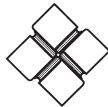


Ecologica

WAAROM VERKLEINING VAN DE MENSELIJKE
IMPACT OP DE BIOSFEER MOEILIJK
MAAR ONVERMIJDELIJK IS

Hans Meek



Uitgeverij Eburon

2017

Voor mijn prachtige zonen Jense, Harmen, Bennie en Roeland,
mijn guitige kleinzoon Hidde en de pasgeboren Jurre
In herinnering aan mijn zorgzame ouders
Met grote dank aan mijn lieve, trouwe levenspartner Marike

ISBN 978-94-6301-118-1

Uitgeverij Eburon
Postbus 2867
2601 CW Delft
tel.: 015-2131484 / fax: 015-2146888
info@eburon.nl / www.eburon.nl

Foto omslag: Li-rivier en Karstgebergte in Guilin, China. © Shutterstock / aphotostory
Omslagontwerp: Textcetera, Den Haag
Grafisch ontwerp: Textcetera, Den Haag

© 2017. J. Meek. Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt, in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen, of op enig andere manier, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de rechthebbende.

INHOUDSOPGAVE

INLEIDING	9
HOOFDSTUK 1: ECOLOGIE	13
Het ontstaan van ecosystemen	18
Piramides en kringlopen	21
Het ecologische hoofdmechanisme	27
Populatie ecologie	32
<i>Plagen en exoten</i>	35
De Pine Beetle	35
Sprinkhaanplagen	37
De nijlbaars in het Victoriameer	38
<i>Monoculturen</i>	39
Voortplanting en groei	40
Ecologie en evolutie	42
<i>Leven op het land</i>	45
<i>Zoogdieren</i>	46
<i>Sociale groepen</i>	48
<i>Hersenen en intelligentie</i>	49
<i>Evolutie en biodiversiteit</i>	51
De Biosfeer	53

HOOFDSTUK 2: HOMO SAPIENS	57
Ontstaan	58
Biologie	61
Migratie	63
Taal en cultuur	66
Ecologische inbedding	71
Ontwikkelingen na 1800	73
<i>Fossiele brandstoffen</i>	73
Landbouw en veeteelt	77
Kleding en huisvesting	78
Vervoer	79
Machines en wapens	80
Visuele en auditieve communicatie	81
Reuk, smaak en tast	82
Ziektebestrijding	82
Voortplanting en seksualiteit	83
Cognitie en computers	85
<i>Exponentiële bevolkingsgroei</i>	85
<i>Natuurwetenschap en economie</i>	86
 HOOFDSTUK 3: ECOLOGIE EN MENS	 89
 De biologisch-ecologische groei drang van de mens: eigen soort en volk eerst	 93
<i>Sociale populatiekrachten</i>	95
<i>Explosief toegenomen energieverbruik</i>	98
<i>De ontregelde biosfeer</i>	105
Ecologische indicatoren	107
<i>Biomassa</i>	107
<i>Energieverbruik</i>	108
<i>Tien kritische segmenten volgens Rockström</i>	108
<i>Sustainable Society Index en Happy Planet Index</i>	110
<i>De Mondiale of Ecologische Voetafdruk (MV of EV)</i>	111

INHOUDSOPGAVE

1 hectare grond per persoon	112
1,7 wereldhectare biocapaciteit per persoon	113
2,6 wereldhectare Mondiale Voetafdruk per persoon	113
De grondvoetafdruk: gebruik van grond voor bebouwing en landbouw	118
Biocapaciteit	119
Wereldhectares	120
Nederland	122
De mondiale verdeling van grondvoetafdrukken	126
De mondiale agrarische duurzaamheidssituatie	133
De CO ₂ -voetafdruk	134
‘Groene’ en ‘rode’ CO ₂	137
De vis(grond)voetafdruk	142
<i>De Watervoetafdruk</i>	143
<i>Besmettelijke ziekten</i>	144
<i>Diverse abiotische ecologische factoren</i>	146
<i>Wat kan de aarde duurzaam opbrengen voor de mens?</i>	147
Terug naar 1 miljard mensen?	148
<i>De Living Planet Index</i>	155
Het belang van biodiversiteit	157
Biodiversiteit versus erosie	160
HOOFDSTUK 4: ECOLOGIE EN ECONOMIE	165
Economische groei versus ecologische stabiliteit	166
Rationeel optimisme en rationeel pessimisme	172
HOOFDSTUK 5: ECOLOGIE EN DE TOEKOMST	181
Hoe zal het vermoedelijk gaan?	185
<i>Het sprinkhanendilemma</i>	189
<i>De omgekeerde piramide van Maslov</i>	190
Wat zouden we kunnen doen?	193
Wat zouden we vooral moeten laten?	203

EPILOOG	207
<i>Bevolkingsregulatie</i>	209
<i>Energie</i>	210
<i>Wonderen</i>	211
<i>Vluchten kan niet meer</i>	212
SAMENVATTING	213
BIJLAGE 1. DETAILS van de MONDIALE VOETAFDRUK.	
Methode, resultaten, evaluatie	217
BIJLAGE 2. FOSSIELE ENERGIE: problemen en alternatieven	251
LITERATUUR	273
DANKWOORD	283
CURRICULUM VITAE	285

INLEIDING

Wat is de mens zonder dieren?
Als alle dieren weg zijn
zal de mens sterven
aan een gevoel van grote eenzaamheid.
Want wat er gebeurt met de dieren
gebeurt spoedig met de mens.
Alle dingen hangen samen.

Wat er met de aarde gebeurt
gebeurt met de kinderen van de aarde.

Chief Seattle, 1854,
volgens Henry A. Smith, 1887

In de afgelopen vijftien jaar heb ik mij in toenemende mate verdiept in de oorzaken en gevolgen van de huidige milieu- en duurzaamheidsproblemen. In de eerste periode leek het mij als bioloog vooral van belang om natuur en milieu te beschermen. Maar ik kwam er achter dat de bedreiging van natuur en milieu door de mens niet een “weef- of schoonheidsfoutje” is dat met enige goede wil en wat ombuiging of uitbreiding van het milieubeleid weg te werken is. Ook ontdekte ik dat we natuurbeleid niet moeten zien als liefhebberij van een aantal wereldvreemde natuurliefhebbers, die liever onder vogels, vlinders en torretjes verkeren dan onder mensen. Een schoon milieu en gezonde natuur blijken van levensbelang voor mens en maatschappij. Al denkend en doende kwam ik tot de ontdekking – die velen natuurlijk al vóór mij gedaan hebben en velen hopelijk ook na mij zullen doen – dat de menselijke economie en consumptieactiviteiten via vervuiling, uitputting en klimaatverandering de

belangrijkste oorzaak zijn van milieuverstoring. Daar zouden we dus vooral wat aan moeten veranderen. Beperking van economische groei en consumptie lijkt echter nog steeds een taboe in ons politieke denken. “Groei moet, stilstand is achteruitgang”. Hoe komt dat, op welke basis berust dit gevoel, dit dogma?

Gedurende mijn zoektocht naar mogelijke antwoorden kwam ik weer in aanraking met deelgebieden van de biologie die tijdens mijn studie mijn aandacht en interesse wekten, maar die ik tijdens mijn specialisatie en werk als neurobioloog grotendeels uit het oog had verloren. Dit betrof de ecologie en de ethologie. Een poster van een chimpansee met als titel: “een mens is ook maar een dier” had een prominente plaats op mijn studentenkamer. Door de boeken van Frans de Waal en anderen beseftte ik opnieuw dat als je goed naar dieren kijkt de grenzen tussen mens en dier vervagen. Er zijn en blijven uiteraard onmiskenbare verschillen, maar er zijn nog veel meer overeenkomsten. Van daaruit was het voor mij niet zo’n grote stap om niet alleen ethologische bevindingen, maar ook ecologische mechanismen op het menselijk populatiegedrag te betrekken. Ik verdiepte mij opnieuw in de ecologie en ontdekte dat de huidige milieu- en duurzaamheidsproblematiek volledig en op eenvoudige wijze begrepen kan worden vanuit een ecologische benadering van de mens, als je hem als diersoort beschouwt, als *Homo sapiens*. De populatie-ecologie van deze primate blijkt in wezen net zo in elkaar te zitten als die van elke ander levend organisme op aarde.

Dit boek is een nadere uitwerking van mijn ecologische benadering van de menselijke populatie- en consumptiegroei. Het analyseert en bespreekt de biologisch-ecologische factoren die daarbij een rol spelen en de verklaringen die dit oplevert voor de huidige maatschappelijke en economische situatie, beperkingen en problemen. Van hieruit kom ik dan tot een gefundeerde suggestie voor een ecologisch verantwoorde manier van denken en doen, wat ik aanduid met de term *ecologica*. De recente economische crisis blijkt in essentie een ecologische crisis, waarvan de oorzaak gezocht moet worden bij ecologische grenzen voor verdere menselijke populatie- en/of economische groei. Datzelfde geldt voor te verwachten toekomstige maatschappelijk-economische crises. Het is geen kwestie van ‘gebrek aan vertrouwen’, zoals economen, bankiers en politici ons willen doen geloven, maar een kwestie van biologisch-ecologische grenzen.

Ecologie is een woord dat vrijwel alle Nederlanders kennen en dat te pas en te onpas wordt gebruikt, net als de termen 'groen', 'biologisch' en 'duurzaam'. Slechts weinigen weten hoe de ecologie nu precies werkt. Op middelbare scholen beperkt het biologieonderwijs zich grotendeels tot de menselijke en moleculaire biologie, waardoor een basisinzicht in ecologische processen en interacties zich momenteel helaas onttrekt aan het begrip van de meeste Nederlanders. Om uit te leggen hoe mens en milieu, economie en ecologie samenhangen leek mij een inleiding in de ecologie niet overbodig. Het eerste hoofdstuk van dit boek behandelt dan ook de relevante ecologische principes, mechanismen en relaties zoals die momenteel bekend zijn uit biologisch onderzoek.

In het tweede hoofdstuk plaats ik de mens en zijn biologische en culturele ontwikkeling in een ecologische context en in een biologisch-ecologisch perspectief. De ecologische relaties van de mens zijn in onze verstedelijkte en gemechaniseerd samenleving langzaam maar zeker uit het oog verloren vanwege de overheersende belangstelling voor de ontwikkelingen en successen op gebied van techniek en wetenschap, digitale communicatie en kunstmatige intelligentie. Desondanks is ook de stedelijke mens met zijn hoogontwikkelde maatschappelijke organisatievormen een zoogdier dat afhankelijk blijft van ecosysteemdiensten. Al was het alleen maar vanwege het voedsel dat hij nodig heeft en vanwege de recycling van zijn afval. Verder blijkt menselijk populatiegedrag in biologisch-ecologische zin niet af te wijken van dat van andere zoogdieren en organismen. Ook *Homo sapiens* zet al zijn capaciteiten en talenten eerst en vooral vrijwel uitsluitend in voor het behoud en de groei van zijn eigen soort. Het lijkt zinvol en ook urgent om deze biologisch-ecologische eigenschappen van de mens niet te onderschatten maar onder ogen te zien om de huidige ontwikkelingen op een reële manier te kunnen duiden en eventueel te veranderen.

In het derde hoofdstuk van dit boek wordt nader geanalyseerd welke ecologische grenzen op korte of iets langere termijn waarschijnlijk een beperkende rol zullen gaan spelen bij verdere groei. Het lijkt waarschijnlijk dat ze zelfs binnen niet al te lange termijn de oorzaak zullen zijn van een drastische afname van de menselijke populatie.

In het vierde hoofdstuk zal worden uiteengezet hoe de tot dan toe besproken menselijk-ecologische relaties en de zich steeds urgenter opdringende ecologische beperkingen gerelateerd zijn aan ons economische systeem en

ons economisch handelen. Een ecologische verklaring van de financiële crisis van 2008 leidt tot de conclusie dat het zeker geen incidentele dip was maar een blijvende kentering in de populatie-ecologie van de mens.

In het vijfde hoofdstuk wordt tenslotte verkend hoe de huidige financieel-economische en maatschappelijke problemen het beste tegemoet getreden kunnen worden gelet op de onderliggende ecologische duurzaamheidsproblematiek.

De term *ecologica* kan in twee betekenissen worden opgevat. Ten eerste is het een aanduiding van ‘een verzameling ecologische wetten en wetenswaardigheden’. Deze worden in dit boek samengevat met het oog op een beter begrip van de relatie tussen mens en ecologie. Ten tweede is het een aanduiding van een vorm van logica gebaseerd op ecologisch begrip en inzicht. We zullen in toenemende mate moeten denken en handelen op basis van eco-logica en daarvoor wil dit boek een basis vormen, een aanzet geven en een stimulans zijn. Een logische basis voor ecologisch verantwoorde, goed doordachte initiatieven in politiek en maatschappij. Waarvan verwacht mag worden dat ze het beoogde effect hebben en niet averechts werken.

1

ECOLOGIE

En zo is ook dit
een mooi voorbeeld van

*Alles wat leeft en groeit
en ons altijd weer boeit.*

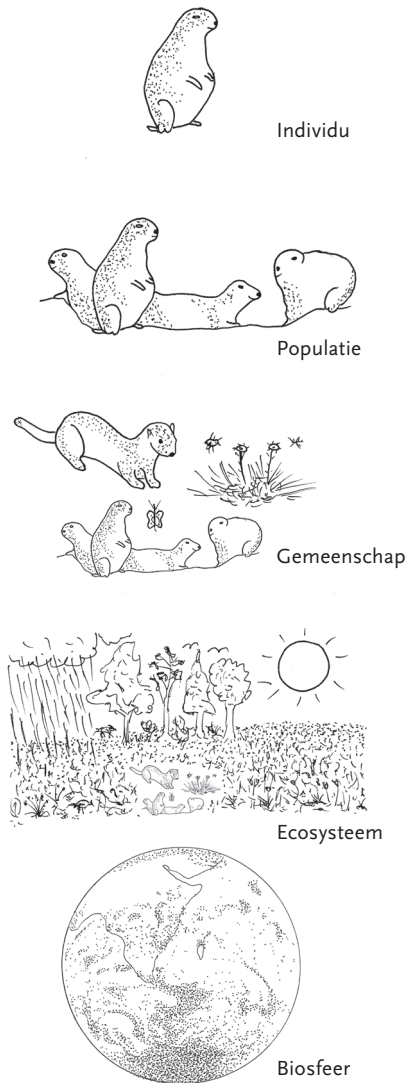
Dr. Fop Y. Brouwer

in het favoriete radioprogramma
van mijn grootvader,
boer in Noord-Groningen.

Ecologie is de wetenschap die de relaties bestudeert van organismen met elkaar en met hun omgeving. Volgens een recent leerboek: “Het bestuderen van de verdeling en overvloed van organismen en de interacties die deze verdeling en overvloed bepalen” (Townsend et al., 2008). Het is een onderdeel van de biologie, de leer van het leven in al zijn verschijningsvormen en in al zijn aspecten (Mayr, 1997). Door het bestuderen van interacties met grond en water heeft de ecologie raakvlakken met de natuurkunde, met name de geologie en hydrologie, ofwel de aardkunde respectievelijk waterkunde. Het gaat mij in dit hoofdstuk vooral om de biologische kanten van de ecologie, de interacties van populaties en soorten onderling in wat ook wel levensgemeenschappen wordt genoemd (Figuur 1).¹

¹ Uitgebreide basisinformatie is te vinden in een aantal leer- en/of theorieboeken (o.a. May; 1973; Andersen, 1979; Kingsland, 1985; Macintosh, 1985; Peters, 1991; Pimm, 1991; Zweers, 1991; Golley, 1993; Hale, 1993; Townsend et al., 2008; Begon et al., 2006; 2014). Beknopte overzichten zijn o.a. te vinden in het proefschrift van Westra (2008, hoofdstuk 1 en 4) en in een populair wetenschappelijke samenvatting in Burney (2009).

HOOFDSTUK 1



Figuur 1. Samenvattend schema van enkele belangrijke niveaus en eenheden die in de ecologie worden onderscheiden wat betreft relaties en interacties van individuen. Voor definities: zie tekst. Gebaseerd op Burnie, 2001.

In de biologie zijn diverse schalen of organisatieniveaus te onderscheiden, met de volgende onderdelen in volgorde van kleine naar grote schaal.

De *moleculaire biologie* richt zich op de kleinste onderdelen waaruit organismen zijn opgebouwd, de moleculen. Dit onderdeel van de biologie is sterk

verweven met chemische wetenschappen. Er is een schijnbaar oneindige variëteit en diversiteit aan moleculaire bouwstenen in levende organismen, waaronder een veelheid aan suikers en koolhydraten, aminozuren en eiwitten, vetten, enzymen, nucleïnezuren, receptoren, hormonen, neurotransmitters, enzovoort. Tegenwoordig is er vooral veel aandacht voor de moleculaire basis van erfelijkheid via genen in de genetica. Het laatste decennium is de moleculaire biologie veruit de grootste tak van de biologische wetenschappen, met als gevolg dat op diverse universiteiten biologie is ondergebracht bij chemische faculteiten en als een chemisch specialisme wordt beschouwd.

De *cellulaire biologie* richt zich op de cellen, de bouwstenen van organismen. Cellulaire biologie is nauw verwant aan microbiologie, het bestuderen van bacteriën, virussen en andere micro-organismen. In cellen en micro-organismen worden allerlei kleine onderdelen ofwel organellen onderscheiden, waaronder mitochondriën, chromosomen, de celkern, de celmembraan, ribosomen, microtubuli en Golgi-cisternen. Het onderzoek naar cellen en micro-organismen kwam tot grote bloei in de 20^e eeuw, toen steeds betere lichtmicroscopen en later ook elektronenmicroscopen werden ontwikkeld.

De *orgaanbiologie* richt zich op het functioneren van afzonderlijke organen waaruit organismen zijn opgebouwd (nieren, spieren, hart, longen, darmen, lever) en hun onderlinge (neurale en hormonale) relaties. Deze tak van de biologie is nauw verwant aan de medische wetenschap. Te onderscheiden deelgebieden houden zich bezig met het bestuderen van de vorm (morfologie), functie (fysiologie) en ziekteleer (pathologie).

Bij het *bestuderen van individuen en soorten* wordt de morfologische kant taxonomie genoemd. Dit is het onderscheiden van soorten en hun relaties op basis van structurele eigenschappen. De functionele kant noemt men ecologie. *Ecologie* is afgeleid van het Griekse “ecos” (huis) en “logos” (leer), en is dus de leer van het (biologische) huis. Deze term is verwant aan eco-nomie, dat letterlijk betekent: het beheer van het huis, dus het huishouden. Afhankelijk van het bestudeerde organisatieniveau kan een onderverdeling worden gemaakt in aut-ecologie (de bestudering van de relaties van individuele organismen), populatie-ecologie, ecosysteem-ecologie en biosfeer-ecologie.

In de ecologie worden de interacties van individuen en populaties met hun omgeving bestudeerd. Daarbij spelen interacties met andere levende organismen een rol en de invloed van niet-biologische ofwel abiotische factoren

op individuen en populaties in ecosystemen (Figuur 1). Er komen aspecten aan de orde die in de mensenmaatschappij met de term economisch worden aangeduid, zoals het verzamelen en verdelen van voedsel, drinkwater en nestplaatsen, maar ook meer abstracte aspecten die bij de mens aangeduid worden als psychische en sociale factoren. Er is een belangrijke richting in de ecologie die interacties benadert vanuit de genetica, dus vanuit de moleculaire basis van het ontstaan en voortbestaan van soorten en populaties. Een populatie is een geografisch min of meer afgeschermd groep organismen van één en dezelfde soort, ofwel een voortplantingsgroep. Soorten en populaties worden gezien als dragers, beschermers en verdedigers van hun genen. Vanuit dit gezichtspunt zijn ze er in de eerste plaats op gericht om hun 'genenpool' een zo sterk mogelijke positie te verschaffen in het geheel van biologische interacties (zie bijvoorbeeld Dawkins, 1976).

Bij het bestuderen van ecologische relaties en interacties wordt gesproken in termen van organismen, individuen, soorten, rassen en populaties, niches, habitats, ecosystemen, biosfeer, biotische en abiotische factoren. Daarmee wordt het volgende bedoeld.

Een *organisme* is een zelfstandig en afgrensbaar onderdeel van de levende natuur dat zichzelf geslachtelijk of ongeslachtelijk kan voortplanten. Organismen kunnen onderverdeeld worden in planten, dieren, micro-organismen, enzovoort, en zo weer verder in vele soorten, maar de verzamelnaam die hen alle omvat is organisme. Dit in tegenstelling tot een orgaan, ook afgrensbaar en vaak behoorlijk zelfstandig, maar een orgaan kan zich niet zelfstandig voortplanten en is daarvoor afhankelijk van het individu waarvan het een onderdeel vormt.

Een *individu* is één afzonderlijk organisme.

Een *soort* wordt gevormd door individuen met vrijwel dezelfde, herkenbare en definieerbare eigenschappen en de mogelijkheid om zich zodanig voort te planten dat er weer individuen van dezelfde soort ontstaan. Een ras is een

ondersoort of subpopulatie, met onderscheiden eigenschappen maar nog wel met het vermogen zich voort te planten met andere rassen van dezelfde soort.

Een *populatie* is een groep individuen van dezelfde soort die in een begrensd gebied woont en zich vooral of uitsluitend onderling voortplant.

Een *niche* (letterlijk: nis) is de plek waar een soort of populatie zich bij uitstek thuis voelt. De soort is optimaal aangepast aan de daar heersende factoren, zoals bijvoorbeeld het (micro)klimaat en het voedselaanbod en heeft een optimale afweer ontwikkeld tegen voorkomende predatoren (prooidieren) en micro-organismen (ziektes).

Een *habitat* is het woon- of verspreidingsgebied van een soort, dus dat gebied op aarde waar hij geschikte niches heeft gevonden of zou kunnen vinden om te overleven. Er kunnen verschillende hoofd-habitats op aarde worden onderscheiden (zie Figuur 2).

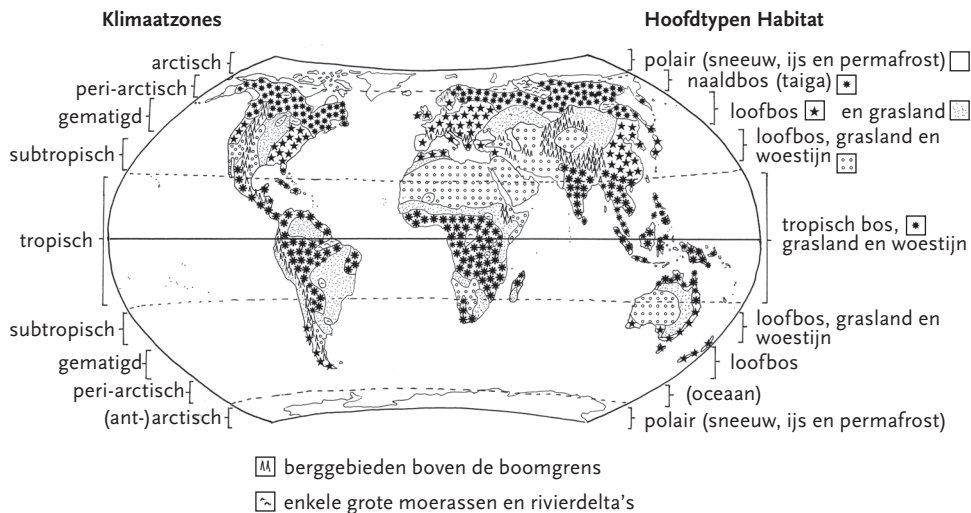
Een *ecosysteem* is het geheel van soorten en populaties die een gemeenschappelijk gebied of biotoop bewoont.

Een *biotoop* is een gebied met min of meer dezelfde biotische (levende) en abiotische (niet levende) factoren, zoals bijvoorbeeld een bepaald type (oer)bos, een sloot, een steppe, een bepaalde laag in de oceaan op een bepaalde noorder- of zuiderbreedte, enzovoort.

De belangrijkste *biotische factoren* die een rol spelen in ecosystemen zijn voedsel, concurrenten, predatoren (roofdieren) en ziektekiemen.

De belangrijkste *abiotische factoren* op het land zijn bodemgesteldheid, temperatuur, vochtigheid, wind, hoeveelheid licht en de mate van directe of indirecte zonnestraling. In water komt daar onder andere zoutgehalte (saliniteit), stroming en diepte bij. Bij toenemende diepte hoort een afnemende hoeveelheid licht en een toenemende druk.

De *biosfeer*, ten slotte, is het geheel van alle levende organismen op aarde, bestaande uit een veelheid aan soorten, populaties en ecosystemen (zie Figuur 1 en 2).



Figuur 2. Kaart van het aardoppervlak met daarin aangegeven de klimatologische hoofdzones en de belangrijkste grote, natuurlijke habitattypen op het land. Het wijdvertakte zoetwaterhabitat in en langs beken, rivieren, meren, moerassen en rivierdelta's kan op deze schaal niet worden weergegeven, met uitzondering van de allergrootste moerassen en rivierdelta's. In de loop der tijd is het oppervlak van het weergegeven natuurlijke boshabitat aanzienlijk gereduceerd vanwege houtkap door de mens en gebruik van de vrijgekomen grond voor akkerbouw. Gegevens volgens Burnie, 2001.

Het ontstaan van ecosystemen

Om een eerste indruk te krijgen van de factoren die in de ecologie een rol spelen zal ik kort het ontstaan van ecosystemen schetsen. Ik beperk mij daarbij tot de situatie op het land. In zoet en zout water spelen dezelfde mechanismen een rol, maar het onttrekt zich grotendeels aan onze dagelijkse waarneming.²

Het ontstaan van nieuwe ecosystemen op het land kunnen we regelmatig met eigen ogen zien bij bermten van nieuwe wegen of op braakliggend terrein. De eerste zichtbare tekenen van leven zijn diverse planten. In tegenstelling tot dieren kunnen planten hun voedsel namelijk zelf vormen uit eenvoudige, anorganische stoffen die in de lucht en de bodem voorkomen, zonder dat daar andere levende organismen aan te pas komen. De met het blote oog onzichtbare maar alomtegenwoordige micro-organismen laat ik voorlopig even buiten beschouwing.

2 Overigens wordt er in Nederland belangrijk onderzoek gedaan naar aquatische ecosystemen en speelt dit een belangrijke rol bij ecologische theorie- en modelvorming, onder andere over omslagpunten (*tipping points*) (o.a. Scheffer 1999; Scheffer & Cuppen, 2005).

Planten halen koolstof (C), waterstof (H) en zuurstof (O) uit de lucht. Dat is in de atmosfeer aanwezig in de vorm van kooldioxide (CO_2) en water(damp) (H_2O). Het bladgroen (chlorofyl) dat in bladeren aanwezig is, maakt fotosynthese mogelijk onder invloed van zonlicht, het vermogen om uit water en CO_2 suiker ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) te maken. Hiervan kunnen vervolgens allerlei koolstof-water-verbindingen, kortere of langere ketens bestaande uit C, H en O worden gemaakt, ofwel koolhydraten. Verder kunnen planten door middel van hun wortels stikstof (N) uit de bodem halen (onder andere in de vorm van NO_3^- ionen) en deze koppelen aan koolhydraten om zo aminozuren en eiwitten te maken. Ook mineralen als fosfor (P) en zwavel (S), nodig om complexere eiwitten als enzymen en vitamines te maken en de genetische dragermoleculen DNA en RNA, halen planten uit de bodem via in water opgeloste verbindingen als fosfaat (PO_4^{3-}) en sulfaat (SO_4^{2-}).

Planten hebben dus alleen lucht, licht en een vochtige bodem met mineralen nodig om te kunnen leven. Dieren hebben altijd organisch materiaal nodig als voedsel, dus door planten of andere dieren geproduceerde stoffen als suikers en aminozuren. Anders dan planten kunnen dieren geen complexe stoffen produceren vanuit de chemische basiselementen. Alle dieren op aarde zijn dus volledig afhankelijk van planten.

De eerste planten die zich op braakliggend terrein kunnen handhaven worden pioniersplanten genoemd. Hun zaden kunnen op diverse manieren snel verspreid worden en ontkiemen als het maar even kan. Pioniersplanten worden al snel gevolgd door planten die gebruik maken van de luwte, schaduw en het organisch afval van deze pioniersvegetatie, waarbij een steeds grotere soortenrijkdom ontstaat met een diversiteit aan voortplantings- en overlevingsmechanismen. In deze fase gaan ook kleinere dieren zich via migratie vestigen in zo'n ontwikkelend ecosysteem, waaronder wormen en evt. ook salamander- en hagedis-achtige diertjes die leven van de door planten en micro-organismen geproduceerde humus op en in de bodem. In de vegetatie boven de grond vestigen zich in eerste instantie vooral insecten in voor hen optimale niches. Door de insecten kunnen zich dan ook weer planten vestigen die voor hun voortplanting van deze insecten, zoals mieren, vliegen en bijen, afhankelijk zijn, waardoor het ecosysteem meer en meer complex wordt en dus ook veerkrachtiger, dat wil zeggen meer bestand tegen aanslagen van

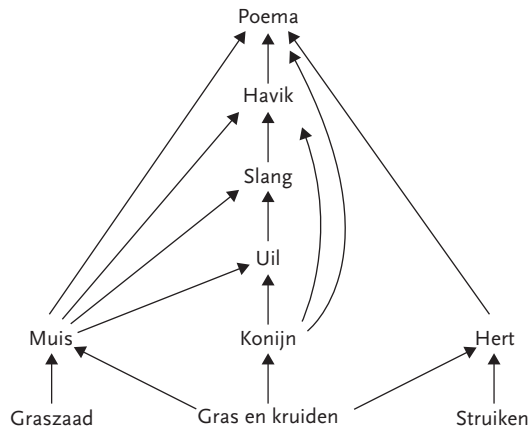
buitenaf. Het krijgt een steeds sterkere bufferwerking met als resultaat een toenemende stabiliteit bij externe veranderingen.

In de volgende fase vestigen zich bij geschikte klimaatomstandigheden en bodemgesteldheid ook struiken en bomen in het ecosysteem. Vervolgens arriveren de diersoorten, zoals vogels en zoogdieren, die leven van de bladeren en vruchten van deze struiken en bomen (herbivoren), of van elkaar (carnivoren), of van beide (omnivoren). Verder zorgt de aanwezigheid van bomen voor een nog grotere diversiteit aan microklimaten en niches, waarin een veelheid aan micro-organismen, schimmels, planten, ongewervelde en gewervelde dieren zich vestigen en overleven.

Als het klimaat en de bodemstructuur het ook maar enigszins toelaten is de eindfase van de ontwikkeling van ecosystemen op het land een (oer)bos. Daarin zijn de pioniersplanten weer naar de rand verdreven en is een complex ecosysteem ontstaan met een veelheid aan planten en dieren. Echter, bij extreme klimaatomstandigheden of bodemgesteldheid is soms geheel geen vegetatie mogelijk, zoals in de poolgebieden, boven de boomgrens en in droge gebieden, zoals woestijnen. In de overgangsgebieden tussen de bosgebieden en gebieden zonder vegetatie en in droge gebieden ver van de oceanen is vaak wel lage vegetatie mogelijk, maar geen boomgroei en vormen uitgestrekte graslanden de eindvegetatie, zoals de savannes in Afrika, steppen en toendra's in Noord Europa en Noord Azië, prairies in Noord Amerika, pampa's in Zuid Amerika en bergweiden in berggebieden boven de boomgrens (zie Figuur 2). Grote groepen grazende zoogdieren spelen dan soms weer een belangrijke rol bij het tegengaan van bosvorming op de prairies in Noord Amerika (bizons), de poesta's in midden Europa (wisenten en paarden) en bij het in stand houden van de savannes in Afrika (zebra's, gnoes, herten en runderen), net zoals schapen of runderen bij het tegengaan van bosvorming op Nederlandse heidevelden. Ook houtkap door de mens (voor brandstof, bouw materiaal of het uitbreiden van landbouwgrond) is uiteraard een belangrijke factor bij het verdwijnen van (oer)bossen. Niet alleen tegenwoordig, maar ook in het verleden, bijvoorbeeld bij het ontstaan van de Highlands in Schotland, de Moors in Engeland en misschien ook bij het ontstaan van de Sahara. Door onttrekking van de oorspronkelijke bomen aan deze schrale gronden blijkt daarna bij gebrek aan voldoende mineralen in de grond geen bosgroei meer mogelijk.

Piramides en kringlopen

Om ecosystemen nader te analyseren, te beschrijven en te begrijpen is het nuttig om diverse kringlopen te onderscheiden, zoals de voedsel-, koolstof- en stikstofkringloop. Onderdelen van zo'n kringloop zijn ook wel beschreven als piramides. Veelgebruikte piramides om kwantitatieve gegevens aan op te hangen zijn voedsel- en energiepiramides (Figuur 3 en 4).



Figuur 3. Schema van een voedselpiramide.

In ecologische piramides beperkt men zich meestal tot de grotere planten- en diersoorten om de voedsel- en energieafhankelijkheid van soorten in de top van de piramide aan te geven, en daarmee ook hun ecologische kwetsbaarheid. Aan de basis van voedselpiramides staan altijd planten, omdat zij zich kunnen voeden met anorganisch materiaal, zoals boven uitgelegd. De tweede laag in een voedselpiramide wordt gevormd door dieren die planten als voedsel gebruiken, ook wel grazers of herbivoren genoemd. De derde laag bestaat uit dieren die op grazers jagen en grazers eten, predatoren ofwel roofdieren genoemd en carnivoren ofwel vleeseters. Daarboven kunnen soms nog weer top en zelfs top-top predatoren worden onderscheiden, die carnivoren eten. Een voorbeeld van zo'n voedselpiramide is weergegeven in Figuur 3. Dergelijke piramides maken duidelijk waarom bijvoorbeeld roofvogels zo gevoelig waren en gedecimeerd werden door het gebruik van het landbouwgif DDT, dat zich via de voedselpiramide ophoopte in deze predatoren of top-predatoren.