 e.v.
eikenbossen van Sicilië en Spanje 123
ekster 117
Endothia 113
enteritis necroticans 147
Erodium 125
Escherichia coli 167, 168
Eudiaptomus 93
eutrofiëring 92
evapotranspiratie 67
evenwicht in de natuur 110 e.v.

facultatieve ademhalers 27
fluor in water 87
forel 82
fosfaatconcentratie en groeisnelheid
 90
fosfaatverwijdering uit water 101
fossielen
 , moleculaire 20
Fragilaria capucina 86

Galeopsis tetrahit 127
Galinsoga parviflora 128
Gemelliscystis imperfecta 88, 89
genetisch bezit

 , verarming van 129
gesteente als bodemkundige factor 67
gezondheidsmeting 156
gleyvorming 67
groei bij Papoea's 142
groeikrommen 10
gronden (Amerikaanse)
 , classificatie van 69 e.v.
grondverzuring 77
grondwaterspiegel en vegetatie 123

Helianthus
 , *annuus* 125, 126
 , *petiolaris* 126
helm 106
hemoglobine 141
hennepnetel 127
Hieratium umbellatum 128
Honckenya peploides 118
huismuis 128
huismus 128
hydrologisch tienjarenplan van
 Unesco 55

Imperata cylindrica 132
industriële revolutie 160
introductie van vreemde soorten 115
Ipomoea batatas 145
Iris
 , *fulva* 125
 , *hexagona* 125

kamille
 , reukloze 127
Kellicottia longispina 94
Keratella cochlearis 94
klapekster 117
klaver
 , ondergrondse 128
klimaat als bodemkundige factor 65
klimaatformule van Lang 66
knopkruid 128
koolzuur
 , atmosferische 28 e.v.
- evenwicht 44 e.v.

- in de dampkring 42
- in de oceanen 43
- korstmossen
 - , epifytische 113
- kringloop
 - , energie 12
 - , hydrologische 54 e.v.
 - , koolstof 12
 - , stikstof 11
- kruisbekken 107
- kweldergras 118
- kweldervegetatie 118

- ladangbouw 132
- lamsoor 118
- landbouw
 - , invloed van 121
- Lanius excubitor* 117
- Larus dominicus* 117
- Limonium vulgare* 118
- logistische kromme 111
- Lolium*
 - , *multiflorum* 125, 127
 - , *rigidum* 127
 - , *perenne* 127
- Loxia* spp. 107 e.v.
- luchtverontreiniging 41

- major elements 86
- malaria 139
- meeuwen 117
- meningitis 140
- Microcystis* 93
- micro-evolutie 125
- milieu
 - , stedelijk 168
- minor elements 86
- moerasandijvie 106
- moraliteit in populaties 97
- muggen
 - , uitroeiing van 97

- natuurbeheer 170 e.v.
- NS-quotiënt van Meyer 66

- oecologie
 - , urbane 168
- oecologische nis 106
- oecosysteem
 - , aquatisch 80 e.v.
 - , energetische basis van 83
- oecosystematiek 104
- oeratmosfeer 16 e.v.
- oot 125
- Opuntia* 124
- ouderdom van de aarde 28
- overlevingscurven 98

- paardebloem 121
- PAL 25 e.v.
- Panicum virgatum* 123
- parasieten bij de mens 139
- Pasteur-niveau 27 e.v.
- pathogenen bij de mens 139
- periodiciteit van fytoplankton 81, 85, 89
- Petromyzon marinus* 81 e.v.
- Pica pica* 117
- pig-bel 147
- Pinus*
 - , *halepensis* 123
 - , *palustris* 120
 - , *strobus* 119
 - , *sylvestris* 119
- pioniersoorten 114
- pionier-vegetatie 106
- plankton 36 e.v.
- Plantago major* 124
- plasticiteit 128
- Poa*
 - , *annua* 125
 - , *pratensis* 124, 127
- Polyarthra* 94
- predator-prooi-relatie 112
- prik 81 e.v.
- primaire productie 95
 - van organische verbindingen 87
- Prosopis juliflora* 124
- Pseudomonas* 167
 - *fluorescens* 96
- Pseudospora* 89
- Puccinellia maritima* 118

Quercus ilex 123

raaf 117

raaigras 125

, Engels 127

, Italiaans 127

Ranunculus sceleratus 121

rasverschillen van de mens 138

rat

, bruine 128

regenwormen 68

reigersbek 125

relatie

, dichtheidsafhankelijke 113

relief als bodemkundige factor 67

rendieren 113

reuzenpanda 116

sago-eters 143

Salsola kali 124

Salvelinus willoughbii 82

Salvia

, *apiana* 125

, *mellifera* 125

sawahcultuur 131

schermhavikskruid 128

Schistosoma 100

schistosomiasis 139

schorrekruid 118

Senecio congestus 106

Sinantropus 120

slaapziekte 139

snoek 82

, voedselketens van 83

specialisatie 105 e.v.

spreeuw 128

stabiliteit 96

Stenochlaena 143

Stercorarius skua 117

sterfte

, dichtheidsafhankelijke 111

stern

, noordse 117

Sterna macrura 117

Stipa 124

straatgras 125

Streptococcus mutans 164

Suaeda maritima 118

successie 114

Synura 86

taro-eters 144

temperatuurstijgingen van de atmosfeer 45

temperatuurstijgingen van water 99

terugkoppelingsproces 93

Tetrahymena 96

thermische pollutie 52

Tilapia 93

, *nilotica* 81

Trifolium subterraneum 128

Triglochin maritima 118

Tripleurosperum maritima 127, 128

tsjernosom 133

tijd als bodemkundige factor 68

uitputting van de bodem 71

Urey-mechanisme 25, 29

vacuumtoiletten 101

veeteelt

, invloed van 121

vegetatie als bodemkundige factor 66

veldbeemd 124, 127

verzouting van de bodem 77

voeding bij Papoea's 142 e.v.

voedselketen 93 e.v.

vuur

, invloed van 119

warmteproductie door de mens 100

wasmiddelen 101

waterbalans 57 e.v.

waterbeheer 53

waterbehoeften

, toekomstige 61

watererosie 72

weegbree 124

winderosie 71

wintertemperaturen

, verloop van 46 e.v.
witbol 125

Xanthosoma 144

zalmvisserij 49
zeelamprei 81 e.v.
zeepostelein 118

zonnebloem 125, 126
zonnevlekkengetal 47
zoutgras 118
zoutovermaat
 , bestrijding van 78
zuurgraad van oceanen 34
zuurstof
 , atmosferische 28 e.v.
 , vrije atmosferische 32
zwaveldioxide in de dampkring 48

