

— Microklimaat,
— vegetatie en
— fauna

J.J. Barkman
Ph. Stoutjesdijk

016

Boek A160

Microklimaat, vegetatie en fauna

RIJSDIENST
RIJSDIENST VOOR NATUURBEHEER
POSTBUS 46
3956 ZR LEERSUM

J.J. Barkman en Ph. Stoutjesdijk

26 MAART 1987

ISBN 245655



Pudoc Wageningen 1987



Prof. dr. J.J. Barkman is hoogleraar Botanische Oecologie aan de Rijksuniversiteit Utrecht en directeur van het Biologisch station Wijster van de Landbouwuniversiteit.

Dr. Ph. Stoutjesdijk was tot zijn pensionering wetenschappelijk medewerker bij het Instituut voor Oecologisch Onderzoek te Heteren.

CIP-gegevens Koninklijke Bibliotheek, Den Haag

Barkman, J.J.

Microklimaat, vegetatie en fauna / J.J. Barkman, Ph. Stoutjesdijk. –
Wageningen: Pudoc. – ill.

Met lit. opg., reg.

ISBN 90-220-0917-3

SISO 556 UDC 551.584+504.73/.74 NUGI 819

Trefw.: microklimatologie

ISBN 90 220 09173 3

NUGI 819

© Pudoc, Centrum voor Landbouwpublicaties en Landbouwdocumentatie, Wageningen, 1986.

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

Voor alle kwesties inzake het kopiëren uit deze uitgave: Stichting Reprorecht, Amsterdam.

Inhoud

Woord vooraf

INSTITUUT VOOR NATUURBEHEER
 POORTHEU
 3956 ZR LEERSUM

1	Microklimaat: principes en processen	3
1.1	Vegetatie en macroklimaat	3
1.2	Macro-, meso-, micro-, oeco- en nanoklimaat	5
1.3	Energiebalans van een droog oppervlak	11
1.4	Zonnestraling	13
1.5	Warmtestraling	18
1.5.1	Algemene beschouwingen	18
1.5.2	De atmosferische warmtestraling	20
1.5.3	De warmtestraling in ruimtelijk gecompliceerde situaties	23
1.5.4	De nettostraling	24
1.6	De warmteoverdracht aan de lucht	26
1.7	Luchtvochtigheid	32
1.8	Verdamping	35
1.9	Enige details over warmtetransport en verdamping	37
1.10	Warmtehuishouding van een nat oppervlak	40
1.11	Hoge oppervlaktetemperaturen	42
1.12	De warmtehuishouding van de bodem	47
1.13	De situatie 's nachts	57
1.13.1	De warmtehuishouding, nachtvorst	57
1.13.2	De waterhuishouding, dauwval en rijp	64
1.14	Wind	70
1.15	Sneeuw	76
1.16	Expositie en inclinatie	80
2	De invloed van de vegetatie op het microklimaat	91
2.1	Inleiding	91
2.2	De warmte- en waterhuishouding van de vegetatie	92
2.3	Vegetatie en microklimaatprofiel	97
2.4	Het microklimaat van bossen	101
2.4.1	Het temperatuurklimaat	101
2.4.2	De luchtvochtigheid	108
2.4.3	De neerslag	110
2.4.4	Het lichtklimaat	112
2.5	Het microklimaat in de heide	115
2.6	Het microklimaat van jeneverbesstruwelen	117

2.6.1	De vegetatie	117
2.6.2	Temperatuur en straling	118
2.6.3	De neerslag	119
2.6.4	Evaporatie, lucht- en bodemvochtigheid	123
2.6.5	De periodiciteit van de fungi	124
2.6.6	De strooiselval	125
2.6.7	De microklimatologische experimenten	125
2.7	Het microklimaat in grasland	130
2.7.1	Microklimatologische graslandtypen	131
2.7.2	Vegetatiemozaïek en temperatuurmozaïek in grasland	134
✓ 2.8	Horizontale diversiteit van het microklimaat	137
2.8.1	Inleiding	137
2.8.2	De open schaduw, noordranden	138
2.8.3	Warme zomen, zuidranden	144
2.8.4	Het microklimaat van open plekken	145
3	De biologische betekenis van het microklimaat voor plant en dier	149
3.1	De betekenis van temperatuur en luchtvochtigheid voor levende organismen	149
3.1.1	Inleiding	149
3.1.2	Verdamping en transpiratie	151
3.1.3	Warmte- en waterhuishouding van vaatplanten	153
3.1.4	Warmte- en waterhuishouding van poikilotherme dieren	159
3.1.5	Warmte- en waterhuishouding van homoiotherme dieren	161
3.2	Resistentie en preferentie	164
3.3	Fenologische aspecten	172
3.4	De invloed van het microklimaat op textuur en structuur van de vegetatie	175
3.4.1	Inleiding	175
3.4.2	Bladgrootte	176
3.4.3	Bladconsistentie	178
3.4.4	Bladinclinatie	179
4	Het onderzoek van het microklimaat	182
4.1	Methoden van onderzoek	182
4.1.1	Objecten van onderzoek	182
4.1.2	Keuze van meetpunten, plaats en aantal	183
4.1.3	Tijd van meting	184
4.1.4	Meethoogte boven de grond	186
4.1.5	Keuze van parameters	186
4.1.6	Wijze van meten	186
4.2	Instrumenten en onderzoekstechniek	188
4.2.1	Algemene opmerkingen	188
4.2.2	Temperatuurmeting	188
	Vloeistofthermometers	188
	Thermo-elementen	189

Boek A 160

	Weerstandsthermometers en halfgeleiders	191
	Luchttemperatuur	192
	Oppervlaktetemperatuur	193
4.2.3	Meting van de luchtvochtigheid	195
4.2.4	Stralingsmeting	199
4.2.5	Meting van de warmtestroom	202
4.2.6	Windmeting	202
4.2.7	Het gebruik van proefobjecten	203
4.2.8	Horizontoscoop en globoscoop	204
Literatuur		206
Register		217

BIJLAGE
RIJKSINSTITUUT VOOR NATUURBEHEER
POSTBUS 43
3956 ZR LEERSUM

Woord vooraf

Dit boek is bedoeld als een inleiding tot de microklimatologie voor ieder, student, onderzoeker en praktijkman of -vrouw, die bij het veldwerk aan plant, dier, gewas, vegetatie of landschap met microklimatologische factoren te maken heeft. Wij denken dus in de eerste plaats aan planten- en dieroecologen, vegetatiekundigen, land- en bosbouwers, fytopathologen, milieuhygiënici en planologen. Enige kennis van het microklimaat kan ook nuttig zijn voor geografen, in het bijzonder planten- en dierengeografen. Voorts is dit boek bedoeld voor docenten die met dit vak te maken hebben, zoals leraren in de biologie en in agrarische vakken aan VWO, middelbare en hogere land-, tuin- en bosbouwscholen, mogelijk ook voor docenten aan de universiteiten.

Er zijn in het buitenland enkele voortreffelijke hand- en leerboeken over microklimatologie verschenen. Een Nederlands leerboek ontbrak tot dusverre. De buitenlandse werken hebben alle het nadeel dat ze te duur zijn voor studenten en vaak ook te uitgebreid van stof. Ook eisen zij dikwijls een mathematische en fysische voorkennis die naar onze mening niet bij alle potentiële gebruikers aanwezig is. Een belangrijk nadeel is dat aan de relatie met levende organismen en hun levensgemeenschappen veel te weinig aandacht wordt besteed, of deze heeft slechts betrekking op één vegetatietype zoals het voortreffelijke boek van Mitscherlich, 'Wald, Wachstum und Umwelt, Band II. Waldklima und Wasserhaushalt'. Een uitzondering is het klassieke werk van Geiger, 'Das Klima der bodennahen Luftschicht'. Dit boek besteedt vrij veel aandacht aan de relatie met de biosfeer, echter weinig aan dieren. Van de vegetatie worden vooral akkers, windsingels en cultuurbossen behandeld. Nu is aan het microklimaat van natuurlijke en halfnatuurlijke vegetaties ook nog weinig onderzoek verricht, zoals duidelijk bleek op het in 1975 in Rinteln, Duitsland door de Internationale Vereniging voor Vegetatiekunde georganiseerde symposium over 'Vegetation und Klima'.

De auteurs van dit boek, biologen met een klimatologische nevenopleiding, hebben gedurende meer dan dertig jaar microklimatologisch veldwerk in min of meer natuurlijke vegetaties verricht, de eerste auteur full time, meer fysisch gericht, de tweede part time, meer botanisch oecologisch gericht. Vele van hun ongepubliceerde resultaten zijn, voor zover ze voor de te behandelen stof essentieel of illustratief waren, in dit boek verwerkt. Dit geldt voor die resultaten van detailonderzoek, waarvoor in de tekst geen bron is vermeld. Overigens is bij het citeren van literatuur niet naar volledigheid gestreefd: dit is geen handboek, maar we hebben er naar gestreefd steeds de algemene principes met concrete voorbeelden toe te lichten en zo de praktizerende veldbioloog een indruk te geven van wat hij in bepaalde situaties kan verwachten.

De tweede auteur heeft naast onderzoekservaring ook twintig jaar onderwijservaring met een theoretische en praktische cursus 'microklimaat en vegetatie' voor Wageningse studenten. Er was bij de studenten grote behoefte aan een syllabus en zo ont-

stond het idee om dit boek te schrijven, een idee dat ook al lange tijd bij de eerste auteur leefde. Bij overleg bleek dat de onderzoekservaringen en literatuurkennis elkaar heel aardig aanvulden en zo kwam in een bijzonder prettige samenwerking dit boek tot stand. Sommige paragrafen zijn door de ene auteur geschreven, andere door de ander en weer andere gezamenlijk. Wij vonden het niet van belang te vermelden wie wat geschreven heeft. Uiteindelijk is de gehele tekst door beide schrijvers kritisch doorgenomen.

Twee dingen moet men van dit boek niet verwachten. Het is geen uitputtende weergave van alle gepubliceerde microklimatologische en micrometeorologische kennis. Het is ook geen pasklare handleiding voor veldwerk, al kan het daar wel een grote steun bij zijn. Het praktische werk moet, bij voorkeur onder leiding, in het veld geleerd worden.

Wat beoogt dit boek dan wel? In de eerste plaats het verschaffen van enig inzicht in hoe het microklimaat tot stand komt en door welke factoren het gemodificeerd wordt, zodat de gebruiker zich straks in het veld, ook zonder metingen te doen, al een ruw beeld kan vormen van het te verwachten microklimaat. In de tweede plaats het verschaffen van enig inzicht in de rol van het microklimaat in het leven van planten en dieren, zodat de onderzoeker de habitatvoorkeur, de fenologie, de produktiviteit en de verspreiding van organismen beter kan interpreteren. Door die kennis, en dat is ons derde doel, zal hij ook beter kunnen beslissen welke factoren hij waar en wanneer moet meten en welke metingen weinig zin hebben. En tenslotte is ons vierde doel de lezer te doordringen van het grote belang van microklimatologisch en micrometeorologisch onderzoek voor de biologie in de wijdste zin des woords. Hopelijk is dit boek een stimulans voor meer activiteiten in Nederland in die richting.

Veel dank zijn wij verschuldigd aan de referenten van dit boek, waarbij wij vooral willen noemen dr. H.J. During (Vakgroep Botanische Oecologie, RU Utrecht) en dr. J.C.H. van der Hage (Instituut voor Meteorologie en Oceanografie, RU Utrecht) voor hun vele waardevolle opmerkingen. Ook mevr. Stoutjesdijk danken wij voor haar hulp bij het samenstellen van het register.

Heteren, Ph. Stoutjesdijk
Wijster, J.J. Barkman
mei 1986

1 *Microklimaat: principes en processen*

1.1 Vegetatie en macroklimaat

Weer en klimaat zijn van enorme betekenis voor de verspreiding en het functioneren van planten en dieren, zowel voor populaties als voor levensgemeenschappen. Dat wordt alleen al gedemonstreerd door het feit dat de grote klimaatzones der aarde zich weerspiegelen in vegetatiezones en faunabiomen.

Vegetatie, bodem en fauna zijn door allerlei ingewikkelde betrekkingen met elkaar verbonden, maar de grote zonale verschillen worden in eerste instantie door het klimaat bepaald. Dat komt doordat het klimaat een dubbele invloed op de plantengroei uitoefent, een directe en een indirecte. In directe zin bepaalt het klimaat welke planten ergens kunnen groeien. Maar de plantengroei hangt ook sterk van de bodem af en die wordt weer in hoge mate door het klimaat bepaald. Voor de fauna geldt hetzelfde. Bovendien zijn fauna en vegetatie van elkaar afhankelijk en beïnvloedt de laatste op haar beurt de bodem en het klimaat op kleine schaal (het microklimaat).

Bodemvorming en bodemrijping, uitloging en podzolering, zoutaccumulatie, regen- en winderosie, solifluctie, al deze verschijnselen staan sterk onder invloed van het klimaat. Zo constateren wij in Europa van zuid naar noord een afnemende jaartemperatuur, daardoor een afnemende bodemverdamping (evaporatie), derhalve een toenemend neerslagoverschot, dientengevolge een toenemende uitloging en bodemverarming. In het hoge noorden gaan ook vorst en dooi door solifluctie en kryoturbatie een belangrijke rol spelen.

En zo zien wij van zuid naar noord als zonale bodems achtereenvolgens optreden: terra rossa, bruine aarde, podzolbodems en polygoonbodems met permafrost. Het klimaat verandert van semi-aride via semi-humide en humide naar frigide en de bijbehorende zonale vegetatietypen eveneens: respectievelijk altijdgroen loofbos met harde leerachtige bladeren, zomergroen loofbos met dunne bladeren, altijdgroen naaldwoud (taiga) en boomloze toendra.

Maar ook op kleinere schaal heeft het klimaat invloed op de plantengroei, zelfs binnen Nederland. Allerlei warmteminnende subcontinentale en submediterrane planten zoals het groot zonneroosje (*Helianthemum nummularium* ssp. *nummularium*) vinden wij alleen in het warme droge Maasdal ten zuiden van Sittard. Andere submediterrane elementen zoals de wollige distel (*Cirsium eriophorum*), de onderaardse klaver (*Trifolium subterraneum*) en het Calandsklokje (*Convolvulus lineatus*) komen of kwamen alleen voor in Zeeuws-Vlaanderen, Zuid-Beveland en/of Walcheren met hun zeer zachte winters en haast mediterrane aandoende neerslagverdeling (het hoogst in december, het laagst in mei). Sommige planten komen zowel in Zuid-Limburg als in Zuidwest-Zeeland voor en ontbreken elders, zoals de bijenorchis (*Ophrys apifera*) en

het smalbladig zonneroosje (*H. nummularium* spp. *ovatum*). Op de Waddeneilanden wordt door de sterke zoute winden (gemiddeld per jaar 7 m/s) de boomgroei zeer belemmerd. Normaal epifytisch levende korstmossen komen hier ook op de grond voor. De kransbladsalomonszegel (*Polygonatum verticillatum*) komt (of beter gezegd: kwam tot voor kort) in ons land alleen voor op het plateau bij Vaals (270 m boven zee) en bij Mantinge in Drenthe, dat wil zeggen uitgerekend op de enige plaatsen in Nederland met een jaarlijkse neerslag van meer dan 800 mm. Deze soort komt in Europa vooral voor in randgebergten met veel stijgingsregens.

Uitgestrekte heidevelden bedekten tot voor een halve eeuw grote delen van onze pleistocene zandgronden in Brabant, Utrecht, Gelderland, Overijssel en Drenthe, maar op de Zuid-Veluwe en in Brabant ontbrak daarin de kraaiheide (*Empetrum nigrum*), die in Europa een noordelijk verspreidingsgebied heeft. Drenthe, met de koudste nachten (over het hele jaar) en de koudste winters van Nederland, bevat vele van die boreale plantesoorten zoals Zweedse kornoelje (*Cornus suecica*), Linnaeusklokje (*Linnaea borealis*), Noordse zegge (*Carex aquatilis*), laurierwilg (*Salix pentandra*), enz.

Het gevaar voor uitdroging is in de zomer het grootst. Juist over die periode (juni t/m augustus) is het neerslagtekort het kleinste in Drenthe en het grootst in zuidwestelijk Zuid-Limburg. Het is nu opvallend dat men in Drenthe zeer veel atlantische plantesoorten aantreft. Bovendien 'gedragen' zich hier vele (al of niet atlantische) soorten 'atlantisch': men vindt ze in vlak open terrein, terwijl ze elders in het binnenland vooral in bossen groeien, bij voorbeeld bosanemoon (*Anemone nemorosa*), rode bosbes (*Vaccinium vitis-idaea*), rankende helmbloem (*Corydalis claviculata*), zwarte rapunzel (*Phyteuma nigrum*) en stekende wolfsklauw (*Lycopodium annotinum*). Zelfs de varensoort dubbelloof (*Blechnum spicant*) van schaduwrijke bosgreppels komt hier in de heide voor (op noordhellingen) en de kraaiheide die we op de Veluwe op vlak terrein en noordhellingen aantreffen, kan hier ook op zuidhellingen gedijen (Barkman & Westhoff, 1969). Het bitterzoet (*Solanum dulcamara*), dat in het binnenland in zeer vochtige rietvegetaties en schaduwrijke elzenbroekbossen groeit, kunnen wij in de zee-reep in het open droge duinzand vinden tot op de toppen der buitenste duinen, waarschijnlijk dankzij de hoge luchtvochtigheid vlak bij zee.

Nog frappanter is het gedrag van epifyten omdat hier het substraat (de boomsoort) onafhankelijk is van het klimaat, althans binnen Nederland, terwijl de epifyten zelf, vaak hoog boven de grond, blootgesteld aan weer en wind, en op een steil, droog en voedselarm substraat, bijna helemaal van de atmosfeer moeten leven en dus met huid en haar aan het klimaat zijn overgeleverd. Het atlantische mosje *Tortula papillosa* kwam in een groot deel van ons land voor, maar was alleen dominant op boomstammen binnen 5 km van de kust. Alleen in deze smalle strook komt het struikvormige licheen *Ramalina duriaei* op bomen voor en alleen hier kan het bijna witte korstvormige licheen *Buellia canescens* de boomstammen tot meer dan drie en soms meer dan zes meter hoogte bedekken.

Ook cryptogamen op muren en op stenen en rieten daken lenen zich uitstekend voor onderzoek naar correlaties met het macroklimaat. Zo is het sierlijke smaragdgroene atlantische mosje *Leptodontium flexifolium* bij ons alleen op oude rieten daken van boerderijen te vinden, maar terwijl de soort in Drenthe zeldzaam is, zien we hem massaal verschijnen in de kop van Noordwest-Overijssel. Mogelijk speelt hier een verhoogde luchtvochtigheid door de vele meren en moerassen een rol. De vraag is wel of

we hier dan niet reeds van invloed van het mesoklimaat moeten spreken.

Ook de dierenwereld vertoont binnen Nederland duidelijke verschillen die hoogstwaarschijnlijk in het klimaat gezocht moeten worden. Zo komt de vleugelloze sabelsprinkhaan *Ephippiger ephippiger*, een zuidelijke soort, wel op de Brabantse en Veluwe heidevelden voor, maar niet op de Drentse. Voor de veldkrekel (*Gryllus campestris*) gold hetzelfde; deze soort schijnt geheel uit ons land verdwenen te zijn. Het kleefkruidhaantje, een kevertje dat de algemene plant *Galium aparine* als waardplant heeft, komt alleen in oostelijk Nederland voor. Verschillende Zuideuropese loopkevers van het geslacht *Harpalus* komen alleen in Zuid-Limburg voor en dan alleen nog op kalkrijke zuidhellingen, terwijl de boreo-alpiene loopkever *Agonum ericeti* vrijwel alleen in Drenthe voorkomt en daar plaatselijk zeer talrijk (Turin, Haeck en Hengeveld, 1977).

1.2 Macro-, meso-, micro-, oeco- en nanoklimaat

Als in het voorgaande hoofdstuk over klimaat gesproken werd, werd steeds stilzwijgend het 'gewone' of makroklimate bedoeld. Hieronder verstaan we het gemiddelde weer (over 30 jaar) op een bepaalde plaats op aarde, onafhankelijk van het bodemreliëf, de grondsoort en de vegetatie. Het weer wordt dan ook gemeten op open vlak terrein in een weerhut op 1,50 m (vroeger 2,20 m) boven de grond, de wind op 10 m. Op deze hoogte is de lokale invloed van de grondsoort in het algemeen te verwaarlozen. Men tracht de lokale invloeden ook zo goed mogelijk uit te schakelen door te meten boven een gestandaardiseerde oppervlakte, namelijk een korte grasmat. Over Nederland verdeeld zijn er enkele tientallen klimatologische stations. De metingen van deze stations geven al duidelijke regionale verschillen te zien. Zij vormen een goede basis voor een globale biogeografische kaart van Nederland, mits uit de gegevens de juiste parameters berekend worden.

Grootschalige lokale variaties op het makroklimate, veroorzaakt door topografie of soms door mens of vegetatie, noemen we topo- of mesoklimate. Voorbeelden zijn het mesoklimate van ravijnen, bergpassen en -toppen, grote meren, grote boscomplexen, steden. Hier wijkt het klimaat ook op 1,5 m boven de grond, ook buiten het bos zelf, duidelijk af van het regionale makroklimate. De metingen aan het mesoklimate kunnen op de normale waarnemingshoogte worden uitgevoerd maar ook wel wat lager, bij voorbeeld metingen van luchttemperatuur en -vochtigheid op 50 cm hoogte, windmetingen op 1 of 2 m hoogte. Essentieel is dat men nog steeds met vrij opgestelde instrumenten werkt, niet in de vegetatie en bij voorbeeld ook niet in de schaduw van een boom of heg. Het gaat evenals bij het makroklimate vooral om horizontale verschillen.

Het bodemoppervlak heeft een enorme invloed op de warmte- en vochtthuishouding van de atmosfeer en daarmee op allerlei klimaatfactoren. Hier vindt bijna alle absorptie van het zichtbare zonlicht plaats en omzetting ervan in warmte, die zowel naar de lucht als naar diepere bodemlagen geleid wordt. Door nachtelijke uitstraling kan hier geweldige afkoeling optreden. Er treedt sterke windremming op en bij een ruw oppervlak ook windturbulentie. Verder treedt er verdamping op waardoor de onderste luchtlagen bevochtigd worden en ook negatieve verdamping: dauw en rijp.

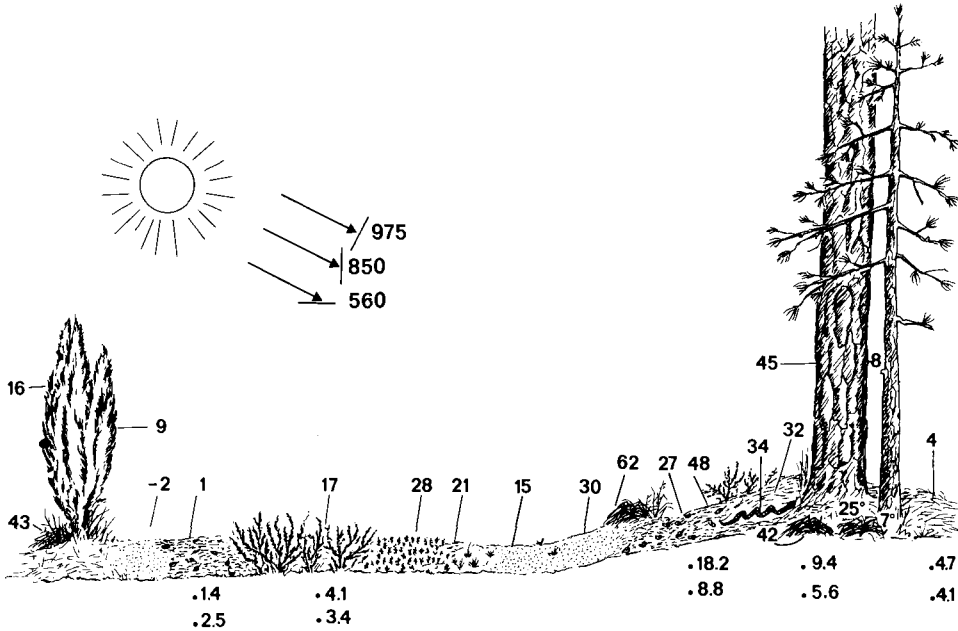
Al die invloeden zijn het sterkst in de onderste 2 m van de atmosfeer en in de bo-

venste 0,5 – 1 m van de bodem. Het klimaat in deze zone noemt men microklimaat. Hierop heeft natuurlijk ook de vegetatie een sterke invloed. Het klimaat binnen de vegetatie noemt men ook wel oecoklimaat. Het verschil met het microklimaat is dat het zich (bij voorbeeld bij een hoog bos) ook tot ver boven de 2 m kan uitstrekken, terwijl wij omgekeerd bij vegetatielose milieus (bij voorbeeld stadspaleizen en eeuwige sneeuwvelden) wel van microklimaat, maar niet van oecoklimaat kunnen spreken. Zowel bij microklimaat als bij oecoklimaat worden naast horizontale gradiënten vooral ook verticale gradiënten bestudeerd (Wallén, 1968). Het klimaat op de kleinste schaal noemt men wel nanno- of nanoklimaat. Dit is onmiddellijk aan vaste oppervlakten gebonden, bij voorbeeld een bladoppervlak, de luchtholten in het strooisel, een mierrenbult, de voegen tussen de stenen van een muur. Aan elk vast oppervlak blijft een zeer dun luchtlaagje ‘kleven’, ook bij sterke wind. Deze grenslaag heeft een eigen temperatuur en een eigen vochtgehalte. De hoogte boven het substraat wordt hier in mm gemeten, bij het microklimaat in cm en dm. Ook de horizontale afstand waarover zich de klimaten van één type uitstrekken, is navenant. Denkt men bij het macroklimaat aan tientallen of honderden kilometers, bij het mesoklimaat gaat het om kilometers of hectometers, terwijl het microklimaat al over meters afstand kan variëren en het nanoklimaat over centimeters.

De macroklimatologie is vooral van belang voor de fysische geografie, de formatiekunde en de areaalgeografie, de mesoklimatologie voor de planologie, de urbane oecologie, de bioklimatologie (medische klimatologie en milieuhygiëne) en de landschapsoecologie, de microklimatologie voor de vegetatiekunde, de verspreidingsoecologie en de populatiedynamica van planten en dieren, de nanoklimatologie voor de oecofysiologie van planten en dieren en voor de populatieoecologie van zeer kleine organismen. Behalve het klimaat (d.i. het gemiddelde weer over ten minste 30 jaar) kan men ook het weer op één moment bestuderen. Ook hier spreekt men van macro- en microweer en van macro- en micrometeorologie.

Elk van de genoemde klimaten is als het ware gesuperponeerd op het vorige (grote), dat men dan als een soort stramen kan beschouwen. Of beter: het zijn variaties op een thema, en zoals in de muziek talloze variaties op een thema mogelijk zijn en de afwijkingen zo sterk dat het thema vaak onherkenbaar is, zo kunnen ook de variaties van het microklimaat binnen een macroklimaat zeer aanzienlijk zijn. Zo is het verschil in microklimaat aan de zuidkant en aan de noordkant van een dichte jeneverbessstruik in Nederland van dezelfde grootte-orde als het verschil in macroklimaat tussen de Sahara en Midden-Zweden. Met andere woorden het microklimaat kan over luttele meters even sterk verschillen als het macroklimaat over 5000 km.

Figuur 1 geeft een eerste indruk van de aard en de sterkte van de effecten waar het om gaat. Het beschrijft een momentopname van de situatie aan de rand van een denbos op een zonnige winderige dag in maart. De bosrand ligt op het zuiden. Het bos gaat hier over in heide met jeneverbessenstruweel dat ook nog een aanzienlijke beschutting tegen de wind geeft. Ter plaatse is er slechts een zwakke wind. De windsnelheid op 1 m hoogte bedraagt slechts enkele tiende m/s, terwijl op het weerstation Deelen op enige kilometers afstand 5 m/s wordt gemeten op 10 m hoogte. De luchttemperatuur op 1 m hoogte is enige graden hoger dan in Deelen. Het meest spectaculair zijn de oppervlaktetemperaturen. Deze geven ook een goede indruk van de grote verschillen die kunnen bestaan ten opzichte van de luchttemperatuur en van de grote diversiteit



Figuur 1. Oppervlaktetemperaturen langs een transect loodrecht op een bosrand met aangrenzende heide en jeneverbesstruweel. Bodemtemperatuur op 4 en 9 cm diepte. Luchttemperatuur op 1 m hoogte: 11,8°C. De getallen geven de intensiteit van de zonnestraling op het betreffende vlak aan in W/m². Onbewolkt 3 maart 1976, 12.00 h. Naar Stoutjesdijk (1977).

in dit opzicht van decimeter tot decimeter. In de schaduw ten noorden van een complex jeneverbesstruiken is de rijp, die zich in de zeer heldere koude nacht vormde, nog niet geheel verdwenen. Plaatselijk is de bovenlaag van de bodem nog bevroren en de temperatuur aan de oppervlakte is nog onder het vriespunt. Daar slechts enkele meters vandaan bereiken dode grasresten op een steil randje bijna loodrecht op de zonnestrallen 62°C. Hiertussen ligt een hele reeks mogelijkheden die ook gerealiseerd zijn. Aan de zonzijde zijn de naalden van de jeneverbes 16°C, aan de schaduwzijde slechts 9°C. Een dennestam bereikt oppervlaktetemperaturen van 48°C aan de zonzijde, aan de schaduwzijde slechts 8°C. Een zonnende adder heeft een temperatuur van 34°C. Ook de bodemtemperatuur geeft aanzienlijke verschillen te zien.

Voorlopig beschouwen we het plaatje als een demonstratie van de stelling dat het gaat om belangrijke verschillen van punt tot punt die biologisch van groot belang zijn. Hoe groot deze lokale verschillen, veroorzaakt door verschillen in expositie, door beschaduwing, door bodem en vegetatie zijn, wordt nog extra verduidelijkt door de temperaturen te vergelijken met die op het weerkaartje voor dezelfde dag. Ongeveer op het tijdstip van de metingen was de temperatuur in de weerhut in Stockholm 1°C en in Noord-Afrika 17°C terwijl in ons voorbeeld de temperaturen tussen -2°C en 62°C lagen. De verschillen in microklimaat zijn ook voor de mens al duidelijk waarneembaar. Op een dag in maart, zoals die waarop de metingen van figuur 1 gedaan werden,

is het enorm verschillend of men de beschutte zonnige zuidkant van een bos opzoekt of de beschaduwde winderige noordrand. De verschillen worden sterker naarmate de afstand tot het aardoppervlak geringer is.

Als we ons trachten te verplaatsen in de omstandigheden waaronder een plant of dier leeft, wordt ook al spoedig duidelijk dat we niet met de inwerking van afzonderlijke factoren te doen hebben, maar met het totale effect van een factorencomplex. De temperatuur van een plant wordt bepaald door luchttemperatuur, -vochtigheid, zonstraling en wind, maar ook door onder andere de transpiratie van de plant. Zo komen we op de wisselwerking van plant en dier met de omgeving.

De fysische wisselwerking van het organisme met zijn omgeving wordt uitvoerig behandeld in de boeken van Gates (1980) en Monteith (1973). Wij zullen ons vooral bezig houden met die omgeving, voor zover die onder de naam microklimaat is te vangen en de grote verscheidenheid daarin van punt tot punt in horizontale en verticale zin, maar wel steeds vanuit een biologische gezichtshoek.

Elke plant en elk dier leeft in feite in een microklimaat of wordt er sterk door beïnvloed. Dat geldt zelfs voor een hoge boom. Eens in zijn leven heeft hij als kiemplant die gevaarlijke zone van het (vaak extreme) microklimaat vlak bij de grond moeten passeren en getuige zijn aanwezigheid als boom heeft hij die proef glansrijk doorstaan. Nu zagen wij bovendien dat het microklimaat sterk kan afwijken van het macroklimaat. De vraag doet zich dus voor: waarom onderzoeken wij eigenlijk nog relaties tussen de verspreiding van planten- en diersoorten en plantengemeenschappen en het macroklimaat?

Het is duidelijk dat zelfs als wij grootschalig werken, het microklimaat uiteindelijk de doorslag geeft. Niet de 10°C-juli-isotherm, de 0°C-januari-isotherm of de 1000-mm-neerslaggrens bepaalt de areaalgrens van planten en plantengemeenschappen, zoals vaak wordt beweerd. Het gaat om de waarden van deze factoren in het microklimaat en dan gaat het nog niet om gemiddelden, maar om extremen en niet om zulke factoren als neerslag die alleen maar heel indirect op de vegetatie inwerken, maar om meer directe, biologisch belangrijke factoren als neerslag/evaporatiebalans, luchtvochtigheid en combinaties van factoren. En bij extremen gaat het niet alleen om absolute waarden, maar ook en vooral om frequenties en duur. De steeneik (*Quercus ilex*) van het Middellandse Zeegebied kan heel goed een korte vorstperiode van -20°C verdragen, maar niet een lange van -1°C .

Waarom dus toch het macroklimaat? Hiervoor zijn twee redenen aan te wijzen. In de eerste plaats is het microklimaat nog heel slecht onderzocht. Wij hebben dus gewoon veel te weinig gegevens om correlaties met areaalgrenzen te kunnen leggen. Een tweede reden is dat het macroklimaat als onafhankelijke milieufactor (zeg maar: factorencomplex) op de vegetatie en de individuen inwerkt, terwijl het microklimaat mede door die vegetatie zelf bepaald wordt. Dus is er de kwestie van de kip en het ei: is een bepaalde plantengemeenschap aanwezig omdat het microklimaat geschikt is of heerst ergens een bepaald microklimaat omdat er een bepaalde vegetatie ontwikkeld is? Wat men gaat onderzoeken, hangt echter zowel van het onderzoeksobject af als van de vraagstelling.

Bij microkarteringen, bij oecofysiologisch, verspreidingsoecologisch en populatieoecologisch onderzoek van soorten en bij synoecologisch onderzoek van synusiae en fytocoenosen is het onontbeerlijk om grondig microklimatologisch onderzoek te

doen. In de praktijk is echter gebleken dat men bij areaalgeografisch onderzoek, maar ook bij voorbeeld bij vegetatiekartering 1:25000 of kleiner en bij kartering van de potentiële natuurlijke vegetatie heel goed werken kan met macroklimaatgegevens, al moet men er zich steeds van bewust zijn dat de gevonden correlaties ten hoogste zeer indirect van aard zijn. Dit wordt ook door Lamb (1977) onderkend, wanneer hij schrijft, naar aanleiding van het gebruik van kevers als paleo-klimatologische indicatoren: 'It has been found strange that even beetles which sometimes live in microhabitats with their own microclimate can be used as indicators of the broad scale distribution of world climates but these microclimates presumably only occur at all widely within certain macroclimates'

Afgezien van de vraag echter of men de relatie van vegetatie en fauna met het microklimaat wel met het macroklimaat onderzoekt, steeds is het zaak zich te bezinnen op de voor deze organismen relevante factoren.

Bij een goede klimaatbeschrijving behoren niet alleen gegevens over de gemiddelde waarde van de betreffende factoren, maar ook de kans op het optreden van extremen, bij voorbeeld van langdurige droogte of sneeuwbedekking, en op de frequentie van bepaalde weertypes. Het zijn juist deze extremen, hun waarde, hun frequentie en hun duur die veelal bepalend zijn voor de overlevingskansen en daarmee voor de macro- en microverspreiding van plant en dier.

Ook wat de factoren zelf betreft, worden vaak fouten gemaakt. Zo is voor de verdampingsintensiteit van bodem en planten het verzadigingsdeficit belangrijker dan de relatieve vochtigheid, voor warmbloedige dieren de absolute vochtigheid belangrijker dan de relatieve vochtigheid, terwijl men altijd de laatste onderzoekt. Ook is de neerslag/verdampingsbalans veel belangrijker dan elk van deze factoren op zich. Voor groene planten is het effectieve licht, de PAR (photosynthetic active radiation), van meer belang dan de totale straling.

Plantengeografen van naam hebben vaak 'bioklimaten' onderscheiden en geclassificeerd op basis van klimatologische en plantengeografische criteria. Daardoor ontstaan hybride klassen en is een correlatie tussen klimaat en vegetatie niet meer objectief te onderzoeken, omdat de objecten niet onafhankelijk van elkaar zijn beschreven. En wat het klimaat betreft worden vaak weinig relevante criteria gebruikt, bij voorbeeld de gemiddelde winter- en zomertemperatuur of de gemiddelde relatieve vochtigheid in plaats van meer relevante factoren zoals aantallen ijsdagen, vorstdagen en tropische dagen, gemiddelde maximumtemperatuur van de warmste maand, frequenties van extreme verzadigingsdeficits. Voorts treft men in klimaatatlassen wel kaartjes van de neerslag per maand aan, maar zelden per vegetatie seizoen, laat staan kaartjes van het N/S-quotiënt per seizoen. Fraaie kaartjes over mistfrequentie hebben biologisch zeer weinig zin, als men niet weet of de mist 's nachts of overdag heerst. Mist is vooral van belang als bron van watertoevoer voor organismen die geen water uit hun substraat kunnen opnemen, zoals lichenen op bomen, muren en rotsen. Het is ook de beste voorwaarde voor deze organismen om overdag continu te kunnen fotosynthetiseren. Dit kunnen zij immers alleen in vochtige (en niet te natte) toestand en bij voldoende licht. Beide zijn gunstiger bij mist dan bij regen (bij regen zijn lichenen soms te nat). Heerst de mist echter alleen 's nachts, dan gaat wel de respiratie onverminderd door, terwijl de fotosynthese overdag door uitdroging stil staat. Met andere woorden: er heerst een negatieve fotosynthesebalans. Vochtige nachten en droge dagen is erger dan aanhou-

dende droogte. Nu is het aantal dagen (etmalen) met mist per jaar in ons land overal hetzelfde (afgezien van zeer lokale afwijkingen), maar het aantal dagen met mist overdag (14 h) neemt van noordwest naar zuidoost sterk af en wel van 29 bij Den Helder tot 10 bij Maastricht. Parallel daarmee zien wij een sterke verarming van de epifytische lichenvegetatie.

Uit het voorgaande moge het duidelijk zijn dat men in de oecologie en de biogeografie veelal geheel andere klimaatparameters zal moeten hanteren dan in de meteorologie en klimatologie gebruikelijk zijn. Ook is het zonneklaar dat voor planten en dieren het microklimaat oneindig veel belangrijker is dan het macroklimaat. Om dit microklimaat te leren kennen staan twee wegen open. Ten eerste kan men directe metingen verrichten. Gezien de enorme variatie in tijd en ruimte zijn daarvoor talrijke metingen nodig. Een zekere beperking is echter mogelijk door de meetpunten zorgvuldig te kiezen op voor de plant, het dier of de levensgemeenschap representatieve plaatsen, door alleen op tijden van de dag en het jaar te meten die voor het organisme van belang zijn en tenslotte door vooral op dagen te meten waarop extreme waarden te verwachten zijn.

Ten tweede kan men trachten vaste kwantitatieve verbanden te vinden tussen macro- en microweer. Het is dan in principe mogelijk simulatiemodellen op te stellen en het microweer geheel af te leiden uit de macroweergegevens van het KNMI. Dit levert een enorme tijdwinst op en het opent mogelijkheden tot het voorspellen van microweer. Er bestaat namelijk een sterke koppeling tussen het weer zoals dat in de weerhut gemeten wordt en de situatie in het microklimaat. Het temperatuurpatroon zoals dat in figuur 1 geschetst werd, herhaalt zich steeds bij hetzelfde weertype en in een soortgelijke situatie. De variaties op het thema worden door betrekkelijk eenvoudige fysische processen bepaald en met de kennis hiervan kunnen we het complete muziekstuk aardig reconstrueren. De kennis van deze fysische processen noemen we micrometeorologie. Het gaat om de relatie tussen het 'kleine weer' zoals Brandt (1974) het noemt en de gegevens die De Bilt verschaft. Deze weergegevens zijn het ruwe materiaal waarmee we werken, ze moeten worden geïnterpreteerd in hun interactie met terreinvormen, bodem en vegetatie, om de omstandigheden waaronder plant en dier leven, te leren kennen.

Het zal nu reeds duidelijk zijn dat de processen aan de aardoppervlakte en tussen het organisme en zijn omgeving, zoals absorptie van zonnestraling en omzetting daarvan in warmte, daarbij van grote betekenis zijn. Op dit terrein ontmoet de bioloog de meteoroloog die om andere redenen geïnteresseerd is in de processen die zich aan de aardoppervlakte afspelen: van hier uit worden nl. de verschijnselen in de atmosfeer tot op grote hoogte gestuurd.

Bij de studie van de energiehuishouding van het aardoppervlak is de meteoroloog meer geïnteresseerd in globale cijfers die voor een groter gebied gelden, de bioloog daarnaast in allerlei lokale verschillen die voor een grote milieudiversiteit verantwoordelijk zijn.

Dit betekent wel dat voor elke habitat afzonderlijk de grootte bepaald moet worden van de parameters die het macroweer modificeren tot het daar heersende microweer en hieraan ontbreekt het in allerlei simulatiemodellen nog wel eens.

1.3 Energiebalans van een droog oppervlak

'How do you do know all that', he said. 'It's obvious.' 'Well then why did't I see it?' 'You have to have some familiarity.' 'Then it's not obvious, is it?'

R.M. Pirsig: Zen and the art of motorcycle maintenance.

Iedereen heeft wel enig idee van de fysische processen en factoren waar het om gaat wanneer gesproken wordt over het microklimaat en zijn werking op flora en fauna.

De zonnestraling verwarmt de bodem, de verdamping verhoogt de luchtvochtigheid, de wind heeft een afkoelende werking, een boom geeft schaduw, enz.

Om te komen tot een meer systematisch en kwantitatief overzicht zullen we de belangrijkste punten opsommen aan de hand van een concreet voorbeeld om ze vervolgens meer in detail te bespreken. Om eenvoudig te beginnen, gaan we uit van een situatie waarin wolken, regen, wind en verdamping geen rol spelen.

Droog zand of organisch materiaal kan aan de oppervlakte sterk door de zon verwarmd worden. Om dit proces nader te analyseren bezien we het volgende concrete geval waarbij op een warme onbewolkte zomerdag met zwakke wind de temperatuur aan de oppervlakte van een kale droge zandplek in de hei werd gemeten en allerlei andere grootheden, zoals hieronder gespecificeerd.

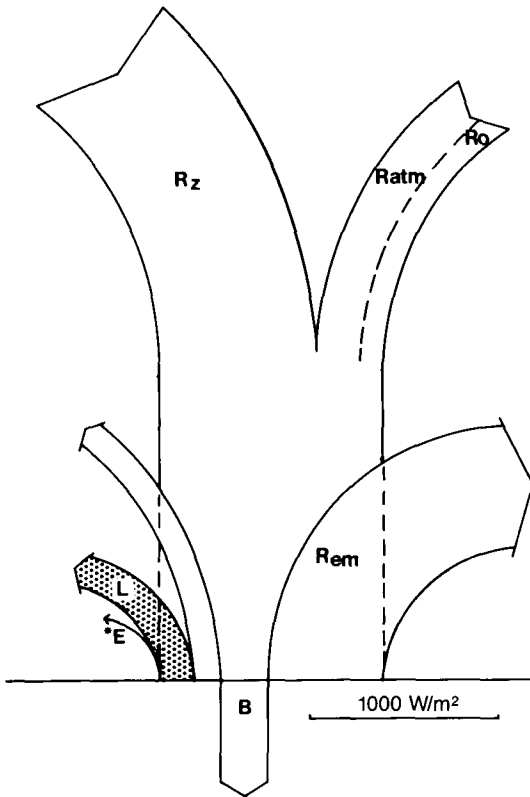
2 juli 1976 – 14.00 h. Onbewolkt windstil. Ietwat humeus geel zand aan een bosrand. Oppervlaktetemperatuur 51,6°C; temperatuur op een diepte van 2 cm 41,8°C, op 4 cm 37,4°C, op 8 cm 29,4°C; luchttemperatuur op 1,50 m 29,4°C.

Deze elementaire gegevens laten al enige conclusies toe. Er wordt energie van de zon ontvangen en geabsorbeerd, het oppervlak is immers gelig en niet wit. Er wordt van de ontvangen zonnënergie ook een deel gereflecteerd, het oppervlak is immers niet zwart. Dan is er de warmtestraling die door de oppervlakte wordt uitgezonden. Dit is elektromagnetische straling net als de zonnestraling, alleen met een veel langere golflengte. Tenslotte is er de warmtestraling van de bosrand en, zij het wat moeilijker voor te stellen, warmtestraling van de atmosfeer.

Dat er warmte aan de lucht wordt afgegeven ligt ook voor de hand: het oppervlak is ruim 22°C warmer dan de lucht. Er wordt door geleiding warmte naar beneden getransporteerd, die de temperatuur van de bodem doet stijgen: er is een sterke daling van de temperatuur met de diepte.

Wanneer al deze grootheden gemeten worden is het mogelijk een energiebalans van de oppervlakte op te stellen of, als dat begripsmatig gemakkelijker lijkt, van een heel dun laagje bodem met een te verwaarlozen warmtecapaciteit. Deze energiebalans (figuur 2) is een staat van inkomsten en uitgaven met als eenheid joule per seconde per vierkante meter oppervlak ($J/(s \cdot m^2)$ of W/m^2). Omdat de bodemoppervlakte, of eventueel het zeer dunne laagje bodem, een te verwaarlozen warmtecapaciteit heeft en er dus geen energie wordt opgeslagen, moeten de inkomende en uitgaande energiestromen elkaar precies in evenwicht houden.

In de energiebalans zijn alle posten door meting bepaald behalve de hoeveelheid warmte die door geleiding en convectie aan de lucht wordt afgegeven. Deze fungeert



Figuur 2. Energiebalans van een droog oppervlak bij sterke zonnestraling. zonnestraling: $R_z = 832 \text{ W/m}^2$; atmosferische warmtestraling: $R_{atm} = 252 \text{ W/m}^2$; warmtestraling van de omgeving: $R_o = 119 \text{ W/m}^2$. Totaal inkomende straling is dus 1203 W/m^2 . Door het oppervlak uitgestraalde warmte: $R_{em} = 629 \text{ W/m}^2$; gereflecteerde zonnestraling: $R_r = 154 \text{ W/m}^2$; door convectie aan de lucht afgegeven warmte: $L = 168 \text{ W/m}^2$; verdampingswarmte: $*E$; warmtestroom in de bodem: $B = 252 \text{ W/m}^2$. De dikte van de pijlen geeft de sterkte van de energiestroom aan.

dus als sluitpost, reden waarom de balans precies klopt.

Eenvoudigheidshalve is hier een geval gekozen waarbij de verdamping, die veel energie kost, een te verwaarlozen rol speelt, anders had dit proces nog een extra post op de energiebalans opgeleverd. In het schema is de verdamping door een dun lijntje aangeduid.

We moeten nu de verschillende energiestromen nader preciseren.

1.4 Zonnestraling

'...for discerning bee-masters now find that their hives should not in the winter be exposed to the hot sun, because such unseasonable warmth awakens the inhabitants too early from their slumbers.'

Gilbert White, 1783

De zonnestraling is elektromagnetische straling en maakt deel uit van een continuüm waarin, gerangschikt naar opklimmende golflengte, de volgende soorten straling een plaats vinden: kosmische straling $< 10^{-3}$ nm; röntgenstraling $10^{-3} - 100$ nm; ultraviolet 100 – 380 nm; zichtbaar licht 380 – 780 nm; infrarood 780 – 10^6 nm; radiostraling 1 mm – 10^6 m.

Hierbij zijn de aangegeven golflengtegebieden slechts oriënterend bedoeld. Al deze soorten straling planten zich in een vacuüm voort en kunnen door absorptie in warmte omgezet worden. Vrijwel alle energie die we van de zon ontvangen ligt binnen het golflengtegebied 300 – 3000 nm (1 nanometer = 10^{-9} m) al wordt door de zon ook wel degelijk röntgenstraling en warmtestraling uitgezonden.

Binnen dit gebied kunnen weer verschillende golflengtebanden onderscheiden worden en bij voorbeeld met een prisma geïsoleerd. Het ultraviolet vertegenwoordigt energetisch slechts enkele procenten van de totale zonnestraling, al heeft het biologisch wel een sterk specifieke werking. Daarna volgen de zichtbare golflengten, de kleuren van de regenboog. Golflengten groter dan 780 nm zijn voor het oog niet meer waarneembaar. De straling van 780 – 3000 nm wordt het nabije infrarood genoemd, dit om verwarring met de 'echte' warmtestraling bij langere golflengten (> 3000 nm, het verre infrarood) te voorkomen. De term warmtestraling houdt niet in dat deze straling een specifieke warmtewerking heeft die de andere golflengten in mindere mate hebben, maar wel dat de warmtestraling geen ander dan een verwarmend effect heeft. In de meteorologische literatuur wordt meestal de term 'langgolvlige straling' gebruikt.

Wat de fotochemische effecten betreft, noemen we allereerst die van het ultraviolet (280 – 310 nm), dat op verschillende bestanddelen van de levende cel een destructief effect heeft, tenzij een bescherming aanwezig is. U.V. met golflengten korter dan 280 nm wordt geheel door de atmosfeer tegengehouden, U.V. met golflengten langer dan 310 nm heeft vooral een morfogenetisch effect. Tussen 400 en 700 nm ligt het gebied waarin de fotosynthese van groene planten zich afspeelt. Deze fotosynthetisch werkzame straling maakt energetisch ongeveer de helft van de totale zonnestraling uit (Ross, 1975). Voor purperbacteriën ligt de grens voor fotosynthese bij ca. 900 nm. Abiotische fotochemische effecten zijn geconstateerd tot golflengten van ruim 1000 nm. We noemen de infrarood-fotografie, eventueel in de vorm van 'false colour' fotografie. Belangrijke golflengtegebieden zijn ook het lichtrood (near red, 600 – 700 nm) en donkerrood (far red, 700 – 800 nm) in verband met hun betekenis voor de zaadkieming en morfogenetische effecten.

Dat de zonnestraling een aanzienlijke energiestroom vertegenwoordigt, is iedereen wel duidelijk, vooral nu dit in de laatste tijd ook praktisch toegepast wordt in allerlei zonnecollectoren waarmee water tot een hoge temperatuur wordt opgewarmd of waarmee elektriciteit wordt opgewekt. Buiten de aardse atmosfeer wordt door een vlak van

1 m² loodrecht op de zonnestraling per minuut een hoeveelheid energie ontvangen van ruim 80 kJ. Vroeger werden in de meteorologische literatuur de eenheden calorie en langley (Ly) gebruikt: 1 Ly = 1 cal/cm² = 41,868 kJ/m². Voor de omrekening van de niet meer gebruikte eenheden Ly, cal en erg naar de SI-eenheden zijn de volgende omrekeningsfactoren van belang:

$$1 \text{ J} = 0,239 \text{ cal} = 10^4 \text{ erg}$$

$$1 \text{ W} = 1 \text{ J/s} = 0,239 \text{ cal/s} = 14,33 \text{ cal/min}$$

$$1 \text{ W/m}^2 = 14,33 \cdot 10^{-4} \text{ cal/(cm}^2 \cdot \text{min)}$$

Bij werk over fotosynthese of andere fotochemische effecten drukt men vaak de ontvangen straling uit in quanten of fotonen. De energie die een foton bevat is omgekeerd evenredig met de golflengte. Men drukt de hoeveelheid ontvangen fotonen uit in einstein (E): 1 E = 6,02 · 10²³ fotonen. Het getal 6,02 · 10²³ is het getal van Avogadro. 1 E vertegenwoordigt voor blauw licht (λ = 400 nm) een energie van 299 kJ, voor rood licht (λ = 700 nm) 4/7 van dit bedrag.

De gemiddelde waarde (solaire constante) van de stralingsintensiteit buiten de atmosfeer, over een jaar berekend, schommelt met de jaren slechts enkele tiende procenten. De meest recent vastgestelde waarde van de solaire constante is 1353 W/m² (Coulson, 1975).

Er is wel een seizoensinvloed. Omdat in januari de zon het dichtst bij de aarde staat en in juli het verst er van af, is in het eerste geval de stralingsintensiteit 3,5% groter dan de solaire constante en in het tweede 3,5% kleiner. Men zou hierdoor verwachten dat op het Zuidelijk halfrond het verschil tussen zomer en winter groter moet zijn dan bij ons. Door de grote watermassa's op het Zuidelijk halfrond is juist het omgekeerde het geval.

Door de atmosfeer wordt een deel van de zonnestraling verstrooid, een deel geabsorbeerd, maar een aanzienlijke fractie bereikt de aarde rechtstreeks, zoals te meten is door een meetinstrument op de bodem van een lange buis te zetten die op de zon wordt gericht. Deze directe zonnestraling heeft een intensiteit die afhangt van de reinheid van de atmosfeer en van de dikte van de luchtlaag die ze gepasseerd heeft. Bij een laagstaande zon is de weg door de atmosfeer langer dan bij een hoogstaande zon en hoog in de bergen is deze korter dan in het laagland. De verstrooiing van het zonlicht is in de eerste plaats toe te schrijven aan de luchtmoleculen, waarbij de kortere golflengten veel sterker worden verstrooid dan de langere golflengten. Dit is ook de reden waarom de hemel blauw en de ondergaande zon rood is (Minnaert, 1972).

Van het verstrooide zonlicht komt weer een deel op de aarde terecht als indirecte zonnestraling. Bij een schone atmosfeer is dit licht meer verzadigd blauw en van geringere intensiteit dan bij een verontreinigde atmosfeer. Hetzelfde geldt voor het hooggebergte. Vanuit een vliegtuig is de hemel boven ons zeer donker. De verstrooiing van de zonnestraling betekent al een vermindering van de totale hoeveelheid straling die de aarde bereikt, omdat de verstrooiing in alle richtingen optreedt. Naast verstrooiing treedt in de atmosfeer ook absorptie op, vooral door waterdamp, maar ook door ozon en voor een gering gedeelte door zuurstof.

Bij verstrooiing en absorptie spelen ook grotere deeltjes, aërosolen, een belangrijke rol. Een aërosol kan een natuurlijke oorsprong hebben, zoals minuscule kleikristalletjes die in de lucht zweven en van de aardoppervlakte afkomstig zijn of het stof dat bij vulkanische uitbarstingen in de lucht gebracht wordt. Verontreinigingen die door

Tabel 1. Zonnestraling (W/m^2) op een horizontaal vlak bij verschillende zonshoogten en turbiditeitsfactoren (T) van de atmosfeer. Dir: directe zonnestraling; Dif: diffuse zonnestraling; Gl: globale straling; Dir \perp : de intensiteit van de directe zonnestraling gemeten loodrecht op de richting van de zonnestraling. Naar Schulze (1970).

Biotoop	Straling	Zonshoogte				
		5°	10°	30°	60°	90°
Hooggebergte ($T = 1,9$)	Dir \perp	500	670	990	1120	1160
	Dir	42	117	500	970	1160
	Dif	25	39	59	60	61
	Gl	67	156	559	1030	1221
Laagland ($T = 2,75$)	Dir \perp	300	490	850	1030	1060
	Dir	26	85	430	890	1060
	Dif	29	50	84	91	93
	Gl	55	135	514	981	1153
Grote stad ($T = 3,75$)	Dir \perp	175	330	710	920	970
	Dir	15	58	360	790	970
	Dif	30	56	109	127	130
	Gl	45	114	469	917	1100
Industriegebied ($T = 5,0$)	Dir \perp	86	200	570	800	860
	Dir	8	36	280	690	860
	Dif	29	59	132	165	170
	Gl	37	95	412	855	1030

menselijke activiteiten in de lucht gebracht worden, zijn ook van grote betekenis. De verstrooiing door grotere deeltjes is slechts weinig van de golflengte afhankelijk. Als de lucht veel van deze deeltjes bevat, wordt de blauwe hemel melkachtig wit. De reinheid van de lucht is ook sterk afhankelijk van de herkomst. Koude polaire of arctische lucht, zoals veel in de winter en in het voorjaar aangevoerd wordt, is zeer schoon. In een hogedrukgebied is de hemel vaak wel onbewolkt, maar wat wittig blauw, een teken dat er veel verstrooiing optreedt die niet selectief is voor de golflengte. Na het voorbijtrekken van het koufront van een depressie is de lucht ook zeer schoon gewassen door de regen en doordat polaire lucht wordt aangevoerd.

Van de intensiteit van de directe en de verstrooide zonnestraling geeft tabel 1 een goede indruk. Hierin komt de betekenis van de zonshoogte en van de troebelheid (turbiditeit) van de atmosfeer, waarvoor T een maat is, goed tot uitdrukking.

De directe zonnestraling wordt sterker door de turbiditeit van de atmosfeer beïnvloed dan de globale straling (dit is de som van de directe en de diffuse straling op een horizontaal vlak). Bij een hoge turbiditeit is de diffuse straling immers sterker. Ook neemt de relatieve betekenis van de diffuse zonnestraling ten opzichte van de globale straling af bij grotere hoogte van de zon, maar de absolute waarde stijgt.

Over de toepassing van de verschillende turbiditeitsfactoren merken we nog op dat

$T = 1$ zou gelden voor metingen op zeeniveau en met een denkbeeldige, volkomen schone en droge standaardatmosfeer. Als bij voorbeeld $T = 2$, dan wordt evenveel straling geabsorbeerd en verstrooid alsof deze standaardatmosfeer tweemaal gepasseerd was. Voor Nederland zijn karakteristieke waarden: $T = 2,75$ bij zeer schone, droge lucht in de winter; $T = 3,25$ bij schone polaire lucht in mei en $T = 5$ in de zomer (Slob, 1982). Voor het hooggebergte in de winter geldt $T = 1,9$.

Op een horizontaal vlak is in Nederland de globale straling zelden meer dan $0,9 \text{ kW/m}^2$. Op een vlak loodrecht op de zonnestraling kan de totale zonnestraling eind februari al een intensiteit van $0,95 \text{ kW/m}^2$ bereiken en bij hoge zonnestanden wordt $1,05 \text{ kW/m}^2$ niet vaak overschreden. Het betreft hier steeds de situatie bij onbewolkte hemel. Bij witte cumuli (stapelwolken) kunnen extra hoge pieken optreden wanneer de zon niet bedekt is en er veel straling door de witte wolken gereflecteerd wordt. In het laagland worden dan loodrecht op de directe straling wel intensiteiten tot $1,2 \text{ kW/m}^2$ gemeten en op een horizontaal vlak komt tot $1,1 \text{ kW/m}^2$ voor. Boven de boomgrens kan onder deze omstandigheden de stralingsintensiteit op een horizontaal vlak tot $1,4 \text{ kW/m}^2$ stijgen, dus nog boven de extraterrestrische stralingsintensiteit.

Als de zon door wolken bedekt wordt heeft dit uiteraard een drastische vermindering van de ontvangen straling tot gevolg. Voor een gesloten wolkendek worden waarden van de globale straling opgegeven die liggen tussen ongeveer 75% bij een hoge cirrussluier (vederwolk) en 25% bij een dichte laaghangende bewolking. Bij een pikzwarte onweerslucht kan de stralingsintensiteit tot enkele procenten afnemen. De diffuse zonnestraling bereikt bij een gedeeltelijk bedekte hemel haar maximale intensiteit (Slob, 1982).

De hoeveelheid zonnestraling die door het bodemoppervlak of de vegetatie wordt gereflecteerd, kan sterk variëren, zoals de visuele waarneming al leert. Het percentage van de totaal ontvangen zonnestraling dat gereflecteerd wordt, noemt men de albedo van het oppervlak. De reflectie kan sterk selectief zijn ten opzichte van de golflengte. Een groene vegetatie reflecteert vrij weinig in het zichtbare deel van het spectrum, maar veel in de golflengten boven 700 nm. Tussen verschillende reflectiespectra kan veel verschil bestaan (Figuur 4), zoveel zelfs dat men tracht uit de spectrale signatuur de gewassen of hun ontwikkelingstoestand vanuit de lucht te onderscheiden.

Tabel 2 laat een aantal karakteristieke waarden van de albedo zien. Zoals te verwachten, is de albedo van verse sneeuw zeer hoog en komt deze dicht bij een ideaal wit oppervlak. Weelderig produktiegrasland en lage landbouwgewassen met een homogene gesloten structuur en gelijkmatige hoogte hebben een vrij hoge albedo van omstreeks 25%. Meer natuurlijk grasland heeft een lagere albedo; openingen en hoogteverschillen in de vegetatie verlagen het reflecterend vermogen en de optische eigenschappen van de bladeren spelen uiteraard ook een rol. Voor kale bodem geeft visuele waarneming al een goede relatieve indruk van de albedo, maar men overschat doorgaans de witheid van bij voorbeeld stuifzand.

Bij lage zonnestanden ($< 30^\circ$) kan bij sommige vegetaties een vrij sterke verhoging van de albedo optreden (Monteith en Szeicz, 1961), maar Keppens c.s. (1980) vermeldt dat dit bij *Erica*, *Calluna* en *Molinia* niet het geval is. De gegevens uit tabel 2 gelden voor hogere zonnestanden ($> 40^\circ$) en waarschijnlijk is dit ook het geval voor de geciteerde waarden. Water heeft een lage albedo, maar bij kleine invalshoeken treedt er een sterke spiegelende reflectie op. Dit gereflecteerde licht is van belang voor de wijn-

Tabel 2. Albedo(%) van verschillende vegetaties en andere oppervlakken. ¹⁾Naar Keppens c.s. (1980); ²⁾naar Piggin & Schwerdtfeger (1973); ³⁾naar Smid (1975); ⁴⁾naar Jarvis c.s. (1976); ⁵⁾naar Rauner (1976); ⁶⁾naar Robinson (1966); overige naar Stoutjesdijk (ongepubliceerd).

Oppervlak	Albedo (%)
Produktiegrasland	21,3-26,0
Droog grasland	20,4-21,0
Schraal nat grasland	17,9
Molinia ¹⁾	15,2
Calluna ¹⁾	10,2-15,2
Dode Calluna	8,7
Erica ¹⁾	13,3
Tarwe ²⁾	23-24
Gerst ²⁾	26
Gerst, rijp ²⁾	30
Gerst, stoppel ²⁾	34
Riet ³⁾	18
Riet, geel ³⁾	21
Naaldbos ⁴⁾	9-13
Eikenbos ⁵⁾	16
Donkere ruwe humus	5-10
Humeus duinzand	14-18,5
Gelig zand	24,2
Wit zand, zandverstuiving	29-36
Zwarte grond, droog ⁶⁾	14
Zwarte grond, vochtig ⁶⁾	8
Grijze grond, droog ⁶⁾	25-30
Grijze grond, vochtig ⁶⁾	10-12
Sneeuw, ⁶⁾ elevatie 30°	86
Sneeuw, ⁶⁾ elevatie 25°	95
Water, ⁶⁾ elevatie 50°	2,5
30°	6-8
20°	12-15
10°	32-49
6°	48-70

bouw langs de Main (Volk,1934). Mossen op bomen aan de oevers van het Lago di Lugano profiteren duidelijk van deze extra hoeveelheid licht (Jaeggli, 1933). Bij het Hubertusslot op de Hoge Veluwe zorgt een grote vijver bij lage zonnestand voor veel gereflecteerd licht in de zitkamer.

1.5 Warmtestraling

1.5.1 Algemene beschouwingen

Warmtestraling is een vertrouwd begrip uit het dagelijks leven, denk bij voorbeeld aan de straling van een warme radiator. Dat ook een koude radiator warmte uitstraalt is zonder enige theoretische achtergrond moeilijk te begrijpen. Toch is het zo. Een lichaam met een oppervlaktetemperatuur T (in K, dat is $^{\circ}\text{C} + 273$) straalt een hoeveelheid warmte uit die gegeven wordt door de volgende betrekking:

$$M = \varepsilon \cdot \sigma \cdot T^4 \quad (1.1)$$

Hierbij is M de stralingsexitantie (in W/m^2), $\sigma = 5,67 \cdot 10^{-8} \text{ W}/(\text{m}^2 \cdot \text{K}^4)$ (de Stefan-Boltzmann-constante) en ε is de emissiefactor van het oppervlak. Als $\varepsilon = 1$ spreekt men van een zwart oppervlak. Voor de meeste natuurlijke oppervlakken ligt ε dicht bij 1, voor blank metaal is ε zeer gering, voor gepolijst nikkel bij voorbeeld 0,02. Doordat de emissie complementair is aan de reflectie, reflecteert een dergelijk oppervlak 98% van de opvallende warmtestraling. Een vernikkelde radiator straalt dus maar 2% van de warmte uit, die een gewoon geverfde radiator uitstraalt (hier ligt ε dicht bij 1), maar kaatst 98% terug van de warmtestraling van de omgeving. Een hand die in de buurt gehouden wordt, ontvangt dus nauwelijks meer straling van de radiator dan van ieder willekeurig voorwerp in de kamer. De radiator verwarmt de kamer wel, want hij geeft warmte aan de lucht af door convectie.

Deze betrekkingen gelden alleen binnen een beperkt golflengtegebied, in principe slechts voor één golflengte. De emissiefactor voor warmtestraling heeft dus niets te maken met de kleur van een object, want dan spreken we over een heel ander golflengtegebied. Het bekendste voorbeeld is sneeuw, die de zonnestraling zeer goed reflecteert, maar waarvan de emissiefactor voor warmtestraling praktisch gelijk is aan 1. Ook een ijsbeer straalt niet minder warmte uit dan een donkere beer.

De warmtestraling zoals die bij normale omgevingstemperatuur uitgezonden wordt, ligt voor 95% in een golflengtegebied tussen 6 en 60 μm en de maximale intensiteit ligt bij ongeveer 10 μm . In het algemeen geldt: $\lambda_{\text{max},T} = 0,288/T \text{ cm}$. Hierin is $\lambda_{\text{max},T}$ de golflengte waarbij de straling de maximale intensiteit heeft bij $T\text{K}$. Voor een oppervlaktetemperatuur van 80°C (353 K) is $\lambda_{\text{max},T} = 8,2 \mu\text{m}$; voor 0°C is $\lambda_{\text{max},T} = 10,5 \mu\text{m}$. Dat de straling van de zon haar maximum bij zoveel kortere golflengten heeft is te danken aan de hoge temperatuur (ca. 6000°C) aan de oppervlakte van de zon. De golflengte-intervallen van zonnestraling en warmtestraling overlappen elkaar dus nauwelijks, wat belangrijk is voor de meting.

Door de evenredigheid met T^4 neemt de uitgezonden warmtestraling snel toe met de oppervlaktetemperatuur, zelfs over het betrekkelijk kleine interval van temperaturen waar we onder natuurlijke omstandigheden mee te maken hebben (vergelijking 1.1). De energiebalans van het warme zandoppervlak (figuur 2) laat zien dat de warmtestraling van het niet uitzonderlijk warme zand al dicht bij de intensiteit van de ontvangen zonnestraling komt.

De begripsmatige moeilijkheid bij het werken met warmtestraling is dat men, wat het effect betreft, nooit met absolute intensiteiten te maken heeft, maar altijd met het

verschil tussen de warmtestraling die het betreffende voorwerp (of meetinstrument) uitzendt en de ontvangen warmtestraling. Voor een voorwerp in een gesloten ruimte geldt voor het verlies van de hoeveelheid warmte door straling:

$$\phi = \sigma (T_1^4 - T_2^4) \quad (1.2)$$

waarbij ϕ de areïeke warmtestroom (de warmtestroom per oppervlakteëenheid: W/m^2) is, T_1 de temperatuur van het voorwerp en T_2 die van de wanden van de ruimte. Als $T_1 = T_2$ gebeurt er dus niets waarneembaars, al zijn de energiestromen aanzienlijk. In het dagelijks leven spreken we ook van koudestraling, bij voorbeeld bij een geopende diepvrieskist. Meer correct zouden we eigenlijk over een tekort aan warmtestraling moeten spreken.

Zoals gezegd ligt de emissiefactor voor natuurlijke oppervlakken dicht bij 1. Dirmhirm (1964) vond bij bladeren emissiefactoren tussen 0,94 en 0,99, waarbij de lagere waarden voor sterk glanzende leerachtige bladeren gelden (Gates en Tantraporn, 1952). Een oppervlak met een gecompliceerde structuur zoals een plantendek zal zich steeds als een vrijwel ideale straler (met $\varepsilon = 1$) gedragen. Een holte straalt volgens de elementaire stralingswetten namelijk steeds als een zwart oppervlak, wat ook de eigenschappen van het materiaal zijn. Gesteenten kunnen in een smal golflengtegebied een zeer lage emissiefactor hebben. Kwarts bij voorbeeld heeft tussen 8 en 12 μm een gemiddelde ε van ca. 0,7, terwijl het daarbuiten voor warmtestraling vrijwel 'zwart' is. Een oppervlakte kan dus ook in het infrarode gebied een zekere 'kleur' hebben, d.w.z. reflectie en absorptie zijn afhankelijk van de golflengte. Men kan ook spreken van de effectieve stralingstemperatuur van een oppervlak. Daar bedoelt men mee: het oppervlak straalt evenveel warmte uit als een oppervlak met $\varepsilon = 1$ dat de genoemde temperatuur heeft. Als $\varepsilon < 1$, dan is de effectieve stralingstemperatuur dus lager dan de werkelijke temperatuur.

De meeste stoffen uit het dagelijks leven zijn, zelfs in dunne lagen, niet of weinig doorlatend voor warmtestraling. Glas bij voorbeeld laat de warmtestraling in het geheel niet door en de zonnestraling vrijwel geheel. Een uitzondering vormen sommige plastics. Polytheen heeft een uitstekende transmissie in het verre infrarood en wordt dan ook gebruikt als venster in stralingsmeters. Van oudsher bekend om hun hoge transmissie zijn ook de halogeniden van de alkalimetalen zoals keukenzout. Vensters en prisma's van steenzout worden gebruikt in spectraalapparaten voor het verre infrarood. Lenzen kunnen hiervan ook gemaakt worden, maar men gebruikt dan liever spiegels van opgedampt metaal.

Een stof kan ook ondoorlatend zijn voor licht en de warmtestraling goed doorlaten, bij voorbeeld Germanium. Een glazen spiegel met de zilverlaag op de achterkant kaatst het licht heel goed terug, maar de warmtestralen niet. Voor zonnecollectoren zijn ook wel oppervlakken gemaakt die de zonnestraling sterk absorberen, maar een lage emissie voor warmtestralen hebben (Robinson, 1966). Het bovenstaande verklaart ook waarom een uil niet, zoals wel beweerd wordt, in staat is een muis te zien door diens warmtestraling. Deze straling zou immers het oog moeten passeren, wat onmogelijk is omdat dit hoofdzakelijk uit water bestaat. Een ratelslang kan dit wel (Bullock and Cowles, 1952), maar hier gaat de waarneming via sterk temperatuurgevoelige cellen in de epidermis die een open holte in de kop bekleedt.

1.5.2 De atmosferische warmtestraling

Behalve zonnestraling ontvangt de aarde een aanzienlijke hoeveelheid warmtestraling die wordt uitgezonden door de atmosfeer. In het voorbeeld (figuur 2) was deze warmtestraling 252 W/m^2 terwijl de intensiteit van de zonnestraling 832 W/m^2 bedroeg. Het gaat hier dus om een belangrijke post op de energiebalans. De warmtestraling van de atmosfeer ligt in hetzelfde golflengtegebied als de warmtestraling van de aarde. Merkwaardig genoeg is de atmosferische warmtestraling te danken aan betrekkelijk geringe bijmengsels van de lucht: waterdamp, CO_2 en in mindere mate ozon. De twee voornaamste bestanddelen van de lucht (O_2 en N_2) produceren geen warmtestraling en absorberen deze ook niet. Het spectrum van de atmosferische warmtestraling is een bandspectrum: in bepaalde golflengtegebieden is de straling sterk, in andere zeer zwak. Omdat ook hier weer emissie en absorptie gelijk op gaan, wordt de warmtestraling die de aarde in bepaalde golflengtegebieden emitteert, vrijwel geheel door dunne lagen lucht geabsorbeerd. In andere golflengtebanden wordt vrijwel niets geabsorbeerd en verdwijnt de warmtestraling die door de aarde wordt uitgezonden, vrijwel onveranderd in de interstellaire ruimte. Een belangrijk 'venster' bevindt zich tussen 8 en $12 \mu\text{m}$ waar de atmosfeer volledig transparant is en waar de warmtestraling van de aarde toevallig ook het sterkst is.

In de atmosfeer vindt dus een gecompliceerd samenspel plaats van emissie en absorptie van warmtestraling in alle richtingen. Deze processen bepalen mede de temperatuurverdeling van de atmosfeer. Ze hebben ook als effect dat de aarde, dank zij de kleine hoeveelheden H_2O , CO_2 en O_3 in de atmosfeer, een veel hogere oppervlaktetemperatuur kan hebben, gemiddeld 15°C , dan dit met een atmosfeer zonder deze gassen het geval zou zijn (ca. -20°C).

De atmosferische warmtestraling, zoals die aan het aardoppervlak ontvangen wordt, is voor een groot deel afkomstig uit de onderste luchtlagen. Sellers (1965) geeft een voorbeeld van metingen waarbij 58,9% van de ontvangen atmosferische straling geëmitteerd werd door de onderste 100 meter van de atmosfeer. Het is dan ook te begrijpen dat uit de temperatuur en vochtigheid van de lucht op ooghoogte al een vrij goede schatting gemaakt kan worden van de totaal ontvangen atmosferische warmtestraling. De emissie van warmtestraling door gassen volgt dezelfde evenredigheid met T^4 , die ook voor een vast oppervlak geldt. Hoewel waterdamp de belangrijkste bijdrage levert aan de warmtestraling van de atmosfeer, zijn er door Swinbank (1963) theoretische argumenten gegeven voor de opvatting dat, binnen de grenzen waartussen de concentratie van de waterdamp in de atmosfeer varieert, deze slechts een geringe invloed kan hebben op de intensiteit van de atmosferische warmtestraling die aan de aardoppervlakte ontvangen wordt.

Swinbank (1963) geeft de volgende betrekking:

$$R_{\text{atm}} = 1,214 \cdot \sigma \cdot T^4 - 171 \text{ W/m}^2 \quad (1.3)$$

waarbij T de luchttemperatuur (in K), R_{atm} de atmosferische warmtestraling, $\sigma \cdot T^4$ de uitstraling van een zwart lichaam bij de luchttemperatuur is. Hieruit leidt Monteith (1973) de volgende benadering af:

$$R_{\text{atm}} = \sigma \cdot T^4 - 107 + t_1 \quad (1.4)$$

Hierin is t_1 de luchttemperatuur in °C, T is de luchttemperatuur in K. De uitdrukking zegt dus dat de atmosferische straling bij een luchttemperatuur van bijvoorbeeld 10°C, $107 - 10 = 97 \text{ W/m}^2$ lager is dan de uitstraling van een zwart lichaam bij 10°C.

Een andere formule is die van Brunt (1932). Deze houdt wel rekening met de hoeveelheid waterdamp in de lucht en luidt als volgt:

$$R_{\text{atm}} = (0,53 + 0,06\sqrt{e}) \cdot \sigma \cdot T^4 \quad (1.5)$$

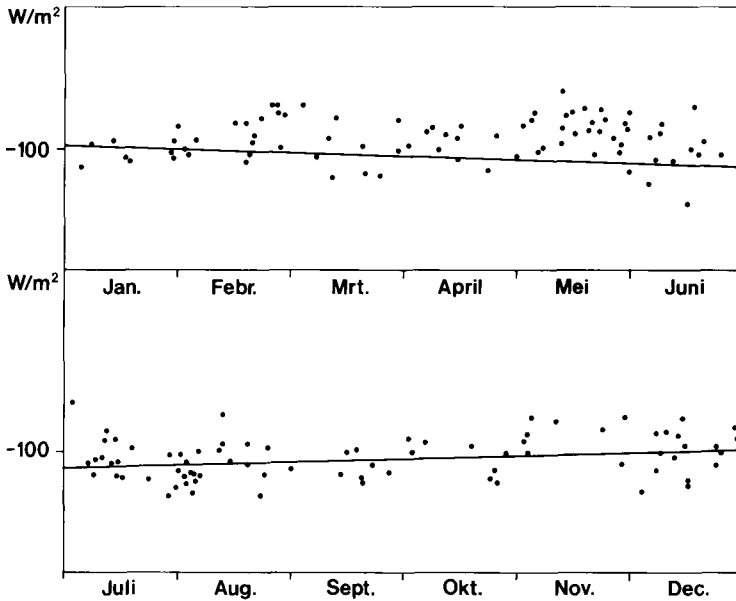
Hierin is e de waterdampspanning in mbar. Deze betrekking lijkt bij zeer lage of hoge vochtigheden van de lucht wat betere resultaten te geven dan die van Swinbank.

Uiteraard kunnen deze betrekkingen slechts gemiddelde waarden geven; ze houden er geen rekening mee dat de temperaturen in de hogere luchtlagen veel hoger of lager kunnen zijn dan gemiddeld bij een bepaalde luchttemperatuur op ooghoogte te verwachten is. Wartena c.s. (1973) heeft de formules van Swinbank en Brunt uitvoerig getest. Hij vond dat de beste resultaten met de formule van Brunt verkregen werden door in verschillende maanden van het jaar verschillende constanten te gebruiken.

Monteith (1973) leidt af dat de sterkte van de atmosferische straling bij onbewolkte hemel gevonden kan worden door de effectieve stralingstemperatuur van de hemel te meten onder een elevatiehoek van 37°. Met andere woorden door de atmosfeer te vervangen door een koepel van de temperatuur van dit deel van de hemel.

In figuur 3 zijn enkele van dergelijke metingen samengebracht die zijn uitgevoerd met een stralingsthermometer zoals beschreven in hoofdstuk 4.2. De lijn in deze figuur geeft de waarschijnlijkste waarde volgens de formule van Swinbank, rekening houdend met de gemiddelde luchttemperatuur rond het middaguur van de betreffende maand. Gemiddeld is er een goede overeenkomst, maar zoals te verwachten was, kunnen vrij grote afwijkingen optreden. Bij voorbeeld in mei wanneer koude en schone polaire lucht aangevoerd wordt (ijsheiligen), is de temperatuur van de hemelkoepel veel lager dan de formule doet verwachten. Hierbij is nog te bedenken dat de betrekkingen die hierboven gegeven werden, zijn afgeleid uit metingen in heldere nachten, wanneer de temperatuur bij de grond lager is dan op grotere hoogte. Overdag is het omgekeerde het geval en het is dan te verwachten dat de straling van de atmosfeer wat lager zal zijn dan de formules aangeven, zoals ook blijkt uit figuur 3, die is getekend naar aanleiding van metingen overdag.

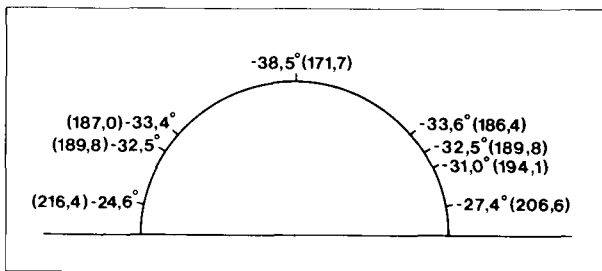
Wat de straling betreft zouden we de situatie bij heldere hemel dus kunnen nabootsen door een grote glazen koepel die al het zonlicht doorlaat, maar waarvan de temperatuur enige tientallen graden lager is dan de luchttemperatuur. De temperatuur van de koepel is niet overal even laag. De laagste temperaturen vinden we in het zenith; van daar af neemt de temperatuur van de koepel eerst langzaam en daarna sneller toe met het verminderen van de elevatiehoek. Figuur 4 geeft metingen op een koude novemberdag. De aangegeven temperatuur van de koepel duidt men ook wel aan met effectieve stralingstemperatuur van de hemel in deze richting. Men kan de term ook op de totale warmtestraling van de atmosfeer toepassen. De totale warmtestraling van de atmosfeer ontvangen door een horizontaal vlak is volgens het bovenstaande gelijk aan de waarde die bij een elevatiehoek van 37° wordt opgegeven en de effectieve stralingstem-



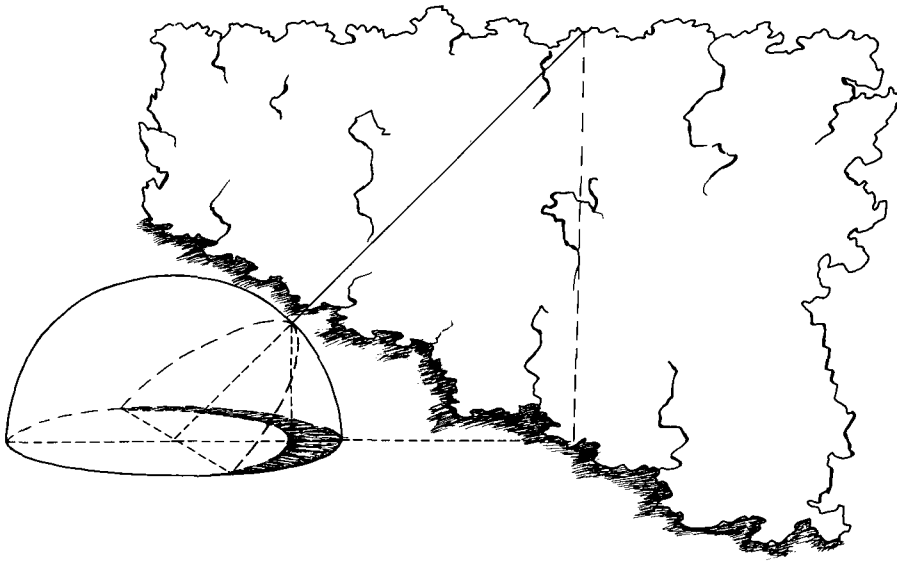
Figuur 3. Verschil tussen de ontvangen atmosferische warmtestraling en de uitstraling van een horizontaal vlak op luchttemperatuur, bij onbewolkte hemel. De getrokken lijn geeft aan wat gemiddeld te verwachten is volgens de formule van Swinbank.

peratuur van de atmosfeer als geheel is $-32,5^{\circ}\text{C}$: de totale atmosferische warmtestraling, die door een horizontaal oppervlak wordt ontvangen, is even sterk als wanneer de koepel een uniforme temperatuur van $-32,5^{\circ}\text{C}$ zou hebben. De warmere delen van de hemelkoepel die dicht bij de horizon liggen, dragen relatief weinig bij aan de totale atmosferische warmtestraling die op een horizontaal vlak wordt ontvangen.

Het bovenstaande geldt voor een onbewolkte hemel. Een ijle hoge cirrus heeft weinig invloed op de atmosferische warmtestraling. Een dicht wolkendek straalt vrijwel als een zwart lichaam. Vooral wanneer de wolken laag hangen verschilt de temperatuur



Figuur 4. Effectieve stralingstemperatuur van de hemelkoepel in verschillende richtingen. De getallen tussen haakjes geven $\sigma \cdot T^4$ (in W/m^2) voor de betreffende temperatuur. Datum: 11 november 1978, 11.00 h, luchttemperatuur $0,5^{\circ}\text{C}$, onbewolkt.



Figuur 5. Constructie die aangeeft welk gedeelte van de door de heg uitgezonden warmtestraling door een horizontaal oppervlak ontvangen wordt en welk gedeelte van de atmosferische warmtestraling onderschept, resp. ontvangen wordt. De betreffende fracties worden aangegeven door het zwart gemaakte resp. wit gelaten gedeelte van de cirkel.

aan de wolkenbasis niet veel van de luchttemperatuur op ooghoogte, vaak slechts twee tot drie graden.

1.5.3 De warmtestraling in ruimtelijk gecompliceerde situaties

In vlak open terrein is voor de oppervlakte van de bodem of voor ieder ander horizontaal oppervlak de enige bron van warmtestraling de hemelkoepel. Als er een obstakel is, bij voorbeeld een heg of een muur die de hemelkoepel gedeeltelijk afschermt, dan wordt een deel van de atmosferische warmtestraling onderschept en daarvoor in de plaats komt de warmtestraling van het obstakel dat een veel hogere temperatuur heeft dan de onbewolkte hemel.

Aan de voet van een muur of een heg is de situatie eenvoudig: de helft van de totale straling van de hemel wordt afgeschermd. In de situatie van figuur 4 zou dit betekenen dat aan atmosferische warmtestraling wordt ontvangen $0,5 \cdot 189,8 \text{ W/m}^2 = 94,9 \text{ W/m}^2$. Als de muur de luchttemperatuur heeft, wordt van de muur ontvangen $0,5 \cdot 317 \text{ W/m}^2 = 158,5 \text{ W/m}^2$. Er is dus een winst aan warmtestraling van $63,6 \text{ W/m}^2$, wat vooral 's nachts niet onbelangrijk is. Op enige afstand van de muur neemt de invloed daarvan sterk af. Denken we ons de hemelkoepel als een halve bol, dan gaat het om het gedeelte dat afgeschermd wordt en de projectie daarvan op het grondvlak (figuur 5).

Voor een 'oneindig' lange muur waarvan de bovenkant gezien wordt onder een elevatiehoek van 45° , is de oppervlakte A van de betreffende projectie:

$$A = (1 - \cos 45^\circ)/2 = 0,15 \quad (1.6)$$

waarbij de oppervlakte van het grondvlak van de halve bol op 1 m^2 gesteld wordt. De projectie van het niet afgeschermd deel $(1 - A)$ wordt effectieve uitstraling genoemd. Als de muur weer de luchttemperatuur heeft, wordt in punt C aan warmtestraling van de muur ontvangen: $0,15 \cdot \sigma \cdot T^4 \text{ W/m}^2$, voor $T = 0,5^\circ\text{C}$ wordt dit $0,15 \cdot 317 \text{ W/m}^2$. De onderschepte hemelstraling is niet zo gemakkelijk exact te berekenen maar nemen we als benadering dat de hemelkoepel in dit segment een gemiddelde temperatuur heeft van -30°C , dan geldt dat de onderschepte atmosferische straling gelijk is aan: $0,15 \cdot 198 \text{ W/m}^2$. De winst die de muur geeft is dan $0,15 \cdot (317 - 198) \text{ W/m}^2$.

Een ander veel voorkomend geval is een open plek in het bos (figuur 8). Nu ziet men vanuit het centrum van de open plek juist het koudste deel van de hemel. Hebben de bomen een hoogte h en is de straal r van de cirkelvormige open plek hieraan gelijk, dan is het vrije gezichtsveld vanuit het centrum een kegel met een openingshoek van 90° . De projectie van de open plek heeft dan een relatieve oppervlakte van $\sin^2(45^\circ) = 0,5$. (Dat de 'effectieve uitstraling' hier een waarde 0,5 heeft betekent niet dat de uitstraling de helft is van die in het open veld.) De hier gegeven redenering is natuurlijk in alle mogelijke situaties toe te passen; het gaat er steeds om een halve bol over het betreffende vlakje aan te brengen en het afgeschermd deel op het grondvlak te projecteren (Eckert, 1959). Een verticaal oppervlak ontvangt bij voorbeeld de helft van de atmosferische warmtestraling plus de helft van de warmtestraling die de bodemoppervlakte uitstraalt.

De redenering is ook toe te passen op gereflecteerde zonnestraling, zolang de reflectie maar diffuus is. Een verticaal vlak (b.v. een boomstam) ontvangt de helft van de zonnestraling die door het aardoppervlak gereflecteerd wordt. Een helling van 30° ontvangt $100\% \cdot (1 - \cos 30^\circ)/2 = 7\%$ van de straling die door het vlakke terrein eromheen gereflecteerd wordt en ook 7% van de uitgestraalde warmte.

1.5.4 De nettostraling

*'Das Gute, dieser Satz steht fest, ist stets
das Böse was man lässt.'*
Wilhelm Busch

Men kan de energiebalans zoals die eerder werd gegeven, vereenvoudigen door alle stralingstermen samen te nemen. Het saldo wordt dan de nettostraling genoemd. De nettostraling kan direct gemeten worden met een stralingsbalansmeter (paragraaf 4.2.4), al zijn continue registraties nog schaars. Het is een zeer goed uitgangspunt voor allerlei beschouwingen over warmte en waterhuishouding, vooral wanneer het wat grotere homogene gebieden betreft. Doordat het meetinstrument voor de meting van de stralingsbalans naar boven en naar beneden een openingshoek heeft van 180° , geeft het een gemiddelde over een vrij groot oppervlak. Metingen van dit type hebben alleen zin wanneer men in een dergelijk gemiddelde geïnteresseerd is. Men kan ook van de kortgolvlige nettostraling spreken wanneer men alleen het verschil tussen ontvangen en gereflecteerde zonnestraling bedoelt; dit is ook direct te meten. Evenzo kan men over de nettostraling in de lange golflengten spreken.

De nettostraling is de hoeveelheid energie die beschikbaar is voor de verwarming van de bodem en de lucht en voor de verdamping. Het zal duidelijk zijn dat de nettostraling van punt tot punt sterk kan verschillen en dat een oppervlak dat sterk wordt verwarmd in de zon, een geringe nettostraling ontvangt en, omgekeerd, een sterk verdampend gewas met dezelfde albedo dat koel blijft, een hoge nettostraling. Zo is ook bij sterke wind de netto ontvangen straling voor b.v. een stuifzand groter dan bij dezelfde zonnestraling en zwakke wind, waardoor het oppervlak sterk verwarmd wordt. In het voorbeeld (figuur 2) zou de oppervlaktetemperatuur bij wat sterkere wind gemakkelijk kunnen dalen tot 10°C boven de luchttemperatuur. De warmte-emissie van het oppervlak zou dan afnemen van 629 tot 541 W/m². Dat wil zeggen de nettostraling zou toenemen met 88 W/m². Stond op dezelfde plaats gras (met dezelfde reflectiviteit als het zand) waarvan de temperatuur aan de oppervlakte van de vegetatie slechts 2°C boven de luchttemperatuur was, dan bedroeg de warmte-emissie slechts 488 W/m² en was de nettostraling 141 W/m² hoger dan bij het warme stuifzand.

Voor de warmtehuishouding van de atmosfeer als geheel is de nettostraling een zeer belangrijke grootte waarvan ook kaarten zijn gemaakt (Budyko, 1974). Menselijke activiteiten kunnen de nettostraling van het aardoppervlak sterk beïnvloeden en bij beschouwingen over klimaatbeïnvloeding door de mens spelen deze processen een grote rol. De nettostraling (R_{net}) kan overdag als volgt worden geschreven:

$$R_{net} = R_z - R_r + R_{atm} - R_{em} \quad (1.7)$$

waarin R_z de zonnestraling is, R_r de gereflecteerde zonnestraling, R_{atm} de atmosferische warmtestraling en R_{em} de geëmitteerde warmtestraling. R_z en R_{atm} zijn hier energie-inkomsten omdat ze altijd naar het aardoppervlak toe gericht zijn, R_r en R_{em} uitgaven omdat ze altijd ervanaf gericht zijn.

R_{atm} is vrijwel altijd geringer dan R_{em} , slechts bij hoge uitzondering is $R_{atm} > R_{em}$, bij voorbeeld als zich warme lucht met een zware bewolking boven een koud oppervlak bevindt. R_z is altijd groter dan R_r , maar bij een oppervlak met een hoge albedo (sneeuw) kan het verschil zo klein zijn dat ook bij vrij sterke zonnestraling R_{net} negatief is. 's Nachts is $R_{net} = R_{atm} - R_{em}$.

Voor de totale energiebalans kan worden geschreven (figuur 2): $R_{net} + L + B + E = 0$, waarbij alle termen zowel positief als negatief kunnen zijn. Uiteraard kunnen ze niet allemaal tegelijk hetzelfde teken hebben. Veel voorkomende situaties zijn: R_{net} positief, L en B negatief, E negatief of nul (bij sterke zonnestraling); R_{net} negatief, L en B positief, E positief of nul ('s nachts).

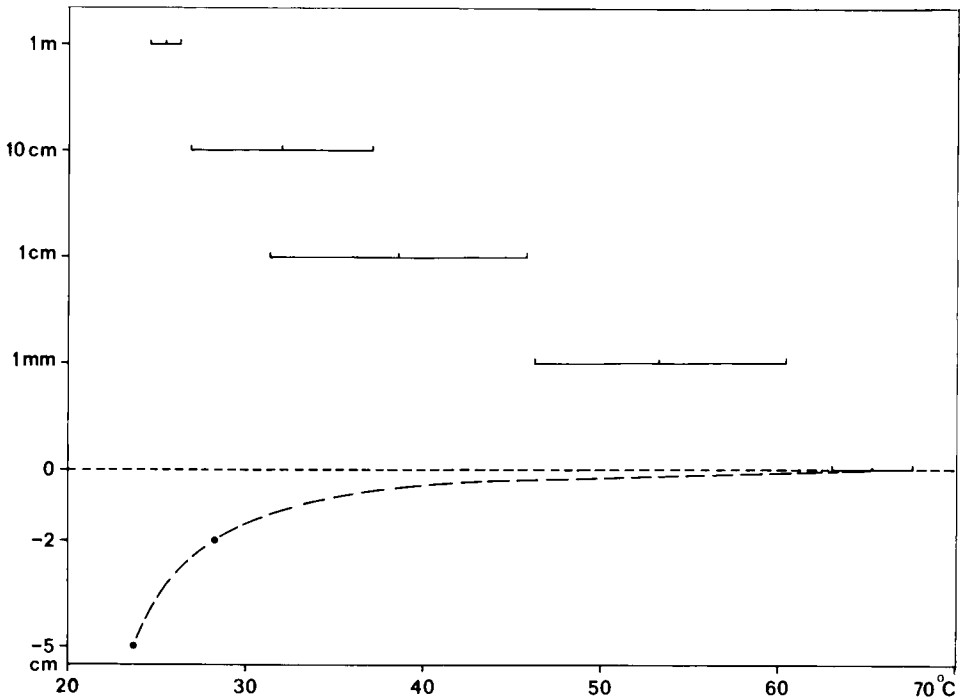
Voor het teken wordt uitgegaan van het bodemoppervlak, dus L is negatief als het oppervlak warmte aan de lucht afgeeft, B is negatief als de warmtestroom van het oppervlak de bodem in gericht is. E is negatief als door verdamping water aan de lucht wordt afgegeven en positief bij condensatie aan het oppervlak (dauw, rijp).

1.6 De warmteoverdracht aan de lucht

'Die Lufttemperatur welche in nächster Nähe über dem Boden herrscht... ist eigentlich eine Rückgabe von Wärme aus der Bodenoberfläche.'

G. Kraus (1911)

Het proces van de warmteoverdracht van de oppervlakte van de bodem aan de lucht is te begrijpen uit figuur 6, waar in detail het verloop van de temperatuur boven en onder de oppervlakte is weergegeven. In de bodem is er een zeer snelle temperatuurval en daarboven ook. De temperatuur aan de oppervlakte schommelt slechts weinig, ongeveer $4,5^{\circ}\text{C}$ tijdens een minuut waarnemen. Op 1 mm boven de bodem is de toestand heel anders. De gemiddelde temperatuur van de lucht is hier 53°C , 12°C beneden de temperatuur van de oppervlakte, maar de extreme waarden liggen 15°C uit elkaar, weer tijdens een minuut waarnemen. Op 1 cm hoogte ligt de gemiddelde temperatuur nog ca. 15°C lager en de uitersten liggen ca. 12°C uit elkaar. Tussen 1 cm en 10 cm hoogte is de temperatuurval slechts $5,5^{\circ}\text{C}$ en er is een duidelijke overlap tussen deze niveaus wat betreft de temperatuurfluctuaties, die op 10 cm hoogte nog 10°C bedra-



Figuur 6. Temperaturen boven en onder de oppervlakte van een door de zon verwarmde bodem. De horizontale lijnen geven de temperatuurfluctuaties binnen een minuut waarnemen.

gen. We kunnen, gesteund door wat we in de literatuur over warmteoverdracht (Geiger, 1961) vinden, ons hieruit de volgende voorstelling maken. Vlak bij het oppervlak, a.h.w. eraan gekleefd, bevindt zich een dun laagje stilstaande lucht, waarvan de temperatuur sterk afneemt met de hoogte. Hierin vindt warmteoverdracht door geleiding plaats, door botsingen tussen luchtmoleculen. Daarboven treden wervelingen op en maken zich geleidelijk pakketjes hete lucht los, die weer vervangen worden door koudere, wat zich uit in sterke temperatuurfluctuaties. Dat de temperatuuramplituden van 1 mm en 1 cm hoogte elkaar niet overlappen, wijst erop dat nooit direct lucht onveranderd van het ene niveau in het andere terecht komt, met andere woorden de menging is nog gering en over kleine afstanden verliezen de luchtpakketjes hun identiteit. Tussen 1 cm en 10 cm is de temperatuurval veel geringer dan tussen 1 mm en 1 cm. Dit en de sterke overlap van de gemeten temperaturen wijzen op een veel betere menging. Van 10 cm tot 1 m is de temperatuursprong ruwweg even groot als van 1 cm tot 10 cm. Het effect van het warme oppervlak is hier niet meer duidelijk.

Het belangrijkste punt dat we ons als biologen naar aanleiding van het bovenstaande moeten realiseren, is het volgende. Vlak bij de grond treden enorme gradiënten op. Dit geldt niet alleen voor de temperatuur boven een verhit oppervlak, maar ook bij voorbeeld voor het verloop van het vochtgehalte in de lucht boven een nat oppervlak. De lucht in de onderste centimeters heeft wat beweeglijkheid, temperatuur en vochtigheid betreft geheel andere eigenschappen dan die op grotere hoogte. Een klein organisme dat op de grond leeft, bevindt zich in een gebied waarin op een schaal van zijn eigen afmetingen al enorme temperatuursprongen optreden, zodat luchttemperatuur en vochtigheid in zijn omgeving niet eenvoudig te definiëren of te meten zijn. De zandloopkever *Cicindela hybrida* zont zich 's morgens zo dicht mogelijk tegen het warme zand gedrukt. Als de temperatuur van het zand boven 40°C stijgt, verheft hij zich op zijn poten zodat het lichaam 8 mm boven het oppervlak komt (Dreisig, 1980). Zelfs de rups van de sint-jansvlinder zagen we wellicht niet geheel zinloze pogingen in deze richting doen.

Boven het niveau waarop we gemeten hebben gaat het proces van opwaarts transport van warme lucht en neerwaarts transport van koudere luchtmassa's op steeds grotere schaal voort. De opstijgende luchtmassa's worden steeds groter en behouden hun identiteit over steeds grotere afstanden. Tenslotte ontstaan zuilen en bellen van opstijgende warme lucht die een doorsnede van tientallen tot honderden meters hebben. In de loop van een zonnige dag plant de verwarming van de atmosfeer zich op deze manier tot op steeds grotere hoogte voort. Hierbij ontstaan stijgwinden met een snelheid van enige m/s (Fuchs 1933). Hier staan uiteraard ook dalende luchtbewegingen tegenover. Bij de grond worden die op zonnige dagen met zwakke wind waargenomen als plotse linge windvlagen die de temperatuur doen dalen. Opstijgende luchtstromingen van grotere omvang hebben de neiging op vaste plaatsen te ontstaan, bij voorbeeld op de grens van droog warm terrein met vochtig koel terrein. Op grote schaal gezien hebben boven land de opstijgende luchtstromingen dikwijls de overhand en boven zee of andere grote wateroppervlakten de dalende.

De realiteit van de opstijgende luchtstromingen wordt duidelijk gedemonstreerd door schroevende roofvogels en andere thermiekvliegers zoals ooievaars. Hankin (Scorer 1954, Cone 1962) wees er al in 1913 op hoe er in India in de loop van de morgen een vaste volgorde is waarin verschillende soorten thermiekvliegers het luchtruim kie-

zen, de lichtere zwarte wouwen het eerst, de zwaardere gieren later (Brown 1976). Ooievaars en veel roofvogels die van opstijgende luchtstromen gebruik maken, zijn op de trek aan land gebonden.

De stijgende luchtstromen op kleine schaal worden zichtbaar gemaakt door jonge wolfspinnen die op mooie herfstdagen vanaf een hoog punt, bij voorbeeld een dorre stengel, fijne spindraden uitstoten. Ze laten los wanneer een stijgende luchtbeweging de draad omhoogtrekt. Gilbert White schrijft al: 'Small spiders which swarm in the fields in autumn and have a power of shooting out webs from their tails so as to render themselves buoyant and lighter than air'. Vugts en van Wingerden (1976) vonden dat dit aëronautisch gedrag optrad bij zwakke wind en wanneer de atmosfeer een zekere mate van onstabieleit had bereikt.

De verwarming van de atmosfeer vanaf de bodem plant zich in de loop van de dag tot op honderden meters voort. De temperatuurgradiënt wordt daarbij steeds geringer totdat ze gelijk wordt aan de adiabatiese gradiënt van $10^{\circ}\text{C}/\text{km}$. De toestand van de atmosfeer is dan neutraal, dat wil zeggen, lucht van lagere niveaus heeft dan geen neiging naar hogere niveaus te stijgen. Doordat de luchtdruk naar boven toe afneemt zou een luchtmasa die zich adiabatiese, dus zonder warmte op te nemen of af te geven, naar boven verplaatst, uitzetten en per 100 m stijging 1°C in temperatuur dalen (McIntosh & Thom, 1978).

De thermiese convectie is uiteraard afhankelijk van de intensiteit van de zonnestraling en van de aard van het terrein, sterk boven droge grond, minder sterk waar een sterk verdampend gewas een groot deel van de ontvangen energie voor verdamping gebruikt, of geheel afwezig zoals 's nachts.

Hoe belangrijk het proces van thermiese convectie ook is, het is niet het enige dat verantwoordelijk is voor menging en transport in de atmosfeer.

Het andere steeds werkzame proces is de dynamiese convectie die ontstaat door de wind. De wind is geen laminaire stroming, waarbij de lucht evenwijdig aan de aardoppervlakte stroomt, maar een turbulente, waarbij voortdurend wervelingen optreden. Ook tengevolge van de wind treden dus stijgende en dalende luchtbewegingen op, al zijn ze minder duidelijk gestructureerd en plaatsgebonden, van geringere omvang en veel sterker wisselend dan bij de thermiese convectie. Een vogel kan er geen gebruik van maken voor zweefvluchten, behalve waar de luchtstroming gestuurd wordt door landschapselementen zoals een duinenrij of een bosrand, maar dat heeft niet direct met turbulentie te maken.

In eerste instantie kunnen we zeggen dat de sterkte van dit uitwisselingsproces toeneemt met de windsnelheid en daardoor ook met de hoogte boven het aardoppervlak. Al naar de herkomst en de voorgeschiedenis van de luchtmasa kan ook bij dezelfde windsnelheid de turbulentiegraad sterk verschillen. Zo kan ondanks droogte en harde wind zand soms toch slechts tot op geringe hoogte opwarrelen. De wind is in zo'n geval minder vlagerig: richting en snelheid variëren slechts weinig.

Thermiese en dynamiese convectie werken uiteraard samen, maar het is wel zo dat het ene of het andere proces domineert, waarbij met toenemende verwarming van het aardoppervlak een vrij scherpe omslag optreedt van dynamiese naar thermiese convectie. Als de thermiese convectie domineert, heeft de wind weinig invloed op de sterkte van het uitwisselingsproces. Op enige hoogte boven het aardoppervlak is de effectiviteit van het turbulente uitwisselingsproces vele honderden malen groter dan de

processen van moleculaire diffusie en warmtegeleiding die in stilstaande lucht het transport van respectievelijk waterdamp en warmte bepalen. De turbulente uitwisseling is het proces dat vrijwel geheel voor het transport in verticale richting in de atmosfeer verantwoordelijk is. Zonder dit transportmechanisme zouden niet alleen warmte en waterdamp niet afgevoerd, maar bij voorbeeld het koolzuur voor de assimilatie ook niet aangevoerd worden.

De uitwisseling heeft niet alleen grote betekenis voor het transport van warmte en gasvormige componenten van de lucht, maar ook van zwaardere objecten zoals zaden en sporen en bij voorbeeld kleine insecten. Dat vooral lichtere zaden en sporen of pollenkorrels enorme afstanden kunnen afleggen, is daaraan te danken dat een deel ervan 'geluk' heeft en in een stijgende luchtbeweging van thermische of dynamische oorsprong terecht komt (Geiger, 1961). Een interessant voorbeeld hiervan leverde de verbreiding van de moerasandijvie (*Senecio congestus*) vanuit de enorme velden van deze plant die zich in de jaren vijftig en zestig in de nieuwe IJsselmeerpolders vormden. In enkele jaren verbreidde de soort zich over het hele land en kwam daarbij terecht op geïsoleerde plekken die tientallen kilometers van de dichtstbijzijnde groeiplaats verwijderd waren (Bakker, 1960). De daalsnelheid van deze zaden is 0,16 m/s, zodat een zaad dat op 1 m hoogte los komt van de plant, in een laminaire stroming ten hoogste enige tientallen meters kan afleggen. Waar veel zaad geproduceerd wordt, is het verticale transport ook vaak direct waarneembaar. Voor sporen is het verticale transport nog veel sterker. Ze worden op duizenden kilometers van de bron in de atmosfeer gevonden (Van Zanten, 1979).

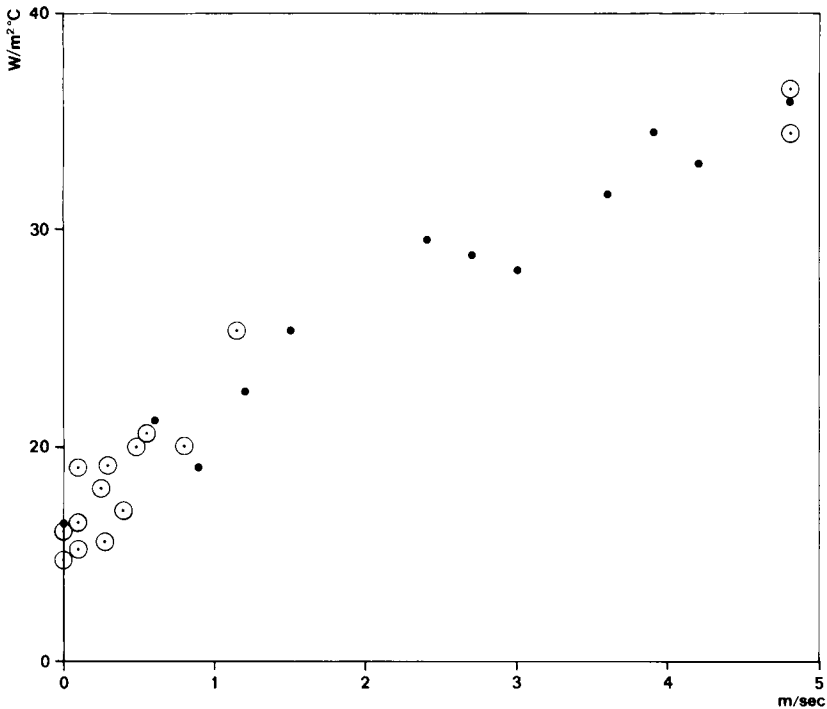
De hoeveelheid warmte die een verhit bodemoppervlak aan de lucht afgeeft (L), is afhankelijk van het temperatuurverschil oppervlakte-lucht (Δt) en van de windsnelheid. De sterkte van dit warmteoverdrachtproces kan men karakteriseren door de warmteoverdrachtscoëfficiënt α (in $W/(m^2 \cdot K)$), gedefinieerd als:

$$L = \alpha \cdot \Delta t \quad (1.8)$$

Hier is L de hoeveelheid warmte die aan de lucht wordt afgegeven (W/m^2) en Δt is het temperatuurverschil tussen de bodemoppervlakte en de lucht op een niveau, waar de temperatuur niet meer sterk met de hoogte verandert, dus bij voorbeeld 1,50 m. In het behandelde voorbeeld (figuur 2) geldt dus: $\alpha = (168 W/m^2)/(22,2 K) = 7,57 W/(m^2 \cdot K)$.

De wind heeft een grote invloed op de overdracht van warmte van de bodemoppervlakte aan de lucht: 'die Grenzschicht wird weggewischt' (Geiger, 1961). Raman (1936) vond een verband tussen de warmteoverdrachtscoëfficiënt en de windsnelheid op 1,20 m hoogte voor kale grond in India (figuur 7). Naast metingen van Raman zijn hier ook enkele eigen metingen weergegeven, waarbij de warmteoverdrachtscoëfficiënt uit de energiebalans van de bodemoppervlakte berekend werd. Bij windstilte bereikt α een basiswaarde van ongeveer $5,6 W/(m^2 \cdot K)$. We spreken dan van vrije convectie: de drijvende kracht voor het warmtetransport wordt geheel door het temperatuurverschil geleverd. Voor dit geval beschikken we ook over gegevens uit de technische literatuur. Voor een niet te klein horizontaal oppervlak (diameter > 1 m) geldt dan:

$$\alpha = 1,78 \cdot \sqrt[3]{\Delta t} \quad (1.9)$$



Figuur 7. Warmteoverdrachtcoëfficiënt voor een warm bodemoppervlak in afhankelijkheid van de windsnelheid op 2 cm hoogte. Punten naar Raman (1936), open cirkels naar Stoutjesdijk.

Voor $\Delta t = 40^\circ\text{C}$ geeft dit $\alpha = 6,2 \text{ W}/(\text{m}^2 \cdot \text{K})$, wat in goede overeenstemming is met de veldwaarnemingen, wanneer we in aanmerking nemen dat lage waarden van α steeds met hoge waarden van Δt gemeten werden (zie verg. 1.14).

Over warmteoverdracht van objecten met een beperkte omvang bestaat een uitgebreide technische literatuur (Monteith, 1973; Eckert, 1959). Men gaat hierbij van de volgende experimentele gegevens uit. Als lucht in laminaire stroming over een vlak object (bij voorbeeld een blad) strijkt, dan kan deze stroming laminair blijven doch de snelheid aan het oppervlak is nul en neemt evenredig met de hoogte toe, zodat op korte afstand van het object de lichtsnelheid weer gelijk is aan die in de vrije stroming. De dikte van deze grenslaag neemt geleidelijk toe vanaf het begin van het object in de richting van de luchtstroom. Het warmtetransport door deze laminaire grenslaag vindt plaats door echte geleiding, d.w.z. als door een laag stilstaande lucht. De luchtlagen met verschillende snelheid nabij het oppervlak schuiven als het ware over elkaar heen. Wat geldt voor de snelheid van de lucht geldt mutatis mutandis ook voor de temperatuur, wanneer het object warmer of kouder is dan de lucht in de vrije stroming. Voor het warmtetransport door geleiding geldt dan:

$$L = \frac{\lambda}{d} \Delta t \quad (1.10)$$

Hierin is λ de warmtegeleidingscoëfficiënt van de lucht (0,0258 W/(m·K)) en d is de dikte van de grenslaag (in m). Als $d = 3$ mm en $\Delta t = 10$ K, dan is $L = 86$ W/m². De waarde van de warmteoverdrachtscoëfficiënt is hier $\lambda/d = 8,6$ W/(m²·K) en het temperatuurverschil Δt is hier scherp gedefinieerd, n.l. als het verschil in temperatuur tussen het oppervlak en de vrije stroming.

Bij niet al te lage windsnelheden kan de stroming op enige afstand van de rand van het object omslaan van laminair in turbulent. Daarbij blijft een zeer dunne grenslaag over waarin de stroming nog steeds laminair is; daarboven is de luchtbeweging turbulent en boven de turbulente grenslaag is weer de vrije stroming waarin de windsnelheid en eventueel ook de temperatuur niet meer veranderen. In de laminaire laag veranderen de snelheid van de lucht, de temperatuur en andere grootheden sterk met de afstand tot het oppervlak, in de turbulente laag daarboven veel minder sterk. In dit geval is de dikte van de laminaire grenslaag in de orde van enkele tiende millimeters, van de turbulente grenslaag enkele millimeters. Eckert (1959) geeft uitvoerige aanwijzingen hoe men uit de windsnelheid en de dimensie van het object de aard (turbulent of laminair) en de dikte van de grenslaag kan uitrekenen en daaruit de warmteoverdrachtscoëfficiënt. Vanwege de beperkte toepasbaarheid op de situatie in de natuur vermelden we hier slechts de volgende bijzonderheden.

Als een laminaire luchtstroom met snelheid u over een vlakke plaat stroomt, dan geldt voor de warmteoverdrachtscoëfficiënt op een afstand l van de rand, gerekend in de stromingsrichting:

$$\alpha = 2,15 \cdot \sqrt{\frac{u}{l}} \quad (1.11)$$

De warmteoverdrachtscoëfficiënt neemt dus af met de afstand tot de rand, terwijl omgekeerd de dikte van de grenslaag toeneemt.

Door integratie vindt men dat de gemiddelde waarde van α over de gehele strook met breedte l tweemaal zo groot is: $4,30 \cdot \sqrt{u/l}$. Voor erg kleine objecten gaat verg. 1.11 niet op (zie 3.1.3).

Voor een bol worden soortgelijke waarden opgegeven, bij voorbeeld:

$$\alpha = 0,0516/2r + 3,86 \cdot \sqrt{\frac{u}{2r}} \quad (1.12)$$

waarbij r de straal van de bol is.

In beide gevallen kan, wanneer het produkt van u en l een bepaalde kritische waarde overschrijdt, in een overigens laminaire stroming turbulentie optreden waarbij α hoger ligt.

Ook kan de hoofdstroming vooral vlak bij het aardoppervlak en in de vegetatie turbulent zijn. In dat geval kan α aanzienlijk groter zijn dan in een laminaire stroming. Kowalski en Mitchell (1976) vonden voor een bol dat bij een hoogte boven de grond gelijk aan de diameter van de bol de waarde van α gemiddeld 1,8 maal hoger was dan in een vrije stroming; bij een hoogte van 10 maal de diameter was de factor 1,3.

Bij geheel stilstaande lucht wordt de drijvende kracht voor de warmteoverdracht ge-

heel geleverd door het temperatuurverschil Δt tussen het oppervlak en de lucht (vrije convectie). Dan geldt voor een horizontaal oppervlak, wanneer de afmetingen en het temperatuurverschil met de omgeving niet te groot zijn zodat een laminaire stroming ontstaat:

$$\alpha = 4,57 \sqrt[4]{\frac{\Delta t}{l}} \quad (1.13)$$

Als de stroming turbulent is, wat het geval is bij grotere oppervlakken en een hoge waarde van Δt , dan geldt:

$$\alpha = 1,78 \cdot \sqrt[3]{\Delta t} \quad (1.14)$$

Deze waarden gelden als gemiddelde voor de bovenzijde van een oppervlak dat warmer is dan de lucht of de onderzijde van een oppervlak dat kouder is dan de lucht. In het omgekeerde geval is de waarde van α ongeveer half zo groot als door verg. 1.13 en 1.14 gegeven wordt.

Voor een bol geldt:

$$\alpha = 0,0516/2r + 1,550 \sqrt[4]{\frac{\Delta t}{2r}} \quad (1.15)$$

Steeds geldt dat u in m/s en l en r in m genomen worden. Bovenstaande waarden zijn slechts bedoeld om een indruk van de grootte van α te geven. Hiervan zullen we elders gebruik maken. Nadere bijzonderheden vindt men in Eckert (1959) en Monteith (1973; 1981).

1.7 Luchtvochtigheid

Bij de bespreking van de warmtebalans van bodem en biologische objecten lieten wij tot nu toe, om de zaak niet te ingewikkeld te maken, de rol van water buiten beschouwing. Alle bodems, alle lucht op aarde en alle organismen bevatten echter water en voor de laatste is dit zelfs een essentiële, zo niet de belangrijkste levensfactor. Water beïnvloedt evenwel ook de albedo, de volumenwarmte (warmtecapaciteit) en het warmtegeleidingsvermogen van vaste objecten en daarmee ook hun warmtehuishouding. Waar water is bestaat bovendien de mogelijkheid van verdamping en van negatieve verdamping, d.w.z. condensatie (nevel, dauw, rijp). Beide hebben grote invloed op de temperatuur, gezien de hoge verdampingswarmte van water. Die verdamping hangt zelf ook van de temperatuur af. Bij warmtetoevoer aan een vochtig oppervlak zal dus met de temperatuur ook de verdamping stijgen, waardoor de verhitting van het oppervlak tegengewerkt wordt.

De verdamping hangt verder af van de luchtvochtigheid. Deze bepaalt niet alleen de snelheid van verdamping, maar ook, als organismen althans hun watervoorraad niet door drinken of opname door de wortels op peil kunnen houden, hun uiteindelijke watergehalte. Zowel de snelheid van verdamping als het watergehalte van het organisme zijn ecologisch belangrijke factoren.

Men kan de luchtvochtigheid op verschillende manieren uitdrukken. Voor ons zijn van belang de hoeveelheid waterdamp (symbool c , eenheid g/m^3) en de waterdampspanning (symbool e , eenheid mbar of bar). Hierbij geldt: $1000 \text{ mbar} = 1 \text{ bar} = 755 \text{ mm Hg} = 1 \text{ atmosfeer} = 10^5 \text{ Pa}$ (pascal). In beide gevallen is in feite sprake van absolute vochtigheid, maar in de meteorologie beperkt men deze term tot c . Daarnaast bestaan relatieve eenheden, nl. de relatieve vochtigheid RH en het verzadigingsdeficit SD. Deze baseert men steeds op e . Bij elke temperatuur kan een bepaalde ruimte maximaal een bepaalde hoeveelheid waterdamp bevatten (tabel 3). De bijbehorende dampdruk heet de verzadigingsdampdruk e_{\max} . De volgende relaties gelden:

$$\text{RH} = (e/e_{\max}) \cdot 100\% \quad (1.16)$$

$$\text{SD} = e_{\max} - e \quad (1.17)$$

Men zou deze grootheden natuurlijk ook op c kunnen baseren, maar in de praktijk maakt dit weinig verschil, omdat er een bijna lineair verband tussen c en e is. Als $e = e_{\max}$, zeggen wij dat de lucht met waterdamp verzadigd is. Een wat ongelukkige uitdrukking: e en e_{\max} zijn nl. vrijwel onafhankelijk van de luchtdruk en zelfs van de aanwezigheid van lucht. e_{\max} neemt sterk met de temperatuur toe, en wel progressief (tabel 3). Bij gelijkblijvende absolute vochtigheid e neemt dus RH met stijgende temperatuur af, en SD toe. Maar ook geldt dat zelfs bij gelijkblijvende RH, SD met de temperatuur toeneemt. Is in een gesloten ruimte water aanwezig en $e < e_{\max}$, dan treedt verdamping op, tot verzadiging bereikt is. We kunnen ook zeggen: verdamping treedt op als $\text{RH} < 100\%$, d.w.z. als $\text{SD} > 0$. Dit geldt echter alleen als verdampend oppervlak en atmosfeer dezelfde temperatuur bezitten.

Een mos dat in de zon een temperatuur van 50°C bereikt ($e_{\max} = 123 \text{ mbar}$), droogt in verzadigde lucht met een dampspanning van 10 mbar ($t = 7^\circ\text{C}$, $\text{RH} = 100\%$) even sterk uit als in een exsiccator waarin bij 50°C een luchtvochtigheid van $(10/123) \cdot 100\% = 8\%$ gehandhaafd wordt.

Een wateroppervlakte van een bepaalde temperatuur is nl. in evenwicht met de e_{\max} die bij die temperatuur hoort. Of verdamping of condensatie optreedt, hangt er dus van af of deze e_{\max} kleiner of groter is dan de dampspanning van de lucht. Ook in verzadigde lucht kan dus verdamping optreden, ook in onverzadigde lucht condensatie.

Als het gaat om een zoutoplossing, dan is de evenwichts-dampspanning (afhankelijk van de concentratie) een bepaald percentage van e_{\max} , vrijwel ongeacht zijn temperatuur. Als de lucht boven de oplossing dezelfde temperatuur heeft als de oplossing, dan is de relatieve vochtigheid in die lucht bij evenwicht gelijk aan het genoemde percentage. Elke zoutoplossing heeft een bepaalde zuigspanning P (in bar, gelijk aan zijn osmotische waarde), waarvoor volgens Hagenzieker en Zanstra (1977) geldt: $P = 14 \cdot (100 - \text{RH})$. Zoutoplossingen kunnen dus, evenals organismen, zowel waterdamp aan de atmosfeer afgeven als hieruit opnemen, tot door toe- of afname van de zoutconcentratie (en in een gesloten ruimte ook van de RH van de lucht) een evenwicht bereikt is.

Als men een voorwerp afkoelt, zal condensatie optreden zodra de temperatuur van het oppervlak een waarde bereikt waarbij $e_{\max} = e_1$ (e van de lucht). Men noemt dit de dauwpuntstemperatuur t_c . Dit is een indirecte manier om de luchtvochtigheid te

Tabel 3. Verband tussen verzadigingsdampspanning e_{\max} (mbar) en temperatuur t ($^{\circ}\text{C}$) boven ijs en (eventueel onderkoeld) water.

IJs		Water											
t	e_{\max}	t	e_{\max}	t	e_{\max}	t	e_{\max}	t	e_{\max}	t	e_{\max}	t	e_{\max}
-19	1,14	-19	1,37	0	6,11	20	23,37	40	73,78	60	199,3	80	473,7
-18	1,25	-18	1,49	1	6,57	21	24,86	41	77,80	61	208,7	81	493,2
-17	1,37	-17	1,62	2	7,05	22	26,43	42	82,02	62	218,5	82	513,4
-16	1,51	-16	1,76	3	7,58	23	28,09	43	86,42	63	228,6	83	534,2
-15	1,65	-15	1,91	4	8,13	24	29,83	44	91,03	64	239,2	84	555,8
-14	1,81	-14	2,08	5	8,72	25	31,67	45	95,9	65	250,2	85	578,1
-13	1,98	-13	2,25	6	9,35	26	33,61	46	100,9	66	261,6	86	601,1
-12	2,17	-12	2,44	7	10,01	27	35,65	47	106,2	67	273,4	87	624,9
-11	2,38	-11	2,64	8	10,72	28	37,80	48	111,7	68	285,7	88	649,5
-10	2,60	-10	2,86	9	11,47	29	40,06	49	117,4	69	298,4	89	674,9
-9	2,84	-9	3,10	10	12,27	30	42,43	50	123,4	70	311,7	90	701,1
-8	3,10	-8	3,35	11	13,12	31	44,93	51	129,6	71	325,4	91	728,2
-7	3,38	-7	3,62	12	14,02	32	47,55	52	136,2	72	339,6	92	756,1
-6	3,68	-6	3,91	13	14,97	33	50,31	53	143,0	73	354,4	93	784,9
-5	4,02	-5	4,21	14	15,98	34	53,20	54	150,1	74	369,7	94	814,6
-4	4,37	-4	4,55	15	17,04	35	56,24	55	157,5	75	385,6	95	845,3
-3	4,76	-4	4,90	16	18,17	36	59,42	56	165,2	76	402,0	96	876,9
-2	5,17	-2	5,28	17	19,37	37	62,76	57	173,2	77	419,0	97	909,4
-1	5,62	-1	5,68	18	20,63	38	66,26	58	181,5	78	436,6	98	943,0
0	6,11			19	21,96	39	69,93	59	190,2	79	454,8	99	977,6
												100	1013,2

meten. Stel bij voorbeeld t_l (temperatuur lucht) = 20°C en $t_c = 10^{\circ}\text{C}$, dan is dus $e = 12,27$ mbar (e_{\max} bij 10°C), en aangezien bij 20°C $e_{\max} = 23,37$ mbar, volgt hieruit $\text{RH} = (12,27 \text{ mbar} / 23,37 \text{ mbar}) \cdot 100\% = 52,5\%$ en $\text{SD} = 23,37 \text{ mbar} - 12,27 \text{ mbar} = 11,10 \text{ mbar}$.

Een directe methode om de luchtvochtigheid te bepalen is om lucht in een afgesloten ruimte met een sterk droogmiddel te behandelen en de drukdaling te meten.

Omdat verdamping een voorwerp doet afkoelen, kan men de luchtvochtigheid ook meten door de temperatuur van een natte (t_n) en een droge thermometer (t_l) te bepalen, onder uitschakeling van de windinvloed (zie 4.2.3). Nu geldt voor de dampspanning in mbar:

$$e = e_n - 0,66 \cdot (t_l - t_n) \quad (1.18)$$

waarbij $e_n = e_{\max}$ bij t_n .

In een zeer droge periode (juli 1976) werd bij voorbeeld in het vrije veld bij een lucht-

temperatuur van 29,2°C een t_n van slechts 14,3°C gemeten. Aangezien e_{\max} bij 14,3°C 16,3 mbar bedraagt, was dus $e = 16,3 - 0,66(29,2 - 14,3) = 6,4$ mbar. En aangezien e_{\max} bij 29,2°C 40,5 mbar bedraagt, was RH = 15,8% en SD = 34,1 mbar. Wij hadden dit ook kunnen berekenen uit het dauwpunt, dat in dit geval bij 0,6°C lag, waarbij $e_{\max} = 6,4$ mbar (tabel 6).

Wij noemen $t_l - t_n$ het 'psychometrisch verschil'. In de zomer is dit midden op de dag bij ons gewoonlijk tussen de 5°C en 10°C, bij betrokken hemel en zeer vochtige lucht slechts 2°C, in woestijnen echter vaak 25°C. Uiteraard kunnen bij lage luchttemperaturen het deficit en het psychometrisch verschil nooit groot zijn, omdat e_{\max} zelf klein is. In de winter is de lucht in een centraal verwarmd huis altijd droog, omdat de lucht buiten weinig waterdamp kan bevatten. Wordt die lucht dan opgewarmd, dan ontstaat lucht met een groot verzadigingsdeficit en een lage relatieve vochtigheid, tenzij men zeer veel kamerplanten heeft.

1.8 Verdamping

Alle waterhoudende objecten kunnen waterdamp afgeven. Bij bodem en water spreekt men van evaporatie (E). Dit is een zuiver fysisch proces. Bij planten en dieren spreekt men van transpiratie (T). Dit is ten dele een biologisch proces. Bij een begroeide bodem zijn E en T niet goed te scheiden. De gezamenlijke waterafgifte door bodem en vegetatie aan de atmosfeer noemt men dan de evapotranspiratie (ET).

De evaporatie E heeft twee aspecten, een energetisch aspect en een diffusieaspect. Voor de verdamping van 1 g water is ongeveer 2,5 kJ nodig. Daarnaast is er sprake van een diffusie, of meer algemeen gezegd, een transportaspect: de gevormde waterdamp moet afgevoerd worden.

Verdamping is een proces dat evenals de warmteoverdracht plaats vindt via een grenslaag. Is deze grenslaag laminair, dan vindt het waterdamptransport door deze laag heen plaats door diffusie, zoals de warmteoverdracht door geleiding plaats vindt. Diffusie is des te sterker naarmate het concentratieverval groter is. Dit is groter naarmate de afstand d waarover het verval plaats vindt, kleiner is en naarmate de concentraties van waterdamp (c_0 en c) aan weerszijden van de grenslaag met dikte d meer verschillen. Met een wat vereenvoudigde voorstelling, die echter het wezenlijke van de zaak geen geweld aandoet en ook kwantitatief goede resultaten geeft, kunnen we zeggen: de grenslaag die bepalend is voor het transport van warmte door geleiding, bepaalt ook het transport van waterdamp door diffusie.

Voor het warmtetransport in een stilstaande of laminair stromende luchtlaag, waarin het temperatuurverschil lineair is met de dikte d , geldt (zie verg. 1.8):

$$L = \alpha \cdot \Delta t \text{ of } L = \frac{\lambda}{d} \Delta t \text{ of } \alpha = \frac{\lambda}{d} \text{ en } d = \frac{\lambda}{\alpha} \quad (1.19)$$

De hoeveelheid afgestane warmte (L) wordt uitgedrukt in W/m², α in W/(m²·K), λ in W/(m·K).

Voor het diffusieproces geldt:

$$E = (D/d) \cdot (c_0 - c) \quad (1.20)$$

en als men de diffusiecoëfficiënt D' anders definieert

$$E = (D'/d) \cdot (e_0 - e) \quad (1.21)$$

met: E de stofstroom ($\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), D de diffusiecoëfficiënt (m^2/s), d de dikte van de grenslaag (in m), c_0 de maximale concentratie van waterdamp bij de temperatuur van het verdampend oppervlak (g/m^3) en c de concentratie van de waterdamp buiten de grenslaag (g/m^3) terwijl e_0 en e de respectievelijke waterdampspanningen in mbar uitdrukken. Ook geldt, gebruik makend van (verg. 1.19):

$$E = \frac{\alpha D}{\lambda} (c_0 - c) \quad (1.22)$$

De factor $(\alpha \cdot D)/\lambda = D/d$ kunnen we naar analogie van de terminologie in de electriciteitsleer opvatten als een geleidbaarheid, waarbij E analoog is aan de stroomsterkte en $(c_0 - c)$ analoog aan het potentiaalverschil. Omgekeerd is d/D dan analoog aan de weerstand r met dimensie s/m. De termen weerstand, geleidbaarheid en stroomsterkte worden hier bedoeld per eenheid van oppervlakte. We noemen dit alleen omdat de zo gedefinieerde weerstand veel gebruikt wordt in de literatuur over waterhuishouding. Uiteraard kan men overal waar sprake is van waterdamptransport langs een concentratiegradiënt Δc schrijven:

$$E = \frac{\Delta c}{r} \quad (1.23)$$

waarbij r dan ook de dimensie s/m heeft.

Wanneer we de verdamping uitdrukken in de hoeveelheid energie E^* die er voor nodig is, dan geldt:

$$E^* = (\alpha/\gamma) \cdot (e_0 - e) \quad (1.24)$$

hierin is γ (in mbar/K) ongeveer gelijk aan de psychrometerconstante die hiervoor al genoemd werd. Onder het hoofdstuk vochtigheidsmeting zal blijken waarom dit het geval is. Keren wij terug naar verg. 1.21. De diffusiecoëfficiënt D of D' is omgekeerd evenredig met de luchtdruk p . De dikte van de grenslaag d is omgekeerd evenredig met de wortel van de luchtdruk en met de wortel van de windsnelheid u (Eckert, 1959). Ook wordt d sterk beïnvloed door ruwheid en beharing van het oppervlak. Hieruit volgt dat E evenredig is met $(1/p)$ en met $\sqrt{p \cdot u}$ dus met: $\sqrt{u}/p \cdot (e_0 - e)$. De verdampingsnelheid neemt dus toe met de wind en af met de luchtdruk. In het hooggebergte is de verdamping hoger dan in het laagland. Dit wordt nog versterkt door de sterkere instraling, waardoor de temperatuur van het verdampende oppervlak (bodem, planten) meer gaat verschillen van de luchttemperatuur dan in het laagland. Hierdoor neemt e_0 toe en dus ook $(e_0 - e)$. Het gaat immers om het gemak waarmee de waterdamp

zich verplaatst, afhankelijk van u en p , en van het verschil in waterdampconcentraties of dampspanningen, dus om het verzadigingsdeficit. Gaat het er echter om welke evenwichtstoestand (mate van uitdroging) tenslotte bereikt wordt, dan is niet het deficit, maar de relatieve vochtigheid, gecorrigeerd voor de temperatuur (dus betrokken op e_{\max}) van het verdampend object, de aangewezen maat.

De dampspanning aan het verdampend oppervlak, en dus de verdamping, worden bepaald door de temperatuur daarvan, maar anderzijds beïnvloedt de verdamping de temperatuur. Verdamping van water kost ongeveer 2,5 kJ/g. De temperatuur van een verdampend oppervlak stelt zich zo in dat het transport- en het energieaspect met elkaar in evenwicht zijn. Hieronder (1.9) wordt afgeleid hoe de verdamping van een nat oppervlak kan worden uitgedrukt als de som van twee termen waarvan de ene door de nettostraling en de andere door het produkt van α en het verzadigingsdeficit van de lucht wordt bepaald.

1.9 Enige details over warmtetransport en verdamping

Schrijven we de verdamping weer in energetische grootheden, dan krijgen we (zie verg. 1.22):

$$E^* = \frac{D \alpha V}{\lambda} \cdot \Delta c \quad (1.25)$$

Hierin is V de verdampingswarmte van water in J/g. De waarde van D is omgekeerd evenredig met de luchtdruk en er is een kleine temperatuurafhankelijkheid. Bij een luchtdruk van 1000 mbar en 0°C heeft D de waarde van $0,212 \cdot 10^{-4} \text{ m}^2/\text{s}$; bij 40°C is D $0,272 \cdot 10^{-4} \text{ m}^2/\text{s}$. Bij 0°C is $\lambda = 0,0243 \text{ W}/(\text{m} \cdot \text{K})$ en bij 40°C is $\lambda = 0,0270 \text{ W}/(\text{m} \cdot \text{K})$. Voor ons doel is de waarde van λ onafhankelijk van de luchtdruk.

De verdampingswarmte van water V is bij 0°C: 2501 J/g en bij 40°C: 2406 J/g. Omdat de dampspanning (e) ongeveer evenredig is aan de concentratie van de waterdamp, is het ook duidelijk dat er een nauwe relatie is tussen $(D \cdot V)/\lambda$ en $1/\gamma$. Het verband tussen c en e wordt gegeven door

$$c = 217 \frac{e}{T} \quad (1.26)$$

als c in g/m^3 en e in mbar wordt genomen.

Het is vanwege het verband met D ook goed te begrijpen waarom γ omgekeerd evenredig is met de luchtdruk. Voor een turbulente grenslaag geldt dit ook, maar om andere redenen, zoals later zal blijken. Zowel de temperatuurafhankelijkheid van D , λ en V als het verband tussen e en c maken ook duidelijk dat γ enigszins afhankelijk is van de temperatuur.

De factor γ heeft bij een luchtdruk van 1 bar ongeveer de waarde 0,57 mbar/K (Van der Held, 1937). Dit geldt voor een laminaire grenslaag. Als er sprake is van uitsluitend turbulent transport, is $\gamma = 0,66 \text{ mbar}/\text{K}$ (zie 1.11). Voor een turbulente grenslaag waarin naast transportprocessen door turbulentie ook geleiding en diffusie optreden, is een

intermediaire waarde te verwachten.

We gaan nu trachten een antwoord te vinden op de vraag: Wat bepaalt de temperatuur en de verdamping van een nat oppervlak, bij voorbeeld een natte bodem of de vochtige huid van een kikker. Het ligt voor de hand dat dit iets te maken heeft met de vochtigheid van de lucht en met de toegevoegde energie.

De verdamping van een nat oppervlak is enerzijds bepaald door verg. 1.24, anderzijds geldt dat de energiebalans van het oppervlak moet kloppen. We kunnen deze twee eisen combineren in de volgende energiebalans:

$$E^* = R_{\text{net}} - B - L \quad (1.27)$$

R_{net} is de nettostraling die het oppervlak ontvangt, B de hoeveelheid warmte die door geleiding wordt afgevoerd, L de hoeveelheid warmte die aan de lucht wordt afgegeven en E^* weer de hoeveelheid energie die aan verdamping wordt besteed. Anders geschreven:

$$R_{\text{net}} - B - \alpha(t_o - t_l) - \frac{\alpha}{\gamma}(e_o - e) = 0 \quad (1.28)$$

We zullen straks aan een voorbeeld laten zien hoe hieruit E^* en L te berekenen zijn, als R_{net} , B , $\Delta t (= t_o - t_l)$, e en e_o gemeten worden.

Om uit meer algemene meteorologische grootheden de temperatuur van een nat oppervlak te kunnen berekenen, zijn enige kunstgrepen nodig. We schrijven in plaats van R_{net} : $R_{\text{netl}} - \Delta t \cdot \alpha_{\text{str}}$, waarbij R_{netl} de netto straling is die het oppervlak zou ontvangen als het de luchttemperatuur had. Deze is te berekenen uit de globale straling, de ontvangen warmtestraling, de albedo van het oppervlak en de luchttemperatuur. Als het oppervlak Δt graden warmer is dan de lucht, is R_{net} bij benadering $\Delta t \cdot \alpha_{\text{str}}$ lager dan R_{netl} . De waarde van α_{str} kan men berekenen door te kijken hoeveel de uitstraling van een zwart oppervlak stijgt bij 1 °C temperatuurstijging. Bij 20°C bij voorbeeld is $\alpha_{\text{str}} = 6 \text{ W}/(\text{m}^2 \cdot \text{K})$.

Verder is voor e_o , dat is de maximale dampspanning bij de temperatuur van het oppervlak, te schrijven:

$$e_o = e_{\text{max}} + s \cdot \Delta t \quad (1.29)$$

Hierin geeft s (in mbar/K) aan hoeveel de maximale dampspanning stijgt per graad temperatuurstijging en e_{max} is de verzadigingsdampspanning bij de luchttemperatuur. De waarde van s neemt toe met de luchttemperatuur (Tabel 3).

We kunnen nu verg. 1.28 als volgt uitdrukken:

$$(R_{\text{netl}} - \Delta t \cdot \alpha_{\text{str}}) - B - \alpha \cdot \Delta t - \frac{\alpha}{\gamma}(e_{\text{max}} + s \cdot \Delta t - e) = 0 \quad (1.30)$$

Of anders geschreven:

$$\Delta t = \frac{(R_{\text{netl}} - B - (\alpha/\gamma) \cdot (e_{\text{max}} - e))}{\alpha_{\text{str}} + \alpha + s \cdot (\alpha/\gamma)} \quad (1.31)$$

Omdat $R_{\text{netl}} - \alpha_{\text{str}} \cdot \Delta t - B - \alpha \Delta t = E^*$, vinden we na invulling van Δt hierin:

$$E^* = (R_{\text{netl}} - B) \left\{ 1 - \frac{\alpha_{\text{str}} + \alpha}{\alpha_{\text{str}} + s \cdot (\alpha/\gamma) + \alpha} \right\} + \left\{ \frac{\alpha_{\text{str}} + \alpha}{\alpha_{\text{str}} + s \cdot (\alpha/\gamma) + \alpha} \right\} \frac{\alpha}{\gamma} (e_{\text{max}} - e) \quad (1.32)$$

Gaan we ervanuit dat R_{net} van het natte oppervlak bekend is en $B = 0$, dan vinden we uit verg. 1.28 op dezelfde manier:

$$E^* = \frac{s}{s + \gamma} R_{\text{net}} + \frac{\alpha (e_{\text{max}} - e)}{s + \gamma} \quad (1.33)$$

Of, omdat $e_{\text{max}} - e = s (t_1 - t_d)$:

$$E^* = \frac{s}{s + \gamma} \left\{ R_{\text{net}} + \alpha (t_1 - t_d) \right\} \quad (1.34)$$

Dit is de bekende formule van Penman (1948).

In beide gevallen zien we dat de verdamping bepaald wordt door de som van een stralingscomponent en een component die bepaald wordt door het verzadigingsdeficit van de lucht en de waarde van α die afhankelijk is van de windsnelheid (zie 1.5.4).

Als het verzadigingsdeficit nul is kan toch verdamping optreden als R_{net} positief is. Als R_{net} nul is kan ook verdamping optreden als de lucht onverzadigd is; Δt is dan negatief en de energie voor de verdamping wordt aan de lucht onttrokken.

We kunnen ook α/γ (in verg. 1.30 en 1.32) schrijven als $1/r$. Dit heeft voordelen in die gevallen waarin de weerstand gedeeltelijk in de grenslaag en gedeeltelijk onder het oppervlak gelegen is. Dan kunnen we r splitsen in r_i en r_u , de inwendige weerstand en de weerstand in de grenslaag. Dan is $1/r = 1/(r_i + r_u)$. Dit is bij voorbeeld bij een blad, een insect en een oppervlakkig uitgedroogde bodem het geval. Dan is $1/(r_i + r_u)$ altijd enige tot vele malen kleiner dan α/γ en r_i is onafhankelijk van de windsnelheid en vaak groot ten opzichte van r_u (zie 3.1.3).

Voor een nat oppervlak zijn dus de temperatuur en de verdamping uit de omgevingsfactoren te berekenen in die gevallen waarin de geleiding (B) een te verwaarlozen rol speelt. Voor een droog oppervlak wordt $\alpha/\gamma = 0$ ($r = \infty$).

Voor Δt kunnen we dan schrijven:

$$\Delta t = \frac{R_{\text{netl}} - B}{\alpha_{\text{str}} + \alpha} \quad (1.35)$$

Met dit gereken hebben we dus bereikt dat we de zekerheid hebben, dat het verzadigingsdeficit ($e_{\max} - e$) en het verschil tussen lucht- en dauwpunttemperatuur ($t_1 - t_d$) een goede maat voor de droogte van de lucht zijn, wanneer het gaat om de snelheid van waterverlies door een vrij wateroppervlak of door een levend organisme.

1.10 Warmtehuishouding van een nat oppervlak

Bij de warmtehuishouding van een droog zandoppervlak noemden we al 'pro memorie' de post evaporatie. We zullen nu het andere uiterste bezien, nl. de situatie waarin de bodem met water verzadigd is en het oppervlak bedekt met een gesloten waterfilm. We gaan weer uit van een voorbeeld, waarbij aan natte modder in de zon de oppervlaktetemperatuur, de componenten van de energiebalans en andere relevante grootheden gemeten werden (Tabel 4).

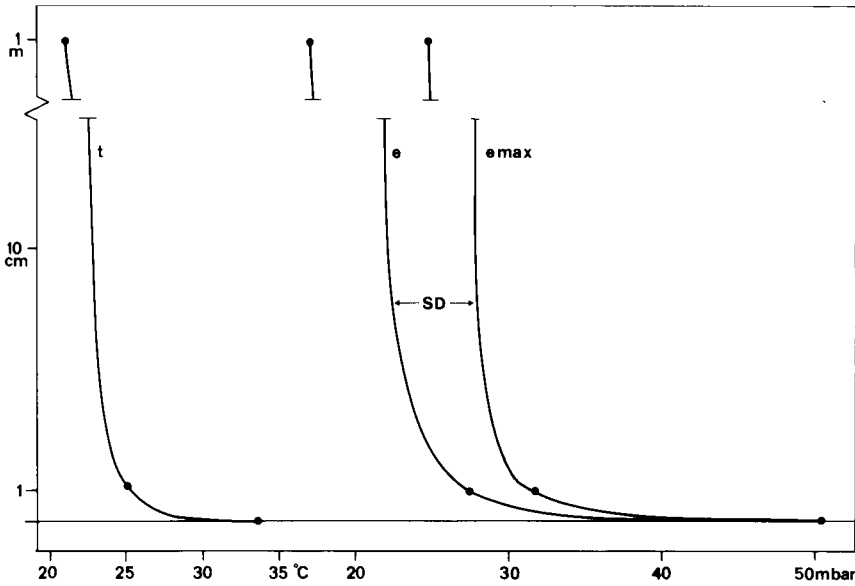
Uit de gegevens kunnen we al enige conclusies trekken. Van de netto ontvangen straling R_{net} (533 W/m^2) verdwijnt 119 W/m^2 in de bodem (B). De rest, 414 W/m^2 , wordt kennelijk gedeeltelijk voor verdamping gebruikt (latente warmte, E^*), gedeeltelijk als voelbare warmte (L) aan de lucht afgegeven. Het oppervlak is immers $12,5^\circ\text{C}$ warmer dan de lucht. Om te berekenen hoe de beschikbare energie $R_{\text{net}} - B$ over de posten latente warmte (E^*) en voelbare warmte (L) verdeeld is, maken we gebruik van de gelijksoortigheid van warmte- en waterdampoverdracht.

De berekening gebeurt aan de hand van verg. 1.19, 1.20 en 1.28. Hierin zijn t_o de oppervlaktetemperatuur ($33,5^\circ\text{C}$), e_o de maximale dampspanning bij deze temperatuur ($51,7 \text{ mbar}$) en t_1 en e_1 de temperatuur ($21,0^\circ\text{C}$) resp. de dampspanning ($17,0 \text{ mbar}$) van de lucht. Nemen we voor γ een gemiddelde waarde ($0,615 \text{ mbar/K}$), dan berekenen we gemakkelijk dat van de beschikbare energie $81,5\%$ voor verdamping wordt gebruikt en $18,5\%$ als voelbare warmte aan de lucht wordt afgegeven. Met bovenstaande getallen berekenen we uit verg. 1.24 $\alpha = 6,1 \text{ W/(m}^2 \cdot \text{K)}$, wat zeer plausibel is voor deze windstille situatie (zie 1.6).

De vraag doet zich voor hoe hoog de temperaturen zijn die op een nat oppervlak in afhankelijkheid van de sterkte van de zonnestraling, de wind en de temperatuur en vochtigheid van de lucht te verwachten zijn. De waarde die Δt bereikt in afhankelijk-

Tabel 4. Energiebalans van een nat modderoppervlak (in W/m^2). Luchttemperatuur $21,0^\circ\text{C}$, natte-boltemperatuur $17,2^\circ\text{C}$, dampspanning $17,0 \text{ mbar}$, oppervlaktetemperatuur $33,5^\circ\text{C}$.

In		Uit	
Zonnestraling	839	Gereflecteerde zonnestraling	126
Warmtestraling hemel en omgeving	321	Warmtestraling	501
		Warmtestroom naar de bodem	119
Subtotaal			746
		als verdampingswarmte en voelbare warmte aan lucht afgegeven	414
Totaal	1160		1160



Figuur 8. Verloop van temperatuur (t), dampspanning (e) en verzadigingsdeficit (e_{\max}) als functie van de hoogte boven een nat oppervlak in de zon.

heid van de omstandigheden werd hierboven (verg. 31) al afgeleid. De waarde van Δt ligt hoger naarmate $R_{\text{net},l}$ hoger is en B , SD en α lager zijn. Ook is Δt hoger naarmate s en α_{str} lager zijn. Beide grootheden nemen progressief met de temperatuur toe. Met andere woorden: bij lagere temperaturen kan, als de andere parameters gelijk blijven, Δt hoger zijn dan bij hogere. Dat bij hoge zonnestand aan natte modder regelmatig oppervlaktetemperaturen gemeten werden die $10\text{--}15^\circ\text{C}$ boven de luchttemperatuur lagen, was, gezien het bovenstaande, te verwachten. Hier kiemt in het voorjaar het rietzaad dat een vrij hoge kiemtemperatuur prefereert (Van der Toorn, 1972). Wanneer algen zoals *Vaucheria* dikke lagen flap vormen die aan de oppervlakte van het water drijven, is de situatie te vergelijken met natte modder. De algen absorberen de straling en verhinderen stromingen in het water. Drijvend kikkerdril kan om dezelfde reden begin april temperaturen bereiken die 10°C boven de luchttemperatuur liggen. Door Schmeidl (1965) werden aan natte *Sphagnum rubellum* oppervlaktetemperaturen van gemiddeld $40,4^\circ\text{C}$ gemeten bij een luchttemperatuur van 23°C .

Op grond van de analogie van warmte- en waterdamptransport geldt ook voor de dampspanning dat er net als bij de temperatuur een sterke afname moet zijn in de eerste millimeters boven de oppervlakte. In figuur 8 is, op grond van metingen op 1 cm, getekend wat ongeveer te verwachten is in het onderhavige geval. Hierbij werd aangenomen dat zowel het temperatuurverval als het dampspanningsverval dezelfde wetmatigheden volgen als het temperatuurverval in figuur 6, wat op grond van de windstilte in beide gevallen wel plausibel is.

Zodra de bovenste laag van de bodem gaat uitdrogen wordt de situatie gecomplici-

ceerder. De afgifte van warmte vindt nog steeds door de grenslaag plaats. De afgifte van waterdamp gaat eerst via de bovenste bodemlaag en dan via de luchtlaag daarboven, met andere woorden er wordt een extra weerstand ingeschakeld die niet afhankelijk is van de windsnelheid. Deze weerstand is al spoedig groter dan die van de lucht boven de oppervlakte. Terwijl de weerstand in de lucht doorgaans ten hoogste equivalent is aan die van een stilstaande luchtlaag van enige millimeters dikte, heeft een droge bodemlaag en dan via de luchtlaag daarboven, met andere woorden er wordt een extra weerstand ingeschakeld die niet afhankelijk is van de windsnelheid. Deze weerstand is al spoedig groter dan die van de lucht boven de oppervlakte. Terwijl de weerstand in de lucht doorgaans ten hoogste equivalent is aan die van een stilstaande luchtlaag van enige millimeters dikte, heeft een droge bodemlaag van een centimeter dikte ongetwijfeld een aanzienlijk grotere weerstand dan een luchtlaag van die dikte. Voor kale grond is de verdamping in droge perioden dan ook gering nadat de oppervlakkige bodemlagen uitgedroogd zijn. Ook kunnen we zeggen: er heeft een ont koppeling plaats van warmte- en waterdampoverdracht. Dit wordt geïllustreerd door het feit dat ook na langere droogteperioden de bodem in een stuifzand op enige centimeters diepte nog vochtig is. Zo werden bij voorbeeld na een droogteperiode van bijna drie weken op verschillende diepten in stuifzand de volgende watergehalten gemeten (vol% van drooggewicht): 0–3 cm, 0%; –5 cm, 6,0%; –7 cm, 6,4%; –10 cm, 7,7%; –17 cm, 8,0%.

Alleen in de extreem droge zomer van 1976 droogde kale zandbodem zover uit dat eieren van de zandhagedis, die op 10 cm diepte gelegd worden, niet tot ontwikkeling kwamen (H. Strijbos, mond. meded.).

1.11 Hoge oppervlaktetemperaturen

'In the hills the rocks will be so hot you could light your cigarette from them.'

G. Durrell: My family and other animals

Niet alleen curiositeitshalve, ook uit biologisch oogpunt is het interessant te weten wat de hoogste temperaturen zijn die in de natuur aan de oppervlakte van de bodem kunnen voorkomen. Veel van het leven speelt zich aan de oppervlakte af. Kleine mossen, lichenen en zaden maken er als het ware deel van uit.

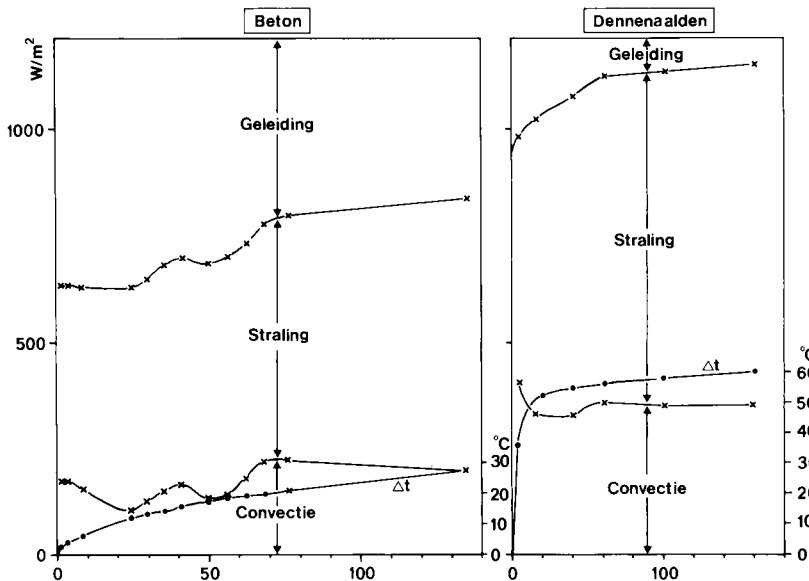
Een energiebalans maakt duidelijk waar en wanneer de hoogste temperaturen verwacht kunnen worden. In Tabel 5 zijn twee voorbeelden gegeven: op donkere heidehumus werd een temperatuur gemeten die ruim 47°C boven de luchttemperatuur lag, terwijl op hetzelfde moment op grijzig zand dit verschil slechts 22°C bedroeg. De energiebalans laat zien dat het vlakke zandoppervlak wat minder zonnestraling ontvangt dan de op het zuiden geëxponeerde humus, maar dit verklaart slechts een klein deel van de gevonden verschillen. Daarnaast is er een sterkere reflectie van de zonnestraling en een veel grotere warmtestroom de bodem in. Ook is, zoals men gemakkelijk kan uitrekenen, de warmteoverdrachtcoëfficiënt voor het zand hoger dan voor de humus. Uiteraard is de fout bij de berekening van α vrij groot omdat deze uit de sluitpost op de energiebalans berekend wordt.

Hoge oppervlaktetemperaturen zijn dus te verwachten bij sterke instraling bij

Tabel 5. Energiebalans (in W/m^2) van een zandoppervlak en een oppervlak van kale heidehumus. Oppervlaktetemperaturen resp. 51,6 en 77,0 °C, luchttemperatuur 29,4 °C. Windstil. Humus 60 °C: energiebalans (geschat, in W/m^2) voor de humus bij een oppervlaktetemperatuur van 60 °C en $\alpha = 13,7 W/m^2$.

In				Uit			
	Zand	Humus	Humus, 60 °C		Zand	Humus	Humus, 60 °C
Zonnestraling	832	909	909	Gereflecteerde zonnestraling	154	91	91
Warmtestraling				Warmtestraling	629	853	698
Atmosfeer	252	252	252	Warmtestroom naar bodem	252	112	72
Omgeving	119	119	119	Aan lucht afgegeven	168	224	419
Totaal	1203	1280	1280		1203	1280	1280

windstilte op een slecht geleidend donker substraat. Alleen al het feit dat de sterkte van de zonnestraling in ons voorbeeld geen maximale waarden bereikt, maakt het waarschijnlijk dat hogere temperaturen kunnen voorkomen. Inderdaad wordt in Ne-



Figuur 9. Verdeling van de opgenomen stralingsenergie en temperatuurstijging als functie van de tijd (in min) voor beton en dennenaalden. Gedeeltelijk naar Stoutjesdijk (1975).

derland een oppervlaktetemperatuur van 75-80°C regelmatig bereikt (Stoutjesdijk, 1977; Barkman, Masselink & De Vries, 1977) en een enkele maal werd zelfs een piek van ruim 90°C gemeten.

De invloed van het warmtegeleidend vermogen op de oppervlaktetemperaturen komt ook duidelijk naar voren in de volgende laboratoriumproef (figuur 9). In deze proef werden droge dennenaalden en een plaat beton van 10 cm dik verwarmd door een stralingsbron, zodanig dat de geabsorbeerde straling voor beide oppervlakken gelijk was.

De figuur geeft weer hoe de geabsorbeerde straling verdeeld wordt over de warmtestroom de 'bodem' in, de uitstraling en de convectie. Doordat in beide gevallen de diepere lagen van het materiaal warmer worden en het verticale temperatuurverval dus kleiner, daalt de warmtestroom door geleiding met de tijd, maar bij de dennenaalden is deze steeds veel lager en neemt ook sneller af. Daardoor blijft er meer ruimte voor de termen uitstraling en convectie, en de oppervlaktetemperaturen kunnen hoger worden. Na een korte bestraling zijn de relatieve verschillen het grootst: na 3 minuten is de temperatuurstijging bij de dennenaalden al 36°C (beton 4°C), na 20 minuten 52°C (beton 11°C). Bij het beton is de stijging ook relatief tot de bereikte eindtemperatuur veel langzaam stijgt in de zon en geen uitzonderlijk hoge waarden bereikt (Rejmanek, 1971). De eigenschappen van zand liggen tussen deze uitersten in (Stoutjesdijk, 1975).

De invloed van de wind op de oppervlaktetemperaturen komt tot stand via de warmteoverdrachtcoëfficiënt. Het is instructief om een schatting te maken van de oppervlaktetemperatuur onder dezelfde omstandigheden als in het besproken geval maar met wat meer wind, zodat de warmteoverdrachtcoëfficiënt een factor 3 groter wordt (tabel 5). Voor de heidehumus betekent dit dat α niet 4,7 maar 14,1 W/(m²·K) wordt. Het is duidelijk dat de oppervlaktetemperatuur dan lager moet liggen om de energiebalans kloppend te maken. Zou Δt tot 1/3 van de oorspronkelijke waarde zakken, dan is er een overschot op de energiebalans omdat de warmtestraling afneemt en de warmtestroom de bodem in ook. Nemen we aan dat de laatste ongeveer evenredig is met Δt , dan is door proberen ongeveer de te verwachten temperatuur te vinden. Bij een Δt die ongeveer halverwege de beide uitersten ligt (oppervlaktetemperatuur 60°C), vinden we al een energiebalans die ongeveer klopt (Tabel 5). Bij een lichte wind treden deze waarden van Δt veelvuldig op, evenals bij wat sterkere wind wanneer enige beschutting aanwezig is, bij voorbeeld op kale humusplekken tussen heidestruiken.

Uit de beschouwing van de energiebalans is ook af te leiden dat naarmate de warmtestroom de bodem in groter is, het effect van de wind op de oppervlaktetemperaturen geringer is, vooral bij korte windvlagen. Bij goed geleidend materiaal is in dergelijke gevallen de temperatuur betrekkelijk hoog en kan bij afkoeling van het oppervlak de warmtestroom in de bodem negatief worden. Anders gezegd, het warmereservoir in het materiaal heeft een bufferende invloed op de temperatuursfluctuatie aan de oppervlakte. Voor gesteente zijn zo behalve minder hoge ook meer stabiele oppervlaktetemperaturen te verwachten dan voor slecht geleidend organisch materiaal.

De hoogste waarden die Δt bereikt kunnen in december al ruim 30°C bedragen (figuur 24) en in voorjaar en zomer 60°C. Als vuistregel kan van maart tot september voor donker organisch materiaal op gunstige hellingen gerekend worden op waarden van Δt tot 50°C. Op vlak terrein is voor dit substraat van mei tot augustus een Δt tot 40°C te verwachten. Voor grijsig en licht gekleurd stuifzand gelden maximale Δt -

waarden van 35 respectievelijk 30°C op hellingen. Op vlak terrein liggen deze waarden 5 tot 10°C lager.

Situaties waarin veelvuldig hoge oppervlaktetemperaturen optreden, zijn mierenhopen, hoogveenbulten en zuidkanten van jeneverbesstruiken. Aan de eerste werd de hoogste gemeten oppervlaktetemperatuur waargenomen (ruim 90°C), aan de laatste temperaturen tot 75°C. Schmeidl (1965) mat aan hoogveen temperaturen tot 77°C ($\Delta t = 47^\circ\text{C}$). Door Vaartaja (1949) werden in Finland op vlak terrein op ruwe humus temperaturen van 63,5°C gemeten ($\Delta t = 35^\circ\text{C}$). Vaartaja wijst ook op de grote invloed van het substraat. Olofsson (1941) mat op 69° NB op ruwe humus een oppervlaktetemperatuur van 72°C bij een luchttemperatuur van 32°C. De meetmethode met een kwikthermometer maakt aannemelijk dat de ware oppervlaktetemperatuur nog wat hoger lag.

Een absoluut record wat de waarde van Δt betreft werd geleverd door het werk van Chrenko en Pugh (1962) in Antarctica. Hier werd een oppervlaktetemperatuur gemeten van 61°C bij een luchttemperatuur van $-7,5^\circ\text{C}$. Weliswaar betrof het hier geen natuurlijk oppervlak maar een zwarte sweater maar het geeft toch een goede indruk van de effecten die op hoge breedte mogelijk zijn. Hierbij is op te merken dat bij lagere luchttemperaturen, hogere waarden van Δt gemakkelijker optreden dan bij hogere luchttemperatuur in verband met het progressieve verband tussen uitstraling en temperatuur.

Uit de Alpen zijn er metingen aan de boomgrens van Turner (1958). Hierbij werden op zuidhellingen met ruwe humus even onder de oppervlakte temperaturen tot ruim 80°C gemeten ($\Delta t = 52^\circ\text{C}$). Deze hellingen worden zeer moeilijk door planten gekoloniseerd (Aulitzky, 1961). Uit woestijngebieden worden temperatuurmaxima opgegeven tussen 80 en 90°C, doorgaans zonder vermelding van de luchttemperatuur. Cloudsley-Thompson (1964) mat een temperatuur van 82,5°C bij een luchttemperatuur van 42°C. Het is opmerkelijk dat voor woestijnen ook vaak betrekkelijk lage temperaturen worden vermeld. Kessler (1975) mat in de Sahara bij een zonshoogte van 60° oppervlaktetemperaturen die niet meer dan 20°C boven de luchttemperatuur lagen. In de Negev-woestijn vonden we op gele löss en zand maximale waarden van Δt van respectievelijk 19 en 26°C, op donkere rots van 16°C. Gezien de gunstige expositie en de geringe windsterkte moeten de gemeten waarden van Δt de maximaal mogelijke benaderen. De vooral in de woestijn betrekkelijk geringe waarden zijn toe te schrijven aan de hoge albedo en vrij goede warmtegeleiding van zand en löss. Bij de donkere rots kan de meetmethode waarbij een thermo-element zo goed mogelijk tegen het oppervlak werd gedrukt, een fout van enige graden (te laag) hebben veroorzaakt, maar in hoofdzaak moet de bescheiden Δt door de goede warmtegeleiding van het materiaal worden verklaard. Dat zand of steen ondanks de lagere oppervlaktetemperaturen veel warmer aanvoelen dan organisch materiaal, moet aan de grotere warmte-inhoud en betere geleidbaarheid van de eerste worden toegeschreven (zie citaat Durrell).

In het noorden komen hoge temperaturen veelvuldig voor. Dit komt doordat door de trage strooiselvertering, overal donker, slecht geleidend, veenachtig materiaal aanwezig is. In aride gebieden is dit juist niet het geval. Anderzijds ligt het verschil tussen een woestijn en meer noordelijke gebieden natuurlijk niet zo zeer in de bereikte maximumtemperaturen, maar meer daarin dat in de woestijn hoge temperaturen alomtegenwoordig en voor dieren onontwikkbaar zijn, terwijl ze in koelere streken slechts

Tabel 6. Thermische grootheden voor verschillende materialen. Gegevens voor gesteente naar Rejmánek (1971), voor bodems naar de Vries (1963), voor vlasvezels naar Eckert (1959), de overige naar List (1968).

Materiaal	Poriën Vol. %	Water Vol. %	ν J/(cm ³ ·K)	λ W/(cm·°C) $\times 10^{-3}$	D cm
Bazalt			1,89	24,7	18,9
Kalksteen			2,18	34,2	20,7
Graniet			1,34	49,4	30,9
Kwartsiet			1,88	51,5	27,4
Zand	43	0	1,17	2,69	8,0
	38	5	1,38	14,6	17,1
	33	10	1,59	19,8	18,5
	28	15	1,80	21,8	18,3
	23	20	2,00	23,1	17,8
	13	30	2,42	24,9	16,8
	0	43	2,97	25,8	15,5
Klei	43	0	1,19	2,76	8,0
	38	5	1,40	5,86	10,7
	33	10	1,61	11,0	13,7
	28	15	1,82	14,3	14,7
	23	20	2,03	15,7	14,5
	13	30	2,45	17,4	14,0
	0	43	2,99	19,5	13,4
Veen	90	0	0,25	0,335	5,2
	80	10	0,67	0,418	4,1
	60	30	1,51	1,30	4,9
	40	50	2,35	2,76	5,7
	20	70	3,19	4,21	6,0
	10	80	3,61	4,78	6,1
	0	90	4,03	5,28	6,0
Vlasvezels	98		0,048	0,418	15,8
Lucht			0,00121	0,26	78,1
Water			4,19	5,86	6,2
IJs			1,93	22,4	17,9
Sneeuw	89		0,192	0,59	9,2
	78		0,384	1,42	10,1
	67		0,577	2,89	11,7
	56		0,769	4,90	13,3

op speciale plaatsen te vinden zijn.

Tot hiertoe spraken we over de situatie op een goed gedefinieerd, gesloten oppervlak: gesteente, zand, veen, compact dood liggend gras, compact naaldenstrooisel en dergelijke. Wanneer het oppervlak losser van structuur is, wordt de absorptie van zon-

nestraling over een laag van een zekere dikte gespreid en is de warmteoverdracht aan de lucht groter, waardoor minder hoge temperaturen optreden, b.v. bij dorre bladeren of het losse, dode gras van een dorre *Molinia*-vegetatie.

De factoren die van belang zijn voor de temperatuur die een oppervlak in de zon bereikt zijn hier grotendeels de revue gepasseerd. De volumenwarmte (ν , eenheid J/m^3) werd nog niet genoemd. Deze wordt vaak geschreven als ρc_p , waarin ρ de dichtheid (soortelijke massa, eenheid kg/m^3) van het materiaal is en c_p de soortelijke warmte (eenheid $J/(kg \cdot K)$). Het ligt voor de hand dat naarmate de volumenwarmte groter is, de temperatuurstijging met de tijd geringer zal zijn.

De technische literatuur (Eckert, 1959) geeft een sterk vereenvoudigde behandeling van het probleem, waaruit af te leiden valt dat voor een korte bestralingsduur de temperatuurstijging ongeveer omgekeerd evenredig is met $\sqrt{\lambda \nu}$ (Tabel 6).

1.12 De warmtehuishouding van de bodem

'In almost all latitudes men dig into the earth for an equable temperature.'

Henry Thoreau: Walden

Wij hebben gezien dat de opwarming en afkoeling van het bodemoppervlak, behalve van externe factoren zoals breedtegraad, zeehoogte, seizoen, tijd van de dag, weerstoestand, expositie en beschaduwning door de vegetatie, mede afhangt van fysische eigenschappen van de bodem zelf, in de eerste plaats de albedo, de volumenwarmte (ν) en het warmtegeleidingsvermogen (λ). Hoe kleiner deze drie grootheden zijn, des te sterker zal de temperatuur aan de oppervlakte stijgen. Voor diepere lagen geldt dit echter niet. Ook hier is een geringe volumenwarmte gunstig, maar terwijl een kleine λ er voor zorgt dat de warmte in de oppervlakkige laag geconcentreerd blijft, is een grote λ gunstig voor opwarming van diepere lagen. Wat voor opwarming geldt, geldt natuurlijk ook voor afkoeling. Een zeer uitvoerige beschouwing over het thermisch gedrag van bodems geven Van Wijk en De Vries (1963). We ontleen hieraan de volgende bijzonderheden.

Als van een homogene bodem het verloop van de temperatuur aan de oppervlakte bekend is en deze vertoont een sinusvorm, zoals ongeveer het geval is tijdens een onbewolkte etmaal, dan zijn de amplitude en de faseverschuiving van de temperatuur golf op een bepaalde diepte te berekenen als λ en ν bekend zijn. Men voert het begrip warmte diffusiecoëfficiënt a in, ook wel temperatuur geleiding genoemd (in tegenstelling tot λ , de warmte geleiding). Hiervoor geldt:

$$a = \lambda / \nu \tag{1.36}$$

en a heeft, evenals de diffusiecoëfficiënt, de dimensie m^2/s . Ook maakt men gebruik van het begrip dempingsdiepte (Δ) waarvoor geldt:

$$D = \sqrt{\frac{a}{\pi}} \cdot 86400 \tag{1.37}$$

Hierin is 86400 het aantal seconden per etmaal, omdat de tijd in seconden wordt uitgedrukt en het hier om dagelijkse temperatuurschommelingen gaat. Gaat het om jaarlijkse schommelingen dan wordt dit getal $\sqrt{365}$ maal zo groot. Voor de amplitude van de temperatuurgolf op een diepte z (A_z) geldt:

$$A_z = A_0 \cdot e^{-z/D} \quad (1.38)$$

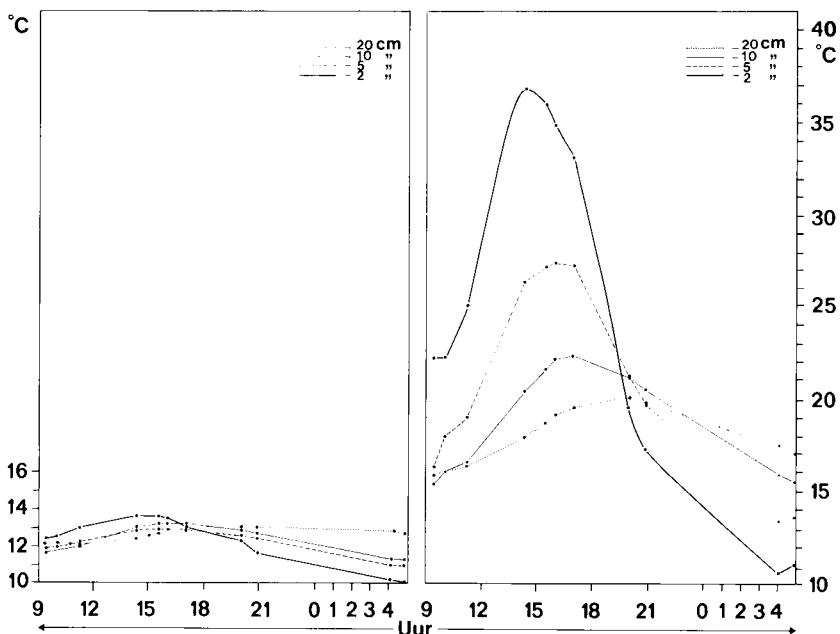
waarbij A_0 de amplitude van de temperatuurgolf aan de oppervlakte is. D is dus de diepte waarbij de amplitude van de temperatuurschommelingen is afgenomen tot $1/e$ ($= 0,37$) maal de waarde aan de oppervlakte.

De hoogste temperatuur op enige diepte in de bodem wordt later bereikt dan aan de oppervlakte. De vertraging in uren van de dagelijkse temperatuurgolf wordt gegeven door:

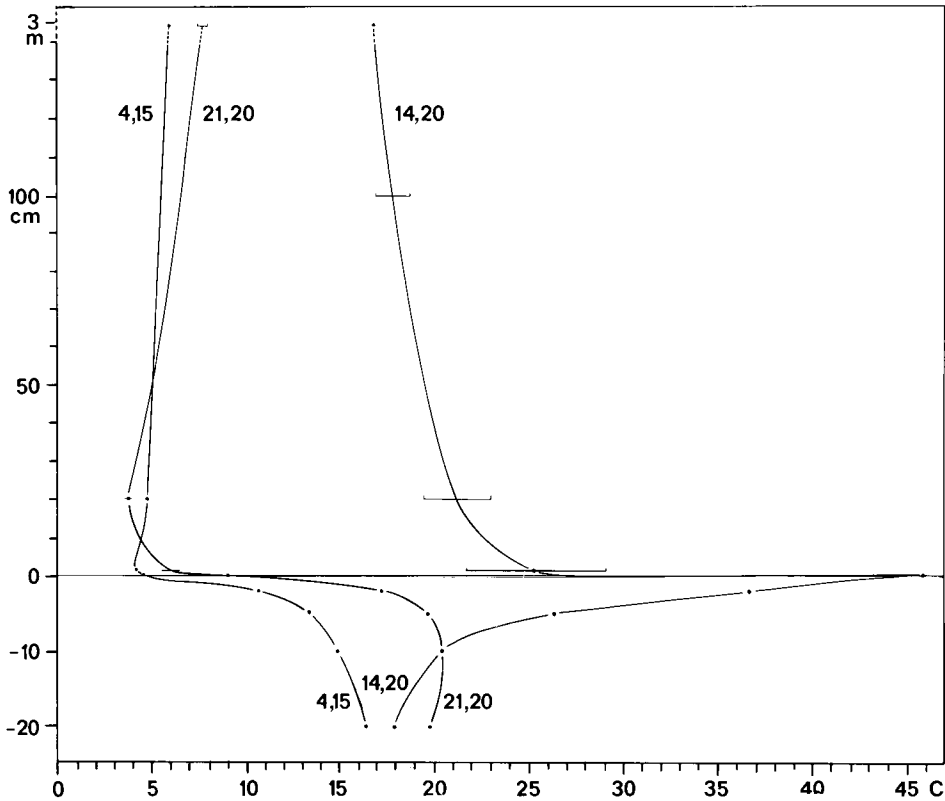
$$\frac{24z}{2\pi D} \quad (1.39)$$

De vertraging in dagen van de jaarlijkse temperatuurgolf is:

$$\frac{365 z}{2\pi D} \quad (1.40)$$



Figuur 10. Bodemtemperaturen tussen 13 juni 1958, 9.00 h en 14 juni, 5.00 h in kaal duinzand en duinzand onder een duindoornvegetatie. Uit Stoutjesdijk (1961).



Figuur 11. Temperaturen in en boven duinzand 13/14 juni, 14.20 h, 21.20 h en 4.15 h. Zie ook figuur 10. Uit Stoutjesdijk (1961).

In figuur 10 is te zien hoe het proces van warmteopname en -afgifte tot uitdrukking komt in de dagelijkse gang van de temperaturen in een rustende, vrijwel onbegreide duinzandbodem. Het zand was grijzig en had een albedo van 14%. Reeds om 9.00 h is er een sterke afname van de temperatuur met toenemende diepte, met dien verstande dat de temperatuur op 20 cm diepte nog iets hoger ligt dan op 10 cm diepte. De nachtelijke afkoeling is op 10 cm sterker geweest en de opwarming in de ochtenduren heeft dit nog niet ongedaan gemaakt. Tussen 2 en 10 cm is er dus een neerwaarts gerichte warmtestroom, tussen 10 en 20 cm is er warmtetransport in opwaartse richting. Al spoedig blijft dan de temperatuur op 20 cm diepte achter bij die op 10 cm en is op alle niveaus waarop gemeten werd de warmtestroom neerwaarts gericht. Vergelijk bij voorbeeld de temperatuurkromme voor 14.20 h in figuur 11.

Het warmtetransport komt tot stand door geleiding volgens de betrekking:

$$C = \lambda \frac{dt}{dz} \quad (1.41)$$

Hiermee is C de hoeveelheid warmte die een horizontaal vlak passeert (W/m^2), dt/dz is de temperatuurgradiënt (K/cm) en λ is de warmtegeleidingscoëfficiënt ($\text{W}/(\text{cm}\cdot\text{K})$ of $\text{J}/(\text{cm}\cdot\text{s}\cdot\text{K})$). In de kromme voor 14.20 h (figuur 11) neemt de temperatuur in de eerste 2 cm met $9,5^\circ\text{C}$ af. De gemiddelde temperatuurgradiënt is dan $4,25 \text{ K}/\text{cm}$. De bovenste centimeters van het zand zijn kurkdroog. Voor droog zand is volgens Tabel 6 $\lambda = 2,9 \times 10^{-3} \text{ W}/(\text{cm}\cdot\text{K})$ en voor C vinden we zo: $C = 2,9 \times 10^{-3} \times 4,25 = 12,3 \times 10^{-3} \text{ W}/\text{cm}^2 = 123 \text{ W}/\text{m}^2$. Vergelijk dit met de waarden die we eerder door directe meting vonden (secties 1.3 en 1.11). De gevonden waarde, die slechts illustratief bedoeld is, is een gemiddelde waarde voor de warmtestroom in de bovenste 2 cm van de bodem. Men ziet dat de temperatuurgradiënt met de diepte steeds afneemt. Dit is gedeeltelijk te verklaren uit een toename van λ met de diepte omdat het vochtgehalte van de bodem toeneemt. Daarnaast betekent het dat de warmtestroom naar beneden steeds afneemt, met andere woorden tijdens het opwarmingsproces ontvangt een bepaalde laag steeds meer warmte van boven dan hij naar beneden toe afstaat en zijn temperatuur stijgt dus.

Het is zo te begrijpen dat de dagelijkse gang van de temperatuur aan de oppervlakte zich steeds zwakker wordend en met vertraging naar de diepte toe voortplant. Zo wordt bij voorbeeld op 20 cm diepte het maximum pas om circa 20.00 h bereikt. Tot die tijd blijven de lagen erboven warmer. Er zijn zelfs diepten (enige dm) waarop de dagelijkse temperatuurmaxima om middernacht en diepten (5-10 m) waarop de jaarlijkse maxima midden in de winter bereikt worden. Het betreft hier natuurlijk wel heel kleine temperatuuramplituden, vooral in het laatste geval.

Voor het besproken voorbeeld van de kale zandbodem is de dempingsdiepte ongeveer 5 cm, waarbij te bedenken valt dat strikt genomen deze term hier niet helemaal toepasbaar is omdat de bodem niet homogeen is. Voor de verhouding van de amplitudes van de temperatuurgolven op twee verschillende diepten, bij voorbeeld 20 cm en 5 cm, geldt:

$$\frac{A_{20}}{A_5} = e^{-15/D} \quad (1.42)$$

Hieruit vinden we $D = 12,0 \text{ cm}$. Deze hogere waarde is begrijpelijk want de bodem heeft hier een hoger vochtgehalte, dat wil zeggen een hogere λ , terwijl ν in mindere mate met het vochtgehalte toeneemt.

De figuur toont nog enige bijzonderheden. De gemiddelde temperatuur op -2 cm ligt bij circa 20°C , op -20 cm iets lager. De maximumtemperatuur aan de oppervlakte ligt bij circa 46°C , het minimum bij $4,5^\circ\text{C}$ en het gemiddelde waarschijnlijk weer iets hoger dan op -2 cm . Dit met de diepte afnemende gemiddelde wijst er op dat de bodem over het gehele etmaal gerekend in dit jaargetijde een netto warmtetransport in benedenwaartse richting vertoont. Het opwarmingsproces van de bodem komt ook tot uiting wanneer de luchttemperaturen met de bodemtemperaturen worden vergeleken. De maximumtemperatuur van de lucht op 2 m hoogte is 17°C , de minimumtemperatuur is 5°C . In het algemeen ligt de gemiddelde bodemtemperatuur over langere perioden gerekend dicht bij de gemiddelde luchttemperatuur. Men ziet echter dat er vrij grote verschillen kunnen optreden, vooral bij kale grond en in tijden van sterke verwarming, doordat de nettostraling over het etmaal sterk positief is. De figuur toont ook

de grote invloed van de vegetatie. Vlak naast het kale zand was er een vrij ijle vegetatie van duindoorn (*Hippophae rhamnoides*) terwijl de zandbodem vrijwel identiek was aan de vorige, echter met dit verschil dat de oppervlakte bedekt was met een losse, 5 cm dikke laag grasresten van duinriet (*Calamagrostis epigeios*). Deze waren geheel uitgedroogd, evenals de bovenste 3 cm van het zand. De gemeten diepten zijn opgegeven ten opzichte van de oppervlakte van het zand. De temperatuurkrommen geven in principe hetzelfde beeld te zien als bij het kale zand, maar de amplituden zijn veel geringer en ook ligt de gemiddelde temperatuur op alle diepten veel lager.

Uit de krommen die het temperatuurverloop met de diepte weergeven voor verschillende tijdstippen, kan men berekenen hoeveel warmte de bodem tussen twee tijdstippen heeft opgenomen of afgestaan. Zo daalt bij voorbeeld de temperatuur van de bovenste centimeter van de bodem tussen 14.20 en 4.15 h de volgende morgen van circa 42,5°C tot 7°C (figuur 11). Uit Tabel 7, waarin de volumenwarmte van de zandbodem wordt opgegeven, leidt men zo af dat een zuiltje zand van 1 cm² oppervlak en 1 cm diep in deze periode 35,5 J heeft afgestaan. Men kan dit zo voor verschillende bodemlagen doen, of, waar de volumenwarmte van de grond weinig verandert met de diepte, eenvoudig het oppervlak tussen de beide krommen, in K · m vermenigvuldigen met de volumenwarmte. Een belangrijke grootte is de hoeveelheid warmte die de bodem 's nachts afstaat. Voor het kale zand werd zo berekend dat tussen 21.20 en 4.15 h door de bovenste 20 cm 1378 kJ/m² werd afgestaan. Hierbij is op te merken dat kennelijk in het begin van de nacht een deel van deze warmtestroom benedenwaarts gericht was, maar dat later in de nacht ook diepere bodemlagen een bijdrage aan de opwaartse warmtestroom zullen leveren. Op dezelfde manier werd berekend dat de warmteinhoud van de bodem onder de *Hippophae*-vegetatie 385 kJ/m² afnam over dezelfde periode en dezelfde diepte. Het lijkt niet te gewaagd te stellen dat deze cijfers een goede benadering geven van de totale warmtestroom die de bodem gedurende de nacht verlaten heeft (zie ook 1.13).

Ondanks het feit dat minder warmte wordt afgestaan, blijft de bodem onder de duindoorn toch 's nachts kouder dan het kale zand. Dat kan doordat het zand de nacht met een grotere warmteinhoud begint en de metingen gedaan werden in een tijd waarin over een langere periode gerekend de temperatuurstijging overheerst over de afkoeling. In het jaargetijde waarin de warmteafgifte overheerst, koelen kale, goed geleidende bodems sneller af dan slecht geleidende bodems of bodems die met een slecht gelei-

Tabel 7. Watergehalte en volumenwarmte (ν) op verschillende diepten in kaal duinzand en onder *Hippophae*. Naar Stoutjesdijk (1961).

Bodemtype	Diepte cm	Watergehalte (vol. %)	Volumenwarmte J/(cm ³ · K)
Kaal duinzand	0-6,5	0,0	1,40
	6,5-12	3,2	1,47
	12-22	4,2	1,49
Duinzand onder <i>Hippophae</i>	0-3	0,0	1,33
	3-20	4,2	1,47

dende laag zijn bedekt. Men bereikt dit in de tuinbouw door het strooien van turf-
molm.

Tot nu toe is de factor vochtgehalte van de bodem nauwelijks ter sprake gekomen. Deze heeft echter een zeer grote invloed, zowel via de albedo, de volumenwarmte en het geleidingsvermogen als via de verdampingswarmte en de stollingswarmte van water. Nat zand en nat veen hebben een kleinere albedo dan droog zand en veen en absorberen dus meer zonneënergie. Daar staat tegenover dat zij meer water verdampen en dit effect is veel groter zodat zij minder snel opwarmen in de zon. Veel belangrijker is nog dat zowel ν als λ met het watergehalte sterk toenemen, waardoor de opwarming van de oppervlakte overdag en de afkoeling 's nachts veel geringer zijn dan op droog veen en zand. Wij zien dat veen een geringere ν en een geringere λ heeft dan zand. Vooral bij droog veen zijn deze waarden uiterst laag en hier wordt de oppervlakte overdag dus zeer heet (en 's nachts zeer koud). Ook zien wij dat nat veen juist een grotere volumenwarmte heeft dan nat zand. Dit is te verklaren uit de veel grotere watercapaciteit van veen. Juist bij veen en speciaal hoogveen (*Sphagnum* heeft zeer kleine ν en λ) heeft drainage dus desastreuze effecten op het temperatuurklimaat aan en vlak boven het oppervlak. Men denke aan de grote nachtvorstschade die de aardappelteelt elk jaar in de Gronings-Drentse veenkoloniën ondervindt.

Met het watergehalte neemt ook ν lineair toe, maar λ neemt steeds langzamer toe. Het gevolg is dat een toenemend watergehalte niet blijvend gunstig is voor opwarming van de ondergrond. Anders gezegd: zowel zeer droge als zeer natte bodems zullen op zekere diepte minder snel opwarmen in de zomer (overdag) en afkoelen in de winter ('s nachts), de eerste vanwege de zeer geringe warmtegeleiding, de laatste vanwege de grote volumenwarmte.

Voor een aantal soorten bodem, gesteente en ander materiaal zijn de thermische gegevens in Tabel 6 samengebracht. Voor zand en klei neemt de dempingsdiepte bij toenemend vochtgehalte eerst toe en daarna weer af omdat het geleidend vermogen eerst sterker toeneemt dan de volumenwarmte ν en later het omgekeerde het geval is. Bij droog organisch materiaal neemt de dempingsdiepte af met de dichtheid omdat ν veel sterker toeneemt dan λ . Om dezelfde reden neemt met toenemend watergehalte D eerst af. Wordt het watergehalte hoger dan 10% dan stijgt λ sneller dan ν en de dempingsdiepte neemt weer toe.

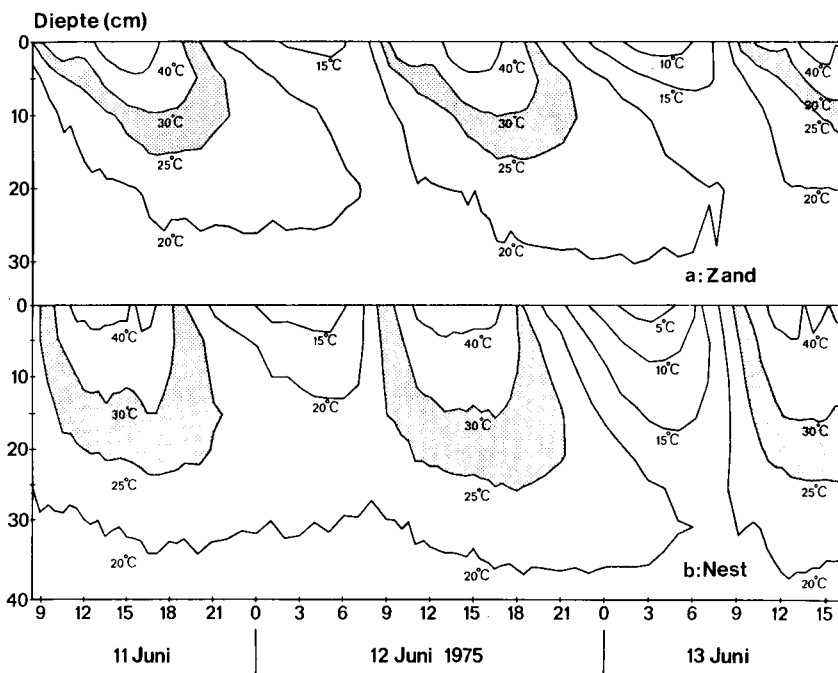
Opvallend zijn de lage waarden van D voor veen ten opzichte van zowel zand als klei bij een wat hoger watergehalte. Dit is vooral te danken aan de lage waarden van λ voor veen bij alle watergehaltes. Bij veen is het warmtegeleidend vermogen vooral te danken aan het water en dit heeft een vrij lage λ . Bij minerale gronden is de λ van het moeder-materiaal hoog en de rol van het water bestaat vooral daarin dat hierdoor een beter warmtecontact tussen de bodemdeeltjes tot stand wordt gebracht. Zeer los organisch materiaal met een geringe dichtheid, zoals de vlasvezels in de tabel, die te vergelijken zijn met een losse laag dood gras, heeft een dempingsdiepte vergelijkbaar met die van gesteente. Dit komt doordat het veel geringere geleidingsvermogen van het organische materiaal gecompenseerd wordt door de veel kleinere volumenwarmte en de veel grotere temperatuurschommelingen aan de oppervlakte.

De betekenis van de grootheden λ en D wordt goed geïllustreerd door het thermisch gedrag van een mierenhoop uit organisch materiaal zoals rode bosmieren die maken. Dit materiaal is een zeer slechte warmtegeleider, warmt daardoor in de zon aan de op-

pervlakte snel op en bereikt hoge temperaturen. Frevert (1957) beschrijft hoe wilde varkens in de Oostpruisische winter graag gebruik maken van grote mierennesten als een isolerende en droge onderlaag om hun leger te maken.

Anderzijds wijst Brandt (1980) er op dat de dempingsdiepte voor een intacte mierenhoop groot is (20–30 cm), veel groter dan voor zand (circa 10 cm) of voor het los gestorte materiaal van de mierenhoop. De structuur die mieren in het materiaal aanbrengen is dus blijkbaar van groot belang. Het thermisch gedrag van een intacte mierenhoop is, wat de dempingsdiepte betreft, te vergelijken met gesteente en Brandt (1980a) ziet hierin een aanwijzing dat het nest van *Formica polyctena* uit een rotsnest is geëvolueerd. Hij wijst er nog op dat de grotere dempingsdiepte de mieren meer ruimte geeft om hun broed onder optimale temperatuurscondities (25–30°C) te brengen (figuur 12).

Van Wijk en Derksen (1963) geven een theoretische behandeling van het thermische gedrag van bodems die uit twee verschillende lagen bestaan. Een veel voorkomend geval is dat van een vochtige zandbodem, bedekt met een laag droog strooisel of mos van enige centimeters dikte. Zonder berekening is al in te zien dat de isolerende laag slechts weinig warmte in de bodem laat doordringen, terwijl deze opgenomen wordt door een bodem met een vrij hoge volumewarmte. Deze zal daardoor slechts geringe temperatuurschommelingen vertonen vergeleken met een kale zandbodem. Bereke-



Figuur 12. Isothermen in zand (a) en in het centrum van een mierennest (b). In het nest is er meer ruimte tussen de isothermen van 25°C en 30°C, om de poppen bij optimale temperaturen te plaatsen. Naar Brandt (1980).

Tabel 8. Temperaturen in vrijwel kaal duinzand en in zand met een dichte moslaag (van *Calliergonella*). De diepten zijn gemeten vanaf de oppervlakte van het zand. Meting op 17 januari 1957, 13.00 h, luchttemperatuur 0,8 °C.

Diepte (cm)	Temperatuur (°C)	
	Duinzand	Mos
0-2,5	0,4	1,9
5	-0,2	4,1
10	-0,2	4,6

ningen bevestigen dit. Voor sneeuw die valt op een bodem met een hoog watergehalte, zoals in de winter meestal het geval is, geldt hetzelfde.

Bij het binnendringen van vorst in de bodem speelt het warmtegeleidingsvermogen uiteraard een grote rol. Vooral in korte vorstperioden kan zo een slecht geleidende laag organisch materiaal die de bodem bedekt, het verschil betekenen tussen bevroren en niet bevroren van de bodem. Houtsnippen kunnen dan in een ruige vegetatie met veel mos en dode grasresten hun snavel nog in de grond boren en mollen zijn hier nog actief, terwijl dit in kort grasland niet meer mogelijk is. Een voorbeeld van de verschillen die kunnen optreden geeft tabel 8, waarbij duinzand, ijl begroeid met het 1–2 cm hoge mosje *Tortula ruraliformis* (duinsterretje) en enige rozetten van wintertherofyten, vergeleken werd met een zandbodem met een open begroeiing van kruipwilg terwijl de oppervlakte bedekt was met strooisel en een 4 cm dikke laag mos (*Calliergonella cuspidata*). De metingen werden gedaan op een stralende winterdag rond het middaguur bij een luchttemperatuur van 0,8°C, terwijl in de voorafgaande heldere, windstille nacht de temperatuur in de weerhut gedaald was tot -4,5°C, op 10 cm hoogte boven het kale zand tot -10,4°C en in de kruipwilgvegetatie tot -12,0°C. De bovenste 2 cm van het zand waren ontdooid, daaronder was de bodem bevroren. In het bijna kale, goed geleidende duinzand was blijkbaar de koude 's nachts dieper doorgedrongen dan onder het isolerende mosdek. In de winter, wanneer over het etmaal gerekend de stralingsbalans van de oppervlakte negatief is, kunnen deze verschillen in bodemtemperatuur zich de gehele dag handhaven.

Bij het bevroren van de bodem speelt ook het watergehalte een belangrijke rol, niet alleen omdat geleidbaarheid en volumewarmte van de bodem hierdoor sterk worden beïnvloed, maar ook omdat bij bevriezing van water veel warmte vrijkomt (334 J/g). In nat veen dringt de vorst slechts langzaam naar de diepte door en ook het ontdooien gaat zeer langzaam. Hierbij is te bedenken dat het bevroren en het ontdooien van de bodem niet eenvoudig elkaars omgekeerde zijn. IJs heeft wat ν en λ betreft geheel andere eigenschappen dan water (tabel 6). De waarde van ν is minder dan de helft van die van water en de waarde van λ is bijna 4 maal zo hoog. Vooral bij nat veen, waar in de eerste plaats het water de thermische eigenschappen bepaalt, wordt tijdens het

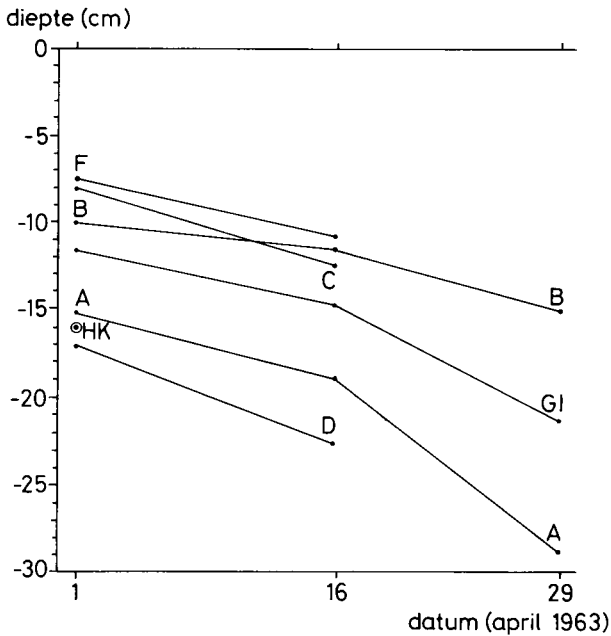
bevriezen de warmte afgevoerd door een goed geleidende laag ijs, terwijl bij het ontdooien de warmte aangevoerd wordt door een slecht geleidende laag stilstaand water. Bij minerale grond zal dit effect veel minder sterk zijn omdat het moedermateriaal zo'n grote rol speelt (kleinere watercapaciteit, grotere λ , want ook natte minerale bodems bestaan voor het grootste gedeelte uit aarde).

Het ontdooien kan in hoogveen zo langzaam gaan (zeer hoog watergehalte, relatief lage λ), dat de bodem tot laat in het voorjaar koud blijft, terwijl de temperaturen vlak onder en boven de grond hoog kunnen worden. Na de strenge winter in 1963 werd in Drenthe zelfs op 29 april nog hier en daar ijs in het veen waargenomen. De luchttemperaturen zijn dan op zonnige dagen vlak boven de grond al tot 20–25°C gestegen. Dit betekent dat hoogveenplanten dan aan een enorme waterstress zijn blootgesteld: sterke transpiratie bij geringe wateropname. Het is immers bekend dat zelfs beneden de 5°C de wateropname door wortels van hogere planten al vrijwel stilstaat.

Hoogveen is in het voorjaar dus voor planten een fysiologisch zeer droog milieu. Bovendien moeten deze planten aangepast zijn aan late nachtvorsten in het voorjaar en zeer vroege in het najaar. Dat betekent weer: of grote vorstresistentie van de tere, pas uitlopende plantedelen of een kort vegetatie seizoen in een toch al zeer voedselarm milieu. Wij zien nu: dat pijpestrootje (*Molinia caerulea*) en snavelbies (*Rhynchospora*) zich inderdaad zeer laat ontwikkelen; dat de zonnedauwsoorten (*Drosera*) zeer oppervlakkig wortelen, zo de koude ondergrond mijddend, waarbij ze het geringe wortelvolume compenseren met bijvoeding door het vangen van insecten; dat allerlei andere veenplanten, zoals veenbes (*Oxycoccus*), lavendelheide (*Andromeda*) en dopheide (*Erica*) altijdgroen zijn met stevige leerachtige bladeren en wortels die zeer weinig gevoelig zijn voor lage temperaturen bij de wateropname (Firbas, 1931).

Kleine verschillen in het bodemtemperatuurregime kunnen dus heel belangrijk zijn voor de veenvegetatie en deze verschillen bestaan inderdaad: in hoogvenen vinden wij relatief droge bulten en natte slenken. Volgens het bovenstaande zullen de bulten dus het eerst bevroren en het eerst ontdooien. Maar in wind- en sneeuwrijke gebieden zoals Lapland, waar de wind de sneeuw van de bulten afblaast, kan de felle koude ongehinderd in de bulten doordringen terwijl de slenken door het sneeuwdek geïsoleerd zijn. Hier kunnen ijsklonten in de bulten ontstaan, die zelfs 's zomers niet meer verdwijnen (Palsa-venen). In Nederland speelt dit sneeuw-effect nauwelijks een rol. Hier treedt echter een andere complicatie op: de bulten zijn meestal met een dichte vegetatie van dophei, struikhei of eenarig wollegras (*Eriophorum vaginatum*) begroeid, de slenken dragen boven het mosdek een heel ijle vegetatie die 's winters bovendien grotendeels is verdwenen. Nu werkt dichte vegetatie sterk remmend op het warmtetransport en zo kan het gebeuren dat de natte slenken eerder bevroren en ontdooien dan de droge bulten. Veldbiologen die in onze hoogveengebieden wonen, moeten dan ook door schade en schande leren dat zij 's zomers van bult tot bult moeten springen maar 's winters bij vorst het beste door de slenken kunnen lopen. Door de bulten zakt men dan heen.

Om de invloed van watergehalte en vegetatiedichtheid te bestuderen, zijn na de strenge winter van 1963 op 180 plaatsen in Drenthe vorstdieptemetingen in hoogvenen verricht, telkens op drie tijdstippen: 1, 16 en 29 april (figuur 13). De metingen hadden zowel in bulten (GI) en slenken (HK) van levend hoogveen plaats alsook in uitgedroogd en half vergraven hoogveen en daar zowel op kale droge turf (A en D) als onder



Figuur 13. Vorstdiepten in hoogveen in Drenthe op drie verschillende data.

- A = kale, droge turf
- B = dichte struikhei op droge turf
- C = matig dichte pijpestrovegetatie op matig droge turf
- D = kale, droge turf
- F = zeer dichte *Molinia* op natte turf
- GI = bulten van levend hoogveen, vochtig
- HK = slenken van levend hoogveen, nat

dichte *Calluna* (B), bovendien onder matig dichte *Molinia* op matig droge turf (C) en onder zeer dichte *Molinia* op natte turf (F). Wij zien uit de resultaten dat de dichtheid van de vegetatie belangrijker is dan het vochtgehalte van de grond. De vorstdiepte in de natte open slenken was op 1 april gemiddeld -16 cm tegen $-11,5$ cm in de droge dichte bulten. Op 16 april viel er in de slenken helemaal geen ijs meer te sonderen. De

Tabel 9. Gemiddelde vorstdiepten (cm) in hoogveen (diverse biotopen).

Biotoop	1 april	16 april
Dichte vegetatie	9,7	12,7
IJle of geen vegetatie	16,1	18,3
Droog veen	13,1	16,4
Nat veen	11,9	13,8

ontdooiing in de zeer dichte vegetaties B en F verliep langzaam, die op de kale droge turf (A en D) het snelst. Middelen wij nu alle dichte vegetaties en alle ijle vegetaties (ongeacht de vochttoestand), evenzo alle droge en alle natte (ongeacht de vegetatie), dan blijkt (tabel 9) dat droog veen inderdaad sneller ontdooit dan nat, en een ijle vegetatie sneller dan een dichte. Ter vergelijking vermelden we nog dat in tuingrond al op 1 april geen ijs meer aanwezig was.

1.13 De situatie 's nachts

1.13.1 De warmtehuishouding, nachtvorst

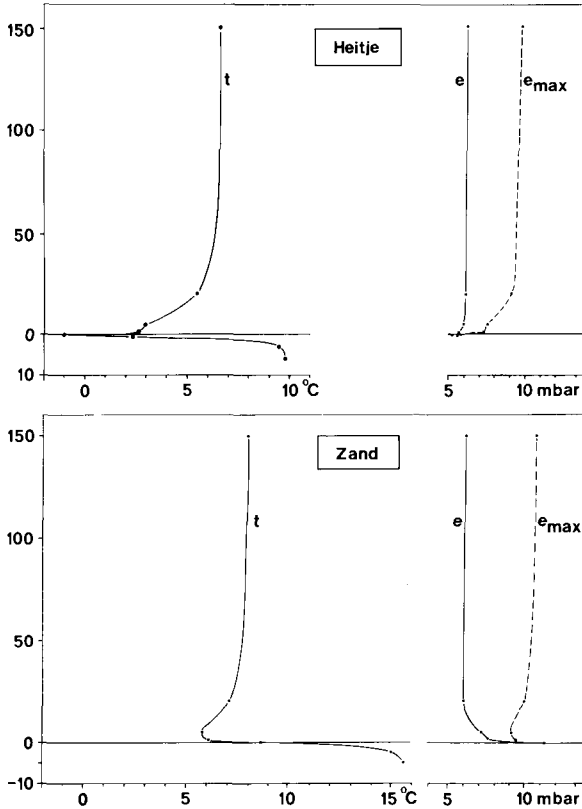
'Moreover, we have often observed that cold seems to descend from above; for, when a thermometer hangs abroad in a frosty night, the intervention of a cloud shall immediately raise the mercury ten degrees; and a clear sky shall again compel it to descend to its former gauge.'

Gilbert White 1788

De situatie in een heldere nacht is, wat de straling betreft, een vereenvoudiging van wat we overdag zien. De zonnestraling valt weg en we hebben slechts te doen met warmtestraling. Er is een inkomende warmtestroom van de hemel en een uitgaande stroom warmtestraling van de bodemoppervlakte. De laatste is in een heldere nacht steeds duidelijk sterker dan de eerste. Er is dus een negatief saldo op de stralingsbalans (Tabel 10). Dit netto verlies aan warmtestraling wordt vaak gemakshalve als de (nachtelijke) uitstraling aangeduid. Dit netto verlies in de lange golflengten is er overdag ook, zelfs sterker door de hogere oppervlaktetemperaturen, maar dan staat er een sterke winst door de zonnestraling tegenover (zie ook 1.5.4.).

Tabel 10. Energiebalans in W/m^2 van een heitje en van kaal zand.

	Heitje	Zand
In		
Warmtestraling hemel en omgeving	264,5	264,5
Warmtestroom uit de bodem	20,2	83,9
Subtotaal	284,7	348,4
Aan lucht onttrokken	25,8	5,4
Totaal	310,5	353,8
Uit		
Uitstraling	310,5	353,8



Figuur 14. Temperatuur- en dampspanningsprofielen boven zand en boven een heitje op een heldere windstille avond.

Voor het totale beeld kijken we nu aan de hand van een concreet voorbeeld naar de energiebalans van de bodemoppervlakte en naar de temperaturen van de lucht erboven en de bodem eronder (figuur 14). Het betreft een grassig heitje dat de naam heide nauwelijks meer verdient. Dorre grasresten en mos bedekken de bodem en vormen een vrij egaal oppervlak; daaronder is een viltige humeuze zode.

Na een winderige, gedeeltelijk bewolkte dag in het begin van mei, met een maximumtemperatuur op ooghoogte van 13°C , wordt omstreeks zonsondergang de lucht geheel helder. De wind wordt zwakker en is om negen uur, drie kwartier na zonsondergang, vlak bij de bodem nog nauwelijks waarneembaar maar beweegt nog wel de toppen van de bomen. De temperatuur van de oppervlakte is dan al gedaald tot -1°C , dauwvorming is nog niet waarneembaar. De luchttemperatuur is op 1 cm boven de oppervlakte $2,6^{\circ}\text{C}$ en neemt naar boven geleidelijk verder toe, zodat op 1,50 m $6,6^{\circ}\text{C}$ gemeten wordt. Het temperatuurprofiel van de lucht is dus het spiegelbeeld van wat het overdag was. Een dergelijke temperatuuropbouw van de atmosfeer wordt een inversie genoemd. Evenals er overdag een geleidelijke opwarming van de atmosfeer van onde-

ren af is, is er 's nachts een afkoeling. Deze afkoeling plant zich voort tot op enige honderden meters hoogte, zodat de inversie duidelijk te zien is op de temperatuurprofielen van de gehele atmosfeer die in het dagelijks weerbericht gepubliceerd worden.

In de bodem neemt de temperatuur naar beneden sterk toe; op 10 cm diepte is de temperatuur al $9,8^{\circ}\text{C}$. Ook onder de oppervlakte is het temperatuurprofiel dus omgekeerd.

Het profiel van de absolute dampspanning is bijna een rechte verticale lijn. Maar dankzij de lagere temperaturen is bij de grond het verzadigingsdeficit veel geringer dan op grotere hoogte. De temperatuur van de oppervlakte ligt zelfs iets beneden het dauwpunt van de lucht erboven. Als de geringe toename van de dampspanning met de hoogte reëel is, zou dit wijzen op een beginnende dauwvorming, dat wil zeggen op een waterdamptransport in benedenwaartse richting, al is deze nog niet direct waarneembaar.

De temperatuurprofielen laten zien dat er een voortdurend warmte transport naar de oppervlakte is, zowel uit de lucht als uit de bodem. Waar blijft de energie die aan het oppervlak arriveert? Het antwoord levert de energiebalans (Tabel 10). Van de energie die het oppervlak door straling verliest ($310,5 \text{ W/m}^2$) wordt slechts een deel gecompenseerd door de warmtestraling van de atmosfeer ($264,5 \text{ W/m}^2$). De rest van het verlies (46 W/m^2) moet gedekt worden door de warmte die door de koude oppervlakte aan de lucht erboven en aan de warmere bodem onttrokken wordt. De warmtestroom vanuit de lucht is wat groter dan die uit de bodem en slechts gering vergeleken met de hoeveelheid warmte die overdag door een door de zon verwarmd oppervlak aan de lucht wordt afgegeven. Dat er toch nog vrij aanzienlijke temperatuurgradiënten optreden, is te danken aan de geringe turbulente uitwisseling. Terwijl overdag de hoge temperaturen van de onderste luchtlagen de uitwisseling bevorderen, is 's nachts ook wat dit betreft de situatie omgekeerd. De koude zwaardere lucht bij de bodem verzet zich tegen menging met hogere luchtlagen, de opbouw van de atmosfeer is stabiel.

Het is ook hier weer mogelijk een warmteoverdrachtcoëfficiënt te berekenen volgens $L = \alpha \cdot \Delta t$, waarbij Δt het temperatuurverschil tussen de lucht op 1,50 m en het oppervlak is. Deze berekening geeft: $\alpha = 25,8 \text{ W/(m}^2\text{)}/(7,7^{\circ}\text{C}) = 3,4 \text{ W/(m}^2 \cdot \text{K)}$, een lage waarde vergeleken met wat overdag gevonden wordt, zeer begrijpelijk vanwege de stabiliteit van de lucht.

Tussen de oppervlakte en 1 cm hoogte is er een temperatuurverschil van $3,6^{\circ}\text{C}$. Naar boven toe wordt de temperatuurgradiënt veel vlakker, zoals te verwachten is, omdat de uitwisseling naar boven toe sterker wordt. Wanneer we uitrekenen hoeveel warmte door geleiding in de onderste cm wordt getransporteerd, dan komen we op $3,6^{\circ}\text{C} \times 2,59 \text{ W/(m}^2 \cdot \text{K}) = 9,31 \text{ W/m}^2$ (de warmtegeleidingscoëfficiënt voor lucht is $0,0259 \text{ W/(m} \cdot \text{K)}$). Dit is veel minder dan de opgenomen warmte die uit de energiebalans berekend werd, een bewijs dat ook hier ondanks de windstilte het turbulent transport toch nog een rol speelt. Nyberg (1938) vond bij zijn metingen boven sneeuw in windstille heldere nachten dat op 1 mm hoogte nog duidelijk een effect van turbulentie aanwezig was. Zoals gezegd levert het dampspanningsprofiel een indicatie voor een beginnende dauwvorming. Deze is in de energiebalans buiten beschouwing gelaten omdat ze energetisch op dit tijdstip nog zeer weinig gewicht in de schaal legt.

In nachten met een gesloten wolkendek op geringe hoogte is de atmosferische straling ongeveer even sterk als de uitstraling, en de nachtelijke afkoeling verloopt dan zeer langzaam. Soms kan zich ook snel een wolkendek vormen in een heldere nacht. De

temperatuur op ooghoogte kan dan in korte tijd een graad of vijf stijgen en bij de grond nog meer. De drijvende kracht die de inversie in stand hield is dan weggevallen en door de turbulente uitwisseling wordt de koude lucht beneden gemengd met warmere lucht uit hogere niveaus.

Onmiddellijk na de metingen op het heitje werden metingen gedaan aan een kale zandplek van ca. 10 m × 10 m op ongeveer 10 m afstand van het eerste meetpunt. We zien hier een heel ander beeld. De bodemtemperaturen liggen hoger en de oppervlakte-temperatuur is 8,6°C, bijna 10°C hoger dan op het heitje. De oppervlakte is ook nog steeds warmer dan de lucht erboven. Deze is het koudst op 5 cm hoogte — maar daar nog altijd 3°C warmer dan boven de hei — en neemt dan weer toe in temperatuur met de hoogte zodat op 1,50 m 8°C gemeten wordt, 1,4°C hoger dan boven de hei. De meest ongedwongen verklaring van het temperatuurprofiel lijkt te zijn dat koude lucht van de omgeving binnenstroomt. Er zijn echter gevallen waarbij men voor dit verschijnsel een vrij gecompliceerde, niet geheel bevredigende verklaring te hulp moet roepen (Berenyi, 1967). Een belangrijk punt is echter dat deze situatie steeds boven kale grond optreedt. Hier compenseert de warmtestroom uit de bodem steeds een groot deel van de nachtelijke uitstraling en moet men de stralingsprocessen in de atmosfeer zelf veel meer in de beschouwingen betrekken. Het dampspanningsprofiel laat zien dat het zand, dat aan de oppervlakte droog is, nog waterdamp aan de lucht afgeeft. Door de hogere temperaturen van de lucht is het verzadigingsdeficit op alle niveaus groter dan op dezelfde hoogte boven de hei.

De stralingsbalans is sterker negatief dan boven de hei dankzij de hogere temperatuur van de oppervlakte. Dit verlies wordt echter vrijwel geheel gecompenseerd door de warmtestroom uit de bodem, die hier veel groter is dan bij het heitje. We schrijven vrijwel geheel, afgaande op de gemeten posten van de energiebalans. Wanneer we op de temperatuur- en dampspanningsmetingen afgaan, zien we dat dit verlies niet alleen volledig gecompenseerd wordt, maar dat zelfs nog warmte en latente warmte in de vorm van waterdamp aan de lucht wordt afgegeven. De discrepantie is goed te verklaren uit kleine fouten die in de meting van de componenten van de energiebalans gemaakt zijn, vooral waarschijnlijk in de meting van de warmtestroom. Ook over de gehele nacht gerekend is het bij onbedekte grond een gewoon verschijnsel, dat de door uitstraling verloren warmte geheel of vrijwel geheel door de warmtestroom uit de bodem gedekt wordt. Aan de andere kant compenseert bij slecht geleidende bodems de warmtestroom uit de bodem slechts een betrekkelijk klein gedeelte van het warmteverlies door straling. Voor de temperaturen aan de oppervlakte en daarboven is de warmtehuishouding van de bodem dus van grote betekenis.

Op een heldere voorjaars- of zomeravond kan de lucht boven heide zeer sterk afkoelen. Voor wie dan daarna een uitgestrekt stuifzand ingaat, is het verschil enorm, even sterk als wanneer men van het land komend de stad binnengaat. De oorzaak is in beide gevallen grotendeels dezelfde. Door de grote uitgestrektheid is het effect ook op 1,50 m hoogte duidelijk. De temperaturen boven het stuifzand nemen dienovereenkomstig toe van af de rand naar het centrum. Wanneer zich boven de hei een metershoge stralingsnevel vormt, kan deze boven het stuifzand geheel ontbreken (Stoutjesdijk, 1959).

Het is uit dit voorbeeld en de beschouwingen over de energiehuishouding begrijpelijk, dat in heldere windstille nachten het bereikte minimum sterk beïnvloed wordt door de thermische eigenschappen van de bodem. Hoe kleiner de warmtestroom uit

de bodem, des te meer warmte aan de lucht onttrokken wordt en des te lager de temperatuur aan de oppervlakte en daarboven zal zijn. Zand blijft aan de oppervlakte warmer dan venig materiaal en gesteente blijft weer warmer dan zand (De Felice, 1968).

In de reeks: gesteente, zand, venig materiaal treden overdag steeds hogere oppervlaktetemperaturen op, de dagelijkse gang van de oppervlaktetemperatuur neemt in deze volgorde dus sterk toe.

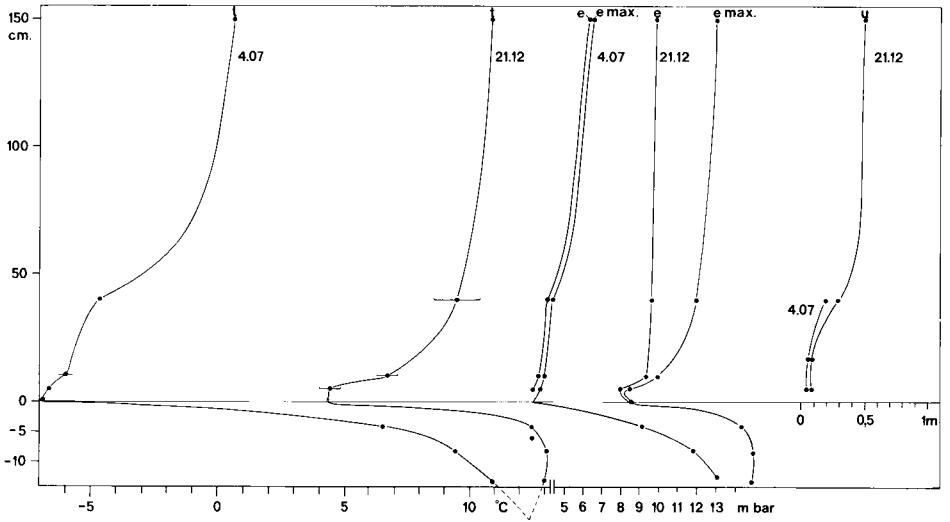
Het optreden van extreem lage minima boven slecht geleidende bodem heeft altijd veel meer aandacht getrokken dan het ontbreken daarvan boven gesteente, terwijl toch beide verschijnselen biologisch zeer belangrijk zijn. Lidberg (1984) vergelijkt gesteente met een ouderwetse tegelkachel die de overdag opgespaarde warmte 's nachts geleidelijk afstaat. Stenige zuidhellingen zijn in Scandinavië bekend om hun interessante flora met zuidelijke en continentale soorten. Dat overdag op gesteente de temperaturen niet extreem hoog zijn, zal in dit verband ook zijn betekenis hebben.

Als bodems met lage minimumtemperaturen zijn bij voorbeeld hoogvenen bekend, met name wanneer ze ontwaterd zijn. Droog organisch materiaal is een slechte warmtegeleider en heeft een geringe volumewarmte. Een tweede voorbeeld is heidebodem die met enkele centimeters ruwe humus is bedekt (Stoutjesdijk, 1959). Ook ruig grasland met een dikke laag dor organisch materiaal op de bodem, en kaalkapvlakten in bossen met bochtige smele of pijpestrootje (Geiger, 1961) vallen in deze categorie.

In deze terreinen treedt vaak nachtvorst op. Hieronder verstaat men vorst op een hoogte van 10 cm boven de grond. Vanwege het grote belang van nachtvorst voor de landbouw (en voor jonge boomaanplantingen) voert een aantal meteorologische stations naast metingen op normale hoogte ook metingen met minimumthermometers op 10 cm hoogte boven kort geknipt gras uit. Het betreft hier vaak minerale bodems met weinig humus en het zal dus duidelijk zijn dat boven slecht geleidende bodems of bodembedekkingen (dor gras e.d.) de minima nog ettelijke graden lager kunnen zijn. De minima liggen hier dikwijls meer dan 5°C lager dan op de genormeerde stations van het K.N.M.I. Het gaat in beide gevallen om thermometers die op 10 cm hoogte in speciale kleine weerhutjes geplaatst werden. Op een droog rietveld in Zuidelijk Flevoland lag bij voorbeeld tussen 28 april en 5 mei 1976 het minimum bij -15,0°C, op een weerstation in het nabijgelegen Swifterbant bij -9,4°C. We geven dit voorbeeld ook om een indruk te geven van de extreem lage temperaturen die in dit jaargetijde kunnen optreden. Een extreem geval is de bedekking met sneeuw, die de warmtestroom uit de bodem zeer effectief vermindert. Doordat in dit geval vaak gehele landstreken bedekt zijn, heeft de sneeuw ook grote invloed op de minimumtemperaturen op grotere hoogte.

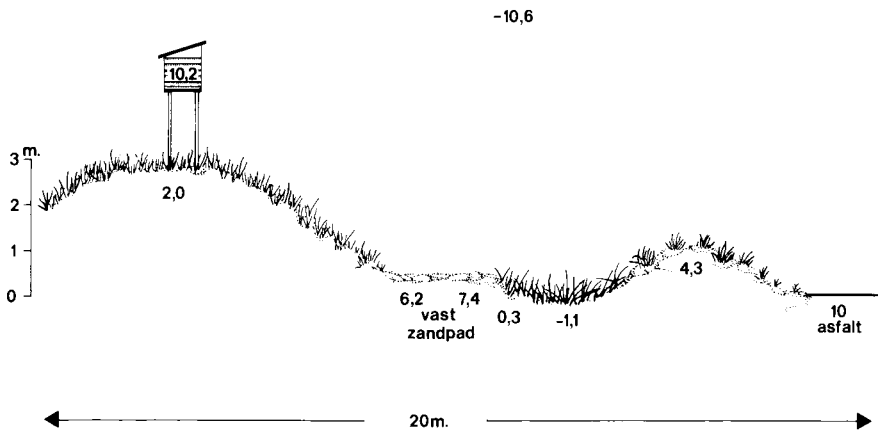
Woudenberg (1969) heeft een analyse uitgevoerd van alle beschikbare gegevens van meteorologische stations waar op de boven beschreven wijze minimumtemperaturen gemeten worden. Hij vond een duidelijke correlatie met het agrarische grondgebruik en de bodemgesteldheid. In graslandgebieden werden lagere minima gemeten dan in gebieden met hoofdzakelijk akkerbouw.

Metingen aan het begin en het einde van een heldere, windstille nacht in een sterk nachtvorstgevoelige situatie worden in figuur 15 en 16 weergegeven. Het betreft hier metingen in een duinvallei aan de binnenduinrand. De begroeiing was een ijle Calamagrostisvegetatie; een 4 cm dikke laag dode grasresten, die volkomen uitgedroogd was, bedekte de bodem. (De metingen die hier rond het middaguur gedaan werden, zijn in



Figuur 15. Temperatuur- en dampspanningsprofielen aan het begin en het eind van een heldere nacht in een duinvlei bij Oostvoorne, 11 juni 1958, 21.12 h en 12 juni 1958, 4.07 h. Naar Stoutjesdijk (1961).

figuur 30 weergegeven). De netto uitstraling bedroeg 's avonds $76,9 \text{ W/m}^2$ en de volgende morgen $48,9 \text{ W/m}^2$. Nemen we daarvan het gemiddelde, dan is de netto uitstraling voor de hele nacht 1591 kJ/m^2 . Uit de temperatuurkrommen en de volumenwarmte van de bodem wordt geschat dat hiervan 569 kJ/m^2 door de bodem werd geleverd, dus ruim eenderde. De rest werd dus aan de lucht onttrokken als voelbare warmte en als



Figuur 16. Oppervlaktetemperaturen in een duinvleitje, 23 augustus 1972, 21.20 h. Ook aangegeven is de weerhuttemperatuur en effectieve stralingstemperatuur van de hemelkoepel. De koudste plek is die waar de metingen van figuur 15 gedaan werden.

condensatie- en stollingswarmte die bij dauw en rijpvorming vrijkomt. Er was een dauwval van ten hoogste 0,22 mm (voor de wijze van berekening zie 1.13.2). Dat het hier om een zeer lokaal effect gaat, bewijst het feit dat een aardappelakker op 100 m afstand geen vorstschade had, terwijl in onze vallei de temperatuur op 0,3 cm tot -7°C daalde. Ter vergelijking beschikken we over minimumtemperaturen op 10 cm hoogte van enige kuststations. In Ypenburg was het minimum 7°C , in Valkenburg 2°C en in Vlissingen 8°C . Slechts op enkele stations in het binnenland werd lichte nachtvorst gemeten (-1°C). In deze vallei werd in juli en augustus van 1956 tot 1964 in 17 nachten nachtvorst gemeten. De minima lagen tussen $-0,1$ en $-2,7^{\circ}\text{C}$ (gemiddeld -1°C). In de betreffende nachten lagen de minima, ook op 10 cm hoogte en in dezelfde soort hutjes gemeten, op het vliegveld Valkenburg gemiddeld 6°C hoger en op het vliegveld Ypenburg gemiddeld $8,5^{\circ}\text{C}$ hoger.

Naast de warmtehuishouding van de bodem is het reliëf van grote betekenis voor de minimumtemperaturen. Laagten in het terrein staan bij bosbouwers en tuinders bekend als vorstkuilen. De opvatting is dat koude lucht naar een dergelijke laagte toestroomt. Deze is weliswaar niet kouder dan de koude lucht die zich in de laagte vlak bij de grond vormt, maar hij verdringt daar ook de lucht op hogere niveaus. Dit gemakkelijk dan weer de afkoeling van lagere luchtlagen door verminderde tegenstraling en verminderde uitwisseling, waardoor minder warmte wordt aangevoerd. Bovendien belemmert een dikkere laag koude lucht menging met de warmere bovenlucht. En verder is de kans op menging door turbulentie geringer, omdat depressies in het terrein bij de grond in het algemeen meer beschut tegen wind zijn. Ook is vaak het temperatuureffect van de nachtelijke uitstraling sterker omdat zich in kommen meer strooisel verzamelt en een dikkere humuslaag vormt, die warmteïsoleerend werken. Tenslotte spelen vooral in diepere kommen het vroeger ondergaan en later opgaan van de zon een rol. Vanzelfsprekend daalt in situaties waar de koude lucht kan wegstromen, zoals op heuveltoppen, de temperatuur bij de grond niet zo sterk als op vlak terrein. In het bergland ontstaat in heldere nachten vaak een duidelijke wind door de afstromende koude lucht (Hangabwind of dalwind).

In extreme vorm vinden we dergelijke vorstkuilen in de kalkalpen. Hier komen grote diepe kommen voor, dolinen genaamd. Een beroemd voorbeeld is de Gstettner Alm bij Lunz (Niederösterreich) op 1270 m boven zeeniveau. Op de bodem zijn hier wel temperaturen gemeten die 30°C lager waren dan die op de rand, bij een hoogteverschil van 60 m. De vegetatiezonering is hier omgekeerd: bovenaan de helling goed ontwikkelde sparren, lager kleine kromme sparren, op de bodem *Pinus mugo*, een kleine kruipende den die normaliter aan de boomgrens gevonden wordt (Sauberer & Dirmhirn, 1953). In de Creux du Van (Zwitserse Jura bij Neuchâtel), een 150 m diepe trechter in een plateau op 1400 m boven de zeespiegel, bevindt zich onderin zelfs een boomloze 'alpiene' zone en op de bodem wordt ook 's zomers ijs in de grond aangetroffen (permafrost), terwijl 's winters temperaturen van -50°C zijn gemeten.

Om een idee te geven van de grootte van de effecten, vermelden we dat in zwak glooiend terrein bij hoogteverschillen van 1,5 m op 10 cm hoogte temperatuurverschillen van 4°C optreden (Geiger, 1961). Stoutjesdijk (1959) vergeleek de minimumtemperaturen in een depressie in een terrein die ongeveer 3 m diep, 50 m breed en enige honderden meters lang was, met die op het omliggende vlakke heideterrein. In negen windstille, heldere nachten waren de verschillen met de omringende vlakke heide vrij gering,

nl. 0,2 tot 1,8°C (gemiddeld 0,7°C).

Het omgekeerde effect, nl. dat van een lage heuvelrug vergeleken met vlak terrein, leek wat sterker te zijn. Op een vrij steile heuvelrug van 3 m hoogte waren in 5 stralingsnachten de minimumtemperaturen 1,8 tot 4,2°C hoger dan boven de omringende vlakke hei. Op een hoge heuvel (30 m) waren de minima in twee heldere nachten 5,1 en 6,5°C hoger dan in het omringende vlakke terrein. In deze drie gevallen ging het steeds om een homogene heidevegetatie. De bladontwikkeling van eikenstruiken op de hoge heuvel was bijna twee weken vroeger dan op de vlakke hei. Pinkhof deed soortgelijke waarnemingen (Stoutjesdijk, 1959).

Een ideaal model van een vorstkuil waarin het effect van een kom met dat van een slecht geleidend substraat gecombineerd is, kan men maken door van polystyreen-schuim een kuip te maken in de vorm van een afgeknotte pyramide. Hierin daalde de temperatuur in tien heldere nachten gemiddeld 6,7°C beneden de temperatuur van de omgeving, die met kort gras was begroeid. Voor het optreden van lage minimumtemperaturen zijn uiteraard, behalve de terreinvorm en de bodembedekking, ook de macrometeorologische omstandigheden van belang, te weten windstilte, een heldere hemel en droge lucht. Verder is de temperatuur van de vorige dag mede bepalend voor het minimum dat 's nachts bereikt wordt. In het voorjaar wordt vaak aan deze voorwaarden voldaan (vergelijk de meiwaarden in figuur 3).

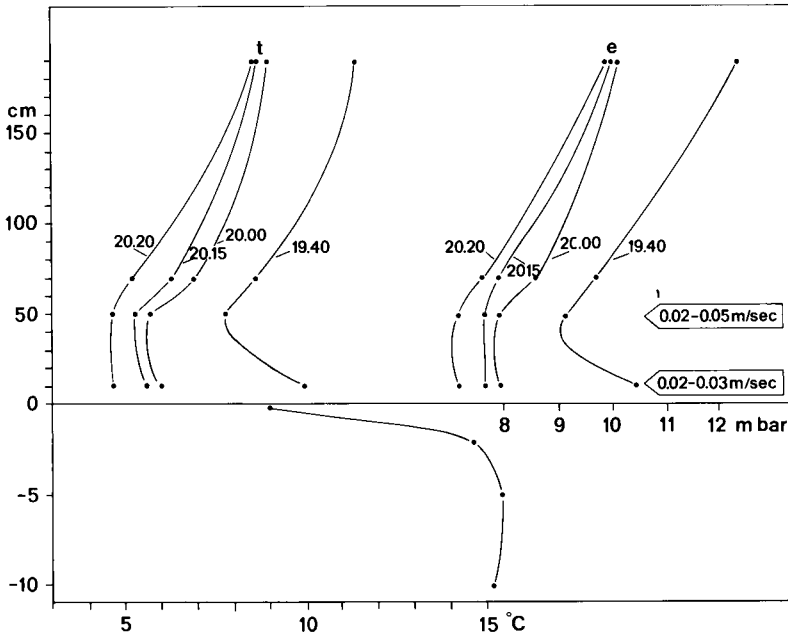
De vochtigheid van de lucht is niet alleen van belang in verband met de afhankelijkheid van de atmosferische straling van de dampspanning, maar ook omdat bij een hoge dampspanning het dauwpunt van de lucht spoedig bereikt wordt. De condensatiewarmte die bij de dauwvorming vrijkomt, vertraagt de verdere afkoeling en dit effect is veel sterker bij hogere dan bij lagere temperaturen zoals hieronder nader uiteengezet wordt.

1.13.2 De waterhuishouding, dauwval en rijp

'Zie, ik leg een vlies wol op den dorsvloer; wanneer er alleen op het vlies dauw zal zijn, maar het gehele land droog blijft, dan zal ik weten, dat Gij door mijn hand Israël verlossen wilt, zoals Gij gezegd hebt. En zo geschiedde het; den volgenden morgen stond hij vroeg op en wong het vlies uit; hij perste dauw uit het vlies, een schaal vol water.'

Richteren 6: 37, 38

In de voorafgaande voorbeelden werden opzettelijk gevallen gekozen waarbij verdamping en condensatie een geringe rol speelden. Wanneer de nachtelijke afkoeling voortschrijdt bereikt de oppervlakte van de bodem of de vegetatie doorgaans spoedig een temperatuur beneden het dauwpunt van de omringende lucht. Dan condenseert er waterdamp op het koude oppervlak. Hierbij komt veel warmte vrij, ongeveer 2500 J/g. Met de voortgaande afkoeling van het oppervlak wordt door condensatie steeds meer waterdamp aan de lucht onttrokken. Afkoeling van de lucht en condensatie gaan



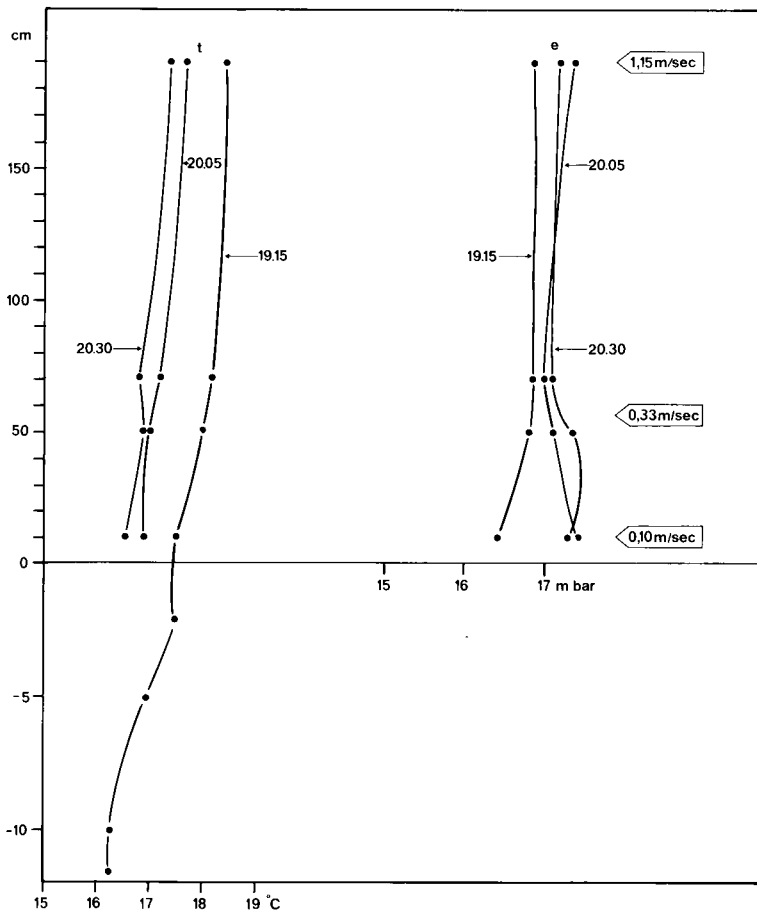
Figuur 17. Temperatuur- en dampspanningsprofielen op verschillende tijdstippen. Onbewolkt, zeer zwakke wind, 22 augustus 1957. Naar Stoutjesdijk (1961).

gelijk op. Er ontstaat behalve een inversie van het temperatuurprofiel ook een inversie van het dampspanningsprofiel. Figuur 17 laat dit zien en demonstreert ook hoe snel niet alleen de temperatuur, maar ook het waterdampgehalte van de onderste luchtlagen afneemt. Het betreft hier metingen boven en in een dichte, 50 cm hoge vegetatie van kruipwilg in een uitgestrekte duinvallei. Vooral de meting van 19.40 h laat zien dat hier het afkoelingsproces uitgaat van de vegetatietoppen. Er is dan ook, zoals de temperatuur- en dampspanningsgradiënten laten zien, zowel een transport van warmte en waterdamp vanaf de moslaag als vanuit de atmosfeer naar de vegetatietoppen. Later zinkt de koude lucht kennelijk naar beneden en het is waarschijnlijk dat de laagste waarden van temperatuur en dampspanning optraden tussen de niveaus van 10 en 50 cm waarop gemeten werd. Zoals te controleren is aan de temperaturen en dampspanningen, was op alle niveaus de lucht vrijwel verzadigd met waterdamp. In een windere nacht is de temperatuurinversie veel zwakker; de temperatuur daalt veel langzamer. Er is geen duidelijke inversie van de dampspanning (geen dauwvorming) en geen daling van de dampspanning met de tijd (figuur 18).

De energiebalans bij dauwval laat in het eerste geval het volgende beeld zien. De netto uitstraling van $69,9 \text{ W/m}^2$ bestaat uit twee gedeelten: $48,9 \text{ W/m}^2$ is voelbare warmte die aan de lucht onttrokken is en condensatiewarmte; 21 W/m^2 is de warmtestroom uit de bodem. Om de sterkte van de dauwval te kennen, gaan we uit van de veronderstelling dat eenzelfde proces van turbulente uitwisseling verantwoordelijk is voor zowel het warmte- als het waterdamptransport in de lucht (zie 1.6 en 2.2). Dan geldt:

$(\gamma \cdot \Delta t) / \Delta e = L/E^*$, waarbij L de hoeveelheid voelbare warmte is die tussen de twee niveaus getransporteerd wordt en E^* de hoeveelheid latente warmte die dus als condensatiewarmte vrijkomt. Voor $\Delta t = 4,0^\circ\text{C}$, $\Delta e = 2,7 \text{ mbar}$, $\gamma = 0,66 \text{ mbar}/^\circ\text{C}$ berekenen we zo dat $L:E^* = 2:2$, met andere woorden aan condensatiewarmte komt $24,45 \text{ W/m}^2$ vrij, aan voelbare warmte wordt $24,45 \text{ W/m}^2$ aan de lucht onttrokken. Voor een nacht van 10 h komt dit neer op $880,2 \text{ kJ/m}^2$, dit is equivalent met een waterlaag van $0,35 \text{ mm}$, uiteraard wanneer de omstandigheden dezelfde waren gebleven.

Een andere benadering om de maximaal mogelijke sterkte van de dauwval te schatten is deze: zodra dauwvorming begint op te treden, is de lucht in contact met het koude oppervlak verzadigd met waterdamp. Bij verdere afkoeling wordt èn voelbare warmte aan de lucht onttrokken èn er komt condensatiewarmte vrij. We zien dat bij 5°C voor afkoeling van 1°C van 1 l met waterdamp verzadigde lucht, $1,10 \text{ J}$ aan con-



Figuur 18. Als figuur 15, maar met meer wind. 1 augustus 1957. Geen dauwval. Afkoeling verloopt trager. Gering verschil tussen bodem- en luchttemperatuur. Uit Stoutjesdijk (1961).

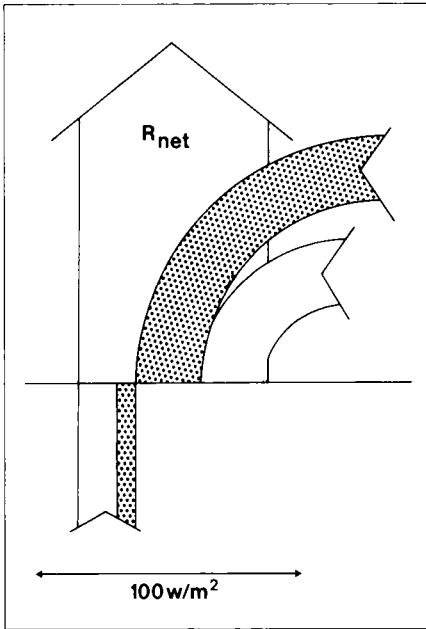
Tabel 11. De hoeveelheid warmte die bij verschillende temperaturen aan een liter verzadigde lucht onttrokken moet worden om deze 1 °C in temperatuur te doen dalen.

Temperatuur (°C)	Afname watergehalte bij 1° C afkoeling (mg/l)	Vrijgekomen condensatie- warmte (J)	Voelbare warmte aan lucht onttrokken (J)	Totaal (J)	Verhouding condensatie- warmte/voel- bare warmte
0	0,34	0,85	1,29	2,14	0,61
5	0,44	1,10	1,27	2,37	0,85
10	0,59	1,46	1,25	2,71	1,17
15	0,80	1,96	1,23	3,19	1,56
20	1,06	2,60	1,20	3,80	2,13
25	1,38	3,37	1,18	4,55	2,85

densatiewarmte vrijkomt en 1,27 J aan voelbare warmte onttrokken wordt (Tabel 11). Dit geeft een maximale waarde voor de mogelijke sterkte aan de dauwval. Van de totaal aan de lucht onttrokken warmte ($L + E^*$) komt dan $1,10 \text{ J} / (1,10 \text{ J} + 1,27 \text{ J}) \cdot 100\% = 46\%$ op rekening van de dauwval. Als de lucht op enige hoogte boven het oppervlak met waterdamp verzadigd is, moet de dauwval ook de hier berekende waarde hebben. Als de lucht op het hogere niveau onverzadigd is, zal de dauwval bij de maximale waarde achter blijven.

Begint de dauwval al bij een hogere temperatuur, dan zal, omdat verzadigde lucht bij hogere temperatuur meer waterdamp bevat, per graad temperatuurdaling meer waterdamp condenseren. De dauwval is sterker en de verhouding tussen vrijgekomen condensatiewarmte en afgegeven voelbare warmte zal dus hoger liggen. Wordt een liter verzadigde lucht van 20°C een graad afgekoeld, dan komt 2,60 J als condensatiewarmte vrij en er wordt 1,21 J als voelbare warmte onttrokken. Deze grote hoeveelheid condensatiewarmte remt de afkoeling sterk. Het is daarom te verwachten dat, naarmate de lucht vochtiger is, dat wil zeggen de dauwvorming bij hogere temperatuur begint, de nachtelijke afkoeling langzamer verloopt. Wallace (1880), die trouwens wel vaker iets als eerste opmerkte, wijst hier al op in verband met de trage afkoeling in de tropen.

Samenvattend kunnen we zeggen dat de nachtelijke uitstraling gedeeltelijk gecompenseerd wordt door de warmtestroom uit de bodem, de rest wordt gecompenseerd door voelbare warmte die aan de lucht wordt onttrokken en door condensatie van waterdamp die eveneens aan de lucht wordt onttrokken. Het is duidelijk dat waar de warmtestroom uit de bodem groot is, de energiebalans van het oppervlak weinig ruimte biedt voor dauwval. Deze kan zelfs geheel afwezig zijn, vooral bij onbegroeide, goed geleidende bodem. De oppervlakte van stuifzanden en de verspreide mossen en lichenen daarop blijven dikwijls droog, terwijl de omringende vegetatie nat is van de dauw. Hetzelfde ziet men in de duinen en ook aan wegen en paden. Gideon's experiment is dus goed te verklaren. Het vlies vormt een isolerende laag die de warmtestroom uit de bodem afsluit en dus veel sterker afkoelt dan de vaste lemen dorsvloer. Waarnemingen ter plaats bevestigen dit. Zonder de energiebalans erbij te betrekken is de afwezigheid van dauw op vaste kale grond ook te begrijpen uit het feit dat hier de oppervlaktetem-



Figuur 19. De warmtehuishouding van de bodem 's nachts. Gestippeld: dauwval en warmte-transport in de bodem door destillatie. Behoort bij figuur 17.

peratures niet of nauwelijks onder de luchttemperatuur dalen. Het een hangt natuurlijk met het andere samen.

De hoeveelheid dauw die aan de lucht onttrokken wordt, kan dus door energetische beschouwingen geschat worden. Er is echter ook nog de mogelijkheid dat een deel van de gevormde dauw uit de bodem afkomstig is. De bodemtemperaturen laten al zien dat de dampspanning in de bodem veel hoger is dan in de lucht daarboven, er moet dus een destillatie optreden van waterdamp die aan de oppervlakte van bodem of vegetatie als dauw neerslaat. Een op de bodem gelegd plastic vlies maakt dit direct waarneembaar: er treedt dauwvorming aan de onderzijde op. De condensatiewarmte, die bij deze dauwvorming vrijkomt, is een deel van de warmtestroom uit de bodem (figuur 19).

Van fundamentele betekenis op dit punt zijn de metingen van Monteith (1954). Deze plaatste een blok ongeroerde grond van 30 cm diepte met de natuurlijke grasbegroeiing op een balans. Het geheel werd verzonken in de grond, zodat het grasoppervlak weer deel uit maakte van zijn oorspronkelijke omgeving. Bij deze proeven bleek dat dikwijls vrij sterke dauwvorming optrad zonder dat dit gepaard ging met gewichtstoename. De visueel waargenomen dauw moet dus door destillatie vanuit de bodem zijn ontstaan. Het ging hier om zeer kort (1 cm) geknipt gras op een compacte bodem. De gemeten warmtestroom uit de bodem was ongeveer even sterk als het negatieve saldo op de stralingsbalans, met andere woorden: onttrekken van warmte en waterdamp aan de lucht was ook niet te verwachten. Merkwaardig genoeg vond Monteith dat echte, zij het vrij

zwakke, dauwval optrad wanneer er een duidelijke wind was: 1 m/s op 2 m hoogte. Op grond van de boven gegeven benadering via de warmtehuishouding lijkt dit geen algemene geldigheid te kunnen hebben, met name niet wanneer de warmtestroom uit de bodem gering is. Men kan zich echter voorstellen dat bij sterkere wind en hoge luchtvochtigheid een situatie ontstaat, waarbij juist dauwval optreedt (warme vochtige lucht strijkt over iets koudere grond) en het temperatuurverschil tussen lucht en bodem vrij klein blijft (door de turbulente convectie en de condensatie), zodat er geen sterke warmtestroom uit de bodem optreedt.

Samenvattend zouden we willen zeggen: echte dauw vormt zich vooral daar waar de warmtestroom uit de bodem gering is. Daarnaast kan door destillatie vanuit de bodem vocht op de planten worden afgezet. Figuur 19 laat zien hoe men zich de relatieve sterkte van de processen ongeveer moet voorstellen. Hierbij werd, wat betreft de sterkte van het destillatieproces in de bodem, gebruik gemaakt van gegevens van De Vries (1963).

Bij de besproken gevallen trad alleen op de vegetatie condensatie op. Vooral bij hogere luchtvochtigheden treedt ook in de lucht condensatie op en vormt zich een grondnevel van ettelijke meters dikte. Dit is vooral het geval in laagten, die dan als met nevel gevulde meren in het landschap liggen. Sterke nevelvorming treedt ook steeds op boven het relatief warme water van sloten en rivieren. Hier blijft de verdamping doorgaan. De gevormde waterdamp condenseert in de koude lucht boven het oppervlak. In de gevormde nevel is vaak een opwaartse stroming te zien die weer gecompenseerd wordt door zijdelings toestromende lucht. Door de aanvoer van steeds nieuwe koude lucht kan er ook een sterkere condensatie optreden dan alleen uit het warmteverlies door straling te verklaren zou zijn.

Uit de energetische beschouwingen blijkt dat de sterkte van de dauwval *sensu stricto* in goede dauwnachten niet meer dan enkele tiende millimeters zal kunnen bedragen. Omdat het watergebruik van een vegetatie wel 5 mm of meer per dag kan bedragen en lang niet alle nachten goede dauwnachten zijn, legt hydrologisch de dauwval voor hogere planten weinig gewicht in de schaal, behalve in sommige woestijnen, waar de neerslag zeer gering en de dauwval groot is, terwijl de vegetatie zijn transpiratie en dus zijn waterbehoefte sterk beperkt. In langdurige droge perioden is in Nederland de luchtvochtigheid dikwijls zo laag, dat bij de nachtelijke afkoeling het dauwpunt niet of nauwelijks bereikt wordt. Het lijkt er dus op dat, wanneer de eisen aan de watervoorziening het hoogste zijn, de dauw, althans in ons klimaat, daaraan het minst kan bijdragen. Waar de verdamping toch al vrij gering is, op noordhellingen bijvoorbeeld, of in de herfst wanneer de dagen kort en de nachten lang zijn, is de relatieve betekenis van de dauw voor de totale waterbalans uiteraard groter.

Voor veel organismen kan de aanwezigheid van vloeibaar water erg belangrijk zijn, ongeacht of het door echte dauw of door destillatie ontstaan is. Daarom hebben ook bepalingen betekenis, waarbij bij voorbeeld door weging de hoeveelheid vocht die zich op een proefobject afzet, vastgesteld wordt. Voor mossen en lichenen kan de dauw essentieel zijn. Zij kunnen zich vanuit een kurkdroge toestand geheel volzuigen en nog water aan de oppervlakte vasthouden. Bij mossen speelt dauw ook een rol bij de bevruchting: de spermatozoiden kunnen via dit water naar de archegoniën zwemmen. Wat woestijnen zijn voor hogere planten, zijn rotsen en boomstammen voor mossen, algen en lichenen. Bepaalde soorten epifyten onder hen vindt men alleen op de voet

van boomstammen tot zo hoog als de nachtelijke dauwnevels reiken. In kommen en beekdalen tekenen zij met hun scherpe bovengrens dit niveau duidelijk af.

Voor hogere planten is de betekenis van de dauw natuurlijk van een geheel andere orde dan voor mossen en lichenen. Op de waterhuishouding van de gehele hogere plant vormt de dauw slechts een kleine bijdrage, maar ook hogere planten nemen dauwwater op, wat een gunstig effect op de groei kan hebben (Steubing, 1955). Het percentage van de gevormde dauw, dat door de bladeren opgenomen wordt, kan ook sterk verschillen. In de proeven van Steubing lag het tussen 3,7% (*Setaria viridis*) en 58,7% (*Trifolium repens*). Wie na een dauwnacht door een veld van pijpestrootje loopt, is drijfnat; de heide daarnaast is nauwelijks vochtig, terwijl de dauwvorming van dezelfde grootteorde is. 's Ochtends na een dauwnacht kunnen de huidmondjes enige tijd open staan zonder noemenswaard waterverlies, wat voor planten die nog maar nauwelijks water uit de bodem kunnen opnemen, belangrijk kan zijn.

Voor de microflora op het blad van de hogere plant is de dauw van zeer grote betekenis (Ruinen, 1961). Als bron van vocht voor de dierenwereld is de dauw ongetwijfeld ook van belang. Rupsen van de drinker (*Philudoria potatoria*) drinken dauwdruppels en hagedissen doen dit ook.

1.14 Wind

*'A wind or not a wind. That's the question,'
dr. Johnson said.*

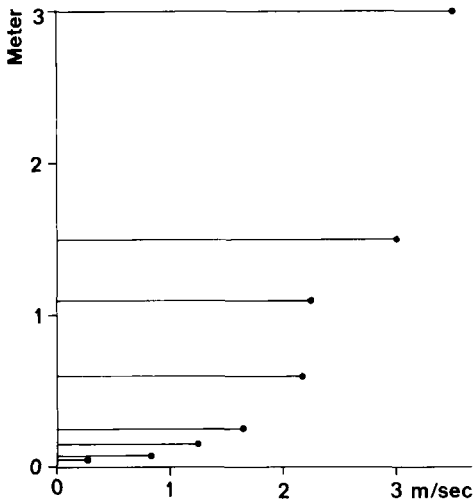
*James Boswell: Tour of the Hebrides
(1785)*

De wind is een milieufactoor die van punt tot punt enorm kan verschillen. Elton (1966) schrijft, in een soortgelijke situatie als waarin Dr. Johnson tot zijn uitspraak kwam: 'The effect of a little shelter can be dramatic. I have walked in a strong breeze on Pentire Head in North Cornwall and seen nothing visibly active on the bare cliff-top grassland and then come upon a small hollow depression in the ground that by some peculiarity of eddy currents was completely sheltered. Here hundreds of flies and bees were busy collecting nectar from flowers of the autumn Scilla'.

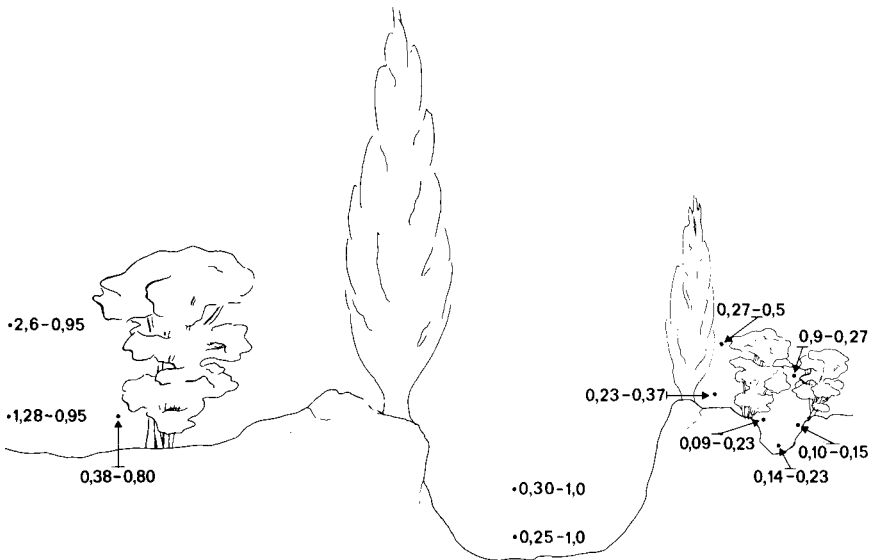
Wat de betekenis van de wind betreft ligt bij hoge windsnelheden het accent vooral op de grof-mechanische effecten, bij lage windsnelheden vooral op transportprocessen zoals warmteoverdracht en verdamping.

Figuur 20 geeft een indruk van het verloop van de windsnelheid met de hoogte boven vlak open terrein met kort gras en daaronder van de windsnelheden die terzelfder tijd gemeten werden in een aangrenzend gebied met veel reliëf en een parkachtige begroeiing (figuur 21).

De metingen boven vlak terrein illustreren enige algemene principes. In de eerste plaats is er een afname van de windsnelheid met de afnemende hoogte. In de tweede plaats is deze afname betrekkelijk gering in de hogere niveaus, pas vlak bij de grond neemt de windsnelheid sterk af. Trekkende roeken en bonte kraaien vliegen bij sterke tegenwind zo laag over het strand dat de vleugeltoppen de bodem bijna raken. We zien bij de wind hetzelfde als bij het temperatuurprofiel boven een warm oppervlak: in de zone vlak boven de grond zijn de gradiënten het sterkst.



Figuur 20. Windprofiel boven open terrein met kort gras.



Figuur 21. Windsnelheden in geaccidenteerd terrein op 20 cm en 150 cm hoogte. Ongeveer gelijktijdig met metingen van figuur 20.

In de oudere literatuur (Sutton, 1953) vindt men voor het verband tussen de windsnelheid (u) en de hoogte (z) de volgende uitdrukking:

$$\frac{u_1}{u_2} = \left(\frac{z_1}{z_2} \right)^\beta \quad (1.43)$$

De waarde van β boven vlak, glad terrein ligt bij een neutraal temperatuurprofiel volgens metingen van verschillende auteurs (o.a. Sutton, 1953) bij ongeveer 0,14 maar boven een wat ruwer, bij voorbeeld met vegetatie bedekt oppervlak zijn wat hogere waarden te verwachten. Ook de begroeiing in de omgeving is van invloed. Bij een sterk instabiele atmosfeer kunnen lagere waarden optreden, bij een sterk stabiele opbouw (inversie) veel hogere waarden (tot 0,85). Bij een volledig laminaire stroming wordt voor de onderste lagen van de atmosfeer $\beta = 1$.

Deze gegevens passen in het volgende beeld van de stroming in de onderste lagen van de atmosfeer. De wind is geen laminaire, maar een turbulente stroming, waarin voortdurend wervelingen optreden. Dit uit zich hierin dat zowel de windsnelheid schommelt als de windrichting, niet alleen horizontaal maar ook verticaal. De sterkte van deze afwijkingen kan verschillend zijn. De turbulentiegraad wordt onder andere bepaald door de ruwheid van de effectieve aardoppervlakte, dus bij voorbeeld de hoogte en de structuur van de vegetatie.

Door het turbulente uitwisselingsproces worden niet alleen warmte en waterdamp getransporteerd, ook is er een voortdurende uitwisseling van luchtpakketten met grotere snelheid van hogere niveaus met langzamer bewegende van lagere niveaus. Er vindt dus transport van beweging plaats. Bij onstabiele opbouw van de atmosfeer is dit proces sterker dan bij neutrale opbouw. In het eerste geval stijgen warme luchtbelletjes op; deze hebben een geringe horizontale snelheid en vertragen de beweging van de lucht op grotere hoogte. Omgekeerd komen sneller bewegende koudere luchtmassa's bij de oppervlakte aan als plotselinge windvlagen. De buigbaarheid van de wind, dat wil zeggen de mate waarin wisselingen in sterkte en richting optreden, is groot bij sterke thermische convectie.

Het omgekeerde geval doet zich voor, wanneer zich 's avonds een temperatuurinversie vormt (zie 1.13), waardoor de uitwisseling van de zwaardere koude lucht bij de bodem met de warmere lichtere lucht van de hogere niveaus juist wordt bemoeilijkt. Er ontstaat een minder turbulente stroming met een steilere snelheidsgradiënt. De twee processen versterken elkaar en zo kan het bij matige wind op 10 m hoogte komen tot volslagen windstilte bij de grond.

Voor de onderste meters van de atmosfeer geeft men tegenwoordig op theoretische en empirische gronden de voorkeur aan een half-logaritmisch verband tussen hoogte en windsnelheid. Dat wil zeggen $\Delta u / \Delta z$ is omgekeerd evenredig met z . We hebben voor de ouderwetse aanpak gekozen vanwege de eenvoud. Ook is vlak boven de bodem en boven en in de vegetatie de zaak niet meer met een eenvoudige formule te beschrijven (Grace, 1977).

In de vegetatie ondergaat de windsnelheid steeds een aanzienlijke reductie. Deze kan geleidelijk verlopen in meer open vegetaties waarbij de windsnelheid naar de bodem toe sterk afneemt of misschien beter gezegd de mate van beweeglijkheid van de lucht, daar de turbulentie zeer hoog kan zijn. Waar een dicht kroondak aanwezig is neemt de sterkte van de luchtbeweging abrupt af en kan dan als de vegetatie daaronder meer open is weer toenemen, om dan dicht bij de grond weer af te nemen. Voorbeelden van windprofielen in de vegetatie worden in 2.3 en 2.4 gegeven.

Het windveld, zoals dat in open terrein aanwezig is, wordt door de vegetatie gemodificeerd, niet alleen in de vegetatie zelf, maar ook daarbuiten. Op vrij grove schaal is hieraan veel onderzoek gedaan in verband met het al dan niet gunstige effect dat heg-

gen, houtwallen en andere windschermen voor de landbouw kunnen hebben. Metingen op 1 m hoogte geven vlak bij de heg een reductie tot 20% van de windsterkte in het open veld te zien en tot op een afstand van $10\times$ de hoogte van de heg is een meetbaar effect aanwezig (Grace, 1977). Wanneer het windscherm zeer dicht is, kan het plaatselijk ook tot verhoogde windsnelheden komen: er kunnen valwinden ontstaan, doordat door wervelingen luchtmassa's met een grotere snelheid van een hoger niveau tot bij de bodem doordringen. Men ziet dit bij voorbeeld aan het legeren van graan bij bosranden. Veel extremer treden deze effecten op in de omgeving van hoge gebouwen of rotsformaties. Men leze Aart van der Leeuw's 'Waarom het bij kerktorens altijd zo waait?'

Zowel aan de loefzijde als aan de lijzijde van een obstakel ontstaat ook een zone met gereduceerde windsnelheden. Zand, sneeuw en dorre bladeren kunnen als een wal gedeponeerd worden, vooral aan de lijzijde (Tüxen, 1954b). Vliegende insecten zijn vaak sterk geconcentreerd achter een windscherm. Voor zwakke vliegers zoals bladluizen is dit in hoofdzaak een passief effect. Ze worden gevangen in de luchtcirculatie aan de lijzijde van het scherm. Bij krachtige vliegers zoals zweefvliegen is de accumulatie achter het scherm veel sterker dan bij zwakke vliegers: ze zoeken duidelijk de beschutting (Johnson, 1969; Lewis en Dibley, 1970). Zwermen muggen en rouwvliegen kiezen de beschutting van een heg of bosrand. In Lapland nemen de muggen bij wind aan de lijzijde van hun slachtoffers plaats. Vlinders zijn vaak zeer windgevoelig en op luwte aangewezen (Baker, 1978).

De beschutting tegen wind heeft ook invloed op de warmte- en stofoverdracht en zo op oppervlaktetemperatuur, luchttemperatuur, verdamping, dauwval en nachtvorst. Een recente samenvatting op dit gebied werd gegeven door Grace (1977). Het effect van beschutting op microschaal onder arctisch-alpiene omstandigheden is door Wilson (1959) bestudeerd. Warme plekken, bij voorbeeld in de winter, vindt men waar een maximale openheid voor de zonnestraling gecombineerd is met een maximale beschutting tegen de wind. Men krijgt de indruk dat de beste beschutting gecombineerd met openheid wordt verkregen waar een zekere hiërarchie van beschuttende elementen bestaat, bij voorbeeld bosrand, struikgewas, lagere struiken en grassen, waardoor bij matige wind vlak bij de grond vrijwel volledige windstilte kan ontstaan. Dit geldt voor temperaturen overdag. Nachttemperaturen zullen bij windbeschutting juist heel laag zijn, tenzij deze beschutting ook een sterke tegenstraling geeft. De hoogste gemiddelde etmaaltemperaturen zijn dus niet te verwachten bij de boven geschetste, geleidelijk in hoogte oplopende vegetatiezonering, maar juist aan abrupte bosranden op het zuiden met overhangende vegetatie, waar overdag de zon nog onder door schijnt.

Ook vrij lage windsnelheden kunnen al een mechanisch effect hebben. Grace (1974) en anderen vonden dat een windsnelheid van 3,5 m/s de weerstand tegen waterverlies uit de cuticula duidelijk kon verminderen, doordat beschadigingen van de waslaag op het blad optreden door het langs elkaar wrijven van de bladeren. Alleen zeer sterke winden hebben een direct zichtbaar mechanisch effect op plant en vegetatie. Men denke aan het ontbreken van bomen aan zeer windgeëxponeerde kusten zoals op de Hebriiden en de Faeroër, terwijl in ons land aan de kust waaibomen voorkomen en bosjes van west naar oost in hoogte oplopen: de kleine boompjes aan de loefzijde buigen de wind naar boven af, waardoor de bomen aan hun lijzijde iets hoger op kunnen groeien, enz.

Overigens is de windwerking meestal indirect, zelfs in dit geval. De grootste schade door de wind bij de kust is namelijk niet het afbreken van takken of omverwerpen van stammen, maar het verdrogen en plasmolysen van jonge knoppen door het aangevoerde zeezout. Langs de kust van Noord- en Zuid-Holland en Zeeland zijn namelijk de bomen naar het oosten gebogen, maar op Terschelling naar het zuidoosten, ofschoon ook hier de overheersende winden westzuidwest zijn. De zoute winden komen hier echter uit het noorden en noordwesten (van de Noordzee), niet uit het zuidwesten of zuiden (de Waddenzee is maar smal en heeft weinig branding). Voor de inpoldering van de Wieringermeer en indijking van de Zuiderzee kwamen de zoute winden in Medemblik uit het noordwesten en noorden en de iepen achter de dijk waren er dan ook naar het zuidoosten geschoren. Maar vlak na de inpoldering ontwikkelden ze takken naar alle kanten (Barkman 1958). Toch waren de winden over de nog geheel kale Wieringermeer waarschijnlijk even sterk als eerder over de zoute Zuiderzee. Waarschijnlijk waren ze echter niet zout meer, want bij strijken over 15 km land verliest de wind het meeste zout. Vulto en Van der Aart (1983) vonden dat binnen een afstand van enige honderden meters van de kust al de helft tot driekwart van het zout in de lucht wordt neergeslagen (zie ook Leeftang, 1938). Hansen (1931) vond aan de westkust van Jutland in de regen een gemiddeld zoutgehalte van 12,4 mg/l, 20 km landinwaarts 5,8 mg/l en 110 km landinwaarts 4,7 mg/l. In Noord- en Zuid-Holland zijn waaibomen ook niet verder dan 10–15 km van de kust te vinden. Interessant is dat op een klif aan de oostkust van Nova Scotia (Canada) de sparren alle naar het westen geschoren zijn, hoewel ook daar de overheersende winden uit het westen komen.

De belangrijkste windwerking is uitdroging. Windgeëxponeerde bomen dragen heel andere epifyten dan beschutte bomen, ook aan de noordzijde (Barkman, 1958). In het open duin vinden wij planten zoals fijne kervel (*Anthriscus caucalis*) en mannetjesvaren (*Dryopteris filix-mas*) alleen in de beschutting (aan de oostzijde) van duindoornstruwelen. Op bergpassen en bergtoppen komen geen hygrofytische planten voor, alleen taaie planten met stevige of leerachtige bladeren, vooral *Carex*-soorten en xeromorfe grassen. Hier speelt natuurlijk ook het wegblazen van de sneeuw in de winter een rol, waardoor er veel 'kale' vorst voorkomt.

Ook ophoping van sneeuw achter obstakels door de wind kan van grote invloed zijn (zie 1.15). Met stuifsnieuw beladen winden oefenen een sterk schurende en polijstende werking uit, die bladeren en knoppen mechanisch kan vernielen. In de bergen van Lapland ziet men vaak geïsoleerde dennen, waarvan de stammen onderaan (onder het gemiddelde wintersneeuwniveau) veel lange, neergebogen of liggende takken dragen, bovenaan een normale kroon en daartussen een stuk kale stam. Dat is het niveau vlak boven de wintersneeuw, waar de wind de stam teistert met vlijmscherpe ijskristallen (Barkman, 1951).

Als wind met stof beladen is en hij wordt door een obstakel gebroken, dan laat hij het stof vallen. Men ziet dit bij voorbeeld aan de loefzijde van bossen. De bomen zijn hier vaak begroeid met afwijkende epifyten, basifiele soorten als het om kalkstof gaat, nitrofiële als het om stof van akkers gaat (Barkman, 1958). Zeer interessant zijn vlierbosjes op oosthellingen in de buitenste duinvalleien. De met zand beladen zeewind die over de duintoppen scheert, wordt in de bosjes zeer sterk geremd en laat zijn zand vallen, onder andere op de diep gegroefde schors van de vlierstammen. Na een storm kan men door schudden aan deze vlieren een hele zandregen veroorzaken. Dit heeft grote

invloed op de mosbegroeiing van die vlieren. Onder de mossen treft men soorten aan van kalkrijk duinzand die elders nooit op bomen voorkomen (Barkman, 1958).

Wind kan niet alleen vaste deeltjes aanvoeren, hij kan ze ook wegblazen. Zeer bekend is het 'Aushagern' van op de wind geëxponeerde bosranden en kleine bosjes. Hier wordt het bladstrooisel steeds weggeblazen, waarmee dus de voedingsstoffen die de bomen aan de grond onttrekken, steeds uit het oecosysteem worden verwijderd: een vorm van natuurlijke verschraling. De bodem verarmt en verzuurt. Waar eerst bosanemonen groeiden, vestigen zich nu gewone en ruige veldbies, mannetjesereprijs en blauwe bosbes en tenslotte zelfs gaffeltandmos en kussentjesmos. Gonschorrek (1977) mat aan de steile westrand van een bebost plateau een duidelijke afname van de hoeveelheid strooisel: op 30 m van de rand 1,7 kg/m², op 15 m 0,13 kg/m², op 3 m slechts enkele grammen. Hiermede ging een duidelijke zonatie in de ondergroei van het bos gepaard, namelijk van binnen naar de rand:

1 *Festuca altissima*;

2 *Deschampsia flexuosa* — *Mnium hornum*;

3 *Deschampsia* — *Calluna*

Luff (1965) vond dat bij pollen van de kropaar (*Dactylis glomerata*) de nieuwe scheuten zich vooral aan de loefzijde van de pol vormden, aan de lijzijde werd dit door het geaccumuleerde dode materiaal geremd.

Het wegblazen van bladeren in bossen is voor alle terrestrische mossen, die anders verstikt zouden worden, zeer gunstig. In een ijl beukenbos aan de Oosterschelde bij Woensdrecht was indertijd heel goed te zien dat mossen alleen groeiden op kleine bodemverhevenheden aan en bij de westrand van het bos en rond de verhoogde voet van de boomstammen, dus juist daar waar de wind het blad wegblies (Barkman, 1947). Tüxen (1977) wees erop dat alleen in het beschutte centrum van bossen het dorre blad tot aan de stamvoet ligt. Waar meer wind is, ziet men ook in een niet verhoogde zone rond de stamvoet geen blad liggen. Tüxen nam waar dat hier windkolken ontstaan die het blad in een zone van 20–100 cm breed rond de stamvoet wegblazen.

In een eikenbosje op een heuveltje aan de oostzijde van een ven in Drenthe waait de westenwind alle blad weg en is de bodem geheel begroeid met mos. Er heeft zich echter kraaiheide geïnstalleerd die zich langzaam met gesloten front uitbreidt. Deze remt de wind zo effectief dat al het eikenblad er tussen gevangen blijft. Alle mos in de kraaiheide wordt hier verstikt en sterft, hoewel in de heide en zelfs in dennenbossen kraaiheide een goed ontwikkelde moslaag onder zich duldt (Barkman, 1979). Metingen bij zwakke westenwind (19 september 1983) laten duidelijk de windremming door de kraaiheide zien. Deze is ter plaatse 11–20 cm hoog. Windsnelheden (m/s, gemiddelden en uitersten):

Hoogte boven de grond	Kraaiheide	Mosdek
100 cm	1,25 (0,8 – 1,5)	1,30 (0,5 – 1,8)
30 cm	0,95 (0,8 – 1,2)	0,97 (0,7 – 1,4)
4 cm	0,12 (0,05 – 0,18)	0,61 (0,3 – 0,9)

In de kraaiheide (4 cm) is de windsnelheid dus slechts 1/5 van die boven het mosdek (4 cm).

Wind is uiteraard van belang voor alle anemofiele en anemochore organismen. Zeer interessant is een onderzoek door P.W. Vroege (n.p.) naar de bestuiving van *Salix re-*

pens. Deze struik wordt zowel door de wind als door insecten bestoven. Door vrouwelijke katjes met wijdmazig gaas te omgeven, kan men insecten weren en de lucht vrij toelaten, zodat de bijdrage van elk van de twee verspreidingsagentia kan worden bepaald. Het bleek dat in 1983 in de bloeiperiode (april – mei) bij Den Helder van de 244 kwartdagen (perioden van 6 h) er 107 geschikt waren voor windbestuiving (dat wil zeggen er was wind en het stuifmeel was droog: geen neerslag van meer dan 1 mm in de 6 h zelf en in de zesuursperiode ervoor), terwijl er 23 tijdvakken geschikt waren voor insectenbestuiving (daglicht, temperatuur boven 12°C, geen regen, geen wind boven de 8 m/s). Dit zijn K.N.M.I.-gegevens van Den Helder, die waarschijnlijk ook golden voor een van de onderzochte kruipwilgstruwelen, namelijk op een geëxponeerde duin-top. Hier bleken 30% van de katjes door insecten te zijn bestoven, 70% door de wind. In een zeer beschutte vallei vlakbij (wind en temperatuur niet gemeten, maar ongetwijfeld geringer, respectievelijk overdag hoger) was de verhouding omgekeerd: 80% en 20%.

Samenvattend kunnen we het volgende opmerken over de biologische betekenis van de wind. De wind is een voor planten en dieren ongunstige factor door mechanische beschadiging, al of niet in combinatie met zout, zand of ijskristallen, door verhoging van de transpiratie, door vermindering van de dauw, door aanvoer van luchtverontreinigingen, door het belemmeren van het vliegen van insecten, alles uiteraard boven een bepaalde drempelwaarde, die per genoemd proces en per plante- en diersoort kan verschillen. De wind is daarentegen een gunstige factor voor de verspreiding van pollen, sporen, zaden, cysten en kleine dieren, voor vliegende vogels, voor de vermindering van de kans op nachtvorst. Tenslotte zijn er windeffecten die ongunstig zijn voor het ene, en juist gunstig voor het andere organisme: de aanvoer van stof, zand, kalk en kunstmest, het wegblazen en elders ophopen van strooisel, het wegblazen en elders ophopen van sneeuw, het verhinderen van een sterke opwarming van bodem en vegetatie door de zon.

1.15 Sneeuw

Een sneeuwdek verandert de warmtehuishouding van het aardoppervlak drastisch. Verse sneeuw reflecteert niet alleen het zichtbare licht, maar ook de rest van de zonnestraling uitstekend. Van de totale zonnestraling wordt tot 95% teruggekaatst (Tabel 2). Oudere sneeuw heeft een lagere reflectie, omdat de sneeuw 'verijst' en omdat het oppervlak vuil wordt. Doordat de zonnestraling voor het grootste deel gereflecteerd wordt, kan de stralingsbalans zelfs bij vrij sterke zonnestraling een negatief saldo opleveren. Voor de 'echte' warmtestraling (langgolvlige straling) gedraagt de sneeuw zich echter als een ideaal zwart oppervlak. Hier is de absorptie 99,5%; er wordt dus slechts 0,5% teruggekaatst.

Een voorbeeld van een energiebalans geeft tabel 12. De negatieve stralingsbalans komt ook tot uiting in de temperaturen. De laagste temperatuur wordt aan de oppervlakte van de sneeuw gemeten, en ondanks het feit dat er een duidelijke wind is, handhaaft zich een inversie boven het oppervlak. Aan de bodemoppervlakte is de temperatuur even onder het vriespunt, 7°C hoger dan aan de oppervlakte van de 14 cm dikke sneeuwlaag. De energie die aan de lucht wordt onttrokken, wordt voor een gedeelte voor verdamping gebruikt. De verdampingsenergie is op soortgelijke wijze berekend

Tabel 12. Energiebalans van een sneeuwoppervlak (in W/m^2).

Luchttemperatuur op 1 m: $-5,8^\circ C$; op 1 cm: $-7,0^\circ C$; op 0 cm: $-8,5^\circ C$. Temperatuur onder sneeuw (14 cm dik): $-1,5^\circ C$; wind 2-3 m/s. Metingen op 4 januari bij onbewolkt weer.

In		Uit	
Zonnestraling	184,6	Reflectie	142,0
Atmosferische warmtestraling	188,8	Uitgestraalde warmte	278,3
Warmtestroom uit sneeuw	2,4	Verdamping	14,7
Subtotaal	375,8		
Aan lucht onttrokken	59,2		
Totaal	435,0		435,0

als dit voor een nat oppervlak werd gedaan. Door het geringe verschil in dampspanning tussen het oppervlak en de vrije lucht gaat het in dit geval maar om een gering bedrag, waarschijnlijk minder dan er 's nachts als rijp gevormd wordt. Bij meer wind en/of hogere zonnestand kan de sublimatie van sneeuw toch vrij aanzienlijk zijn, waardoor een dun sneeuwdek bij aanhoudende droge vorst kan verdwijnen.

Door de geringe warmteaanvoer uit de bodem koelt de sneeuw in een heldere nacht aan de oppervlakte zeer sterk af. Mede door de hoge stralingsintensiteiten overdag (direct en door de sneeuw weerkaatst zonlicht) kunnen planten die boven de sneeuw uitsteken aan sterk wisselende temperaturen blootgesteld zijn die vaak het nulpunt passeren. Hierdoor treedt vorstschade op. Voor de arve (*Pinus cembra*) aan de boomgrens is dit uitvoerig onderzocht (Turner, 1966). Bij ons is het te zien aan hoge struikheide.

Sneeuw heeft een lage waarde van λ en ν , vooral wanneer de sneeuwlaag vers is. Het bijzondere van een sneeuwlaag ligt niet alleen in haar thermische eigenschappen, maar ook vooral daarin, dat het een extra isolerende laag is, die de bodem en de lage vegetatie tegen bevriezen beschermt en die in het voorjaar weer verdwijnt. Op een sneeuwdek is het dus kouder dan op kale grond, eronder juist veel warmer. Vele planten uit de Alpen en Lapland, waar het $20^\circ C - 50^\circ C$ kan vriezen, vriezen in ons land dood, vanwege onze 'kale vorst'. Iedereen die geprobeerd heeft deze planten in zijn tuin te zetten, heeft dit ervaren. De isolerende werking van de sneeuw wordt ook gebruikt door sneeuwhoenders en andere vogels in de koude Scandinavische winters (Korhonen, 1980; 1981). Sneeuwhoenders verblijven veelvuldig in gesloten holten in de sneeuw waar de temperatuur $25^\circ C$ of meer boven de luchttemperatuur kan liggen, ongetwijfeld mede dank zij de lichaamswarmte van de dieren. Onder een betrouwbaar sneeuwdek zijn de gehele winter allerlei gewervelde en ongewervelde dieren zeer actief (Coulianos, 1962; Merriam c.s., 1983).

Enkele waarnemingen ter illustratie. In de nacht van 17 januari 1963 werd in Wijster op 1,50 m een minimumtemperatuur van $-14,0^\circ C$ gemeten, op 10 cm boven de sneeuw $-16,2^\circ C$, op een vlak sneeuwdek $-22,4^\circ C$ en op de sneeuw in een vorstkuil zelfs $-27,1^\circ C$. Dezelfde dag 's middags om 15.30 h was de temperatuur op het vlakke sneeuwdek (zonnig, matige noordoostenwind) $-11,7^\circ C$, op 10 cm diepte in de sneeuw $-9,3^\circ C$, aan de bodemoppervlakte onder *Molinia*-pollen (47 cm sneeuw) $-0,1^\circ C$ en

tussen de pollen (onder 27 cm sneeuw) $-5,5^{\circ}\text{C}$. De temperatuur aan het bodemoppervlak varieerde dus ruim 5 graden, afhankelijk van het bultige vegetatiepatroon. Dit kan van groot belang zijn voor op en vlak onder de grond overwinterende organismen. Overigens is dit waarschijnlijk een uitzonderlijke situatie, ontstaan door een dikke laag ruwe humus en *Molinia*-strooisel (ook tussen de pollen), waardoor de warmtetoevoer uit de bodem zeer gering was. Normaal is deze zo veel beter dan de geleiding door de sneeuw, dat de bodemoppervlakte onder een 20 of meer cm dik sneeuwdek praktisch altijd vorstvrij is. Ja zelfs als de grond hard bevroren is, kan hij bij aanhoudende vorst gaan ontdooien indien er een pak sneeuw valt: de warmtetoevoer naar de lucht is dan immers stopgezet, maar de warmtetoevoer uit diepere bodemlagen gaat door. Schaatsers weten maar al te goed dat onder een sneeuwdek het ijs dunner wordt. In Zweden worden op de grote meren soms rijbanen geveegd waar een tractor over kan rijden, terwijl onder de sneeuw het ijs dun blijft. In de natuur is elke onderbreking van het sneeuwdek dus zeer belangrijk. Soms worden deze gevormd door hoge dichte graspollen, bij voorbeeld van *Dactylis glomerata*, waardoor de koude lucht die zich op het sneeuwdek vormt, naar beneden kan zakken (Luff, 1965). Zeer frappant is in dit opzicht het verschil tussen struikheide en kraaiheide. *Calluna*-heide heeft een zeer oneffen 'kronendak', waardoor een gebroken sneeuwdek met veel gaten ontstaat, terwijl *Empetrum*-heide een zeer effen oppervlak met een gesloten sneeuwdek heeft.

Sneeuw biedt dus een zeer effectieve bescherming tegen lage temperaturen en aangezien anderzijds een sneeuwdek weinig zon doorlaat en bij het afsmelten de grond lange tijd met water doordrenkt raakt, is het niet te verwonderen dat dikte en duur van het sneeuwdek in koude klimaten een enorme invloed hebben op de vegetatie. En die dikte en duur variëren heel sterk en op heel kleine afstand met het reliëf van de grond, met de aanwezigheid van windremmende obstakels en natuurlijk met de windrichting en -snelheid tijdens de sneeuwval. De dikte van het sneeuwdek en het tijdstip van sneeuwvrij worden zijn volgens een vast patroon in het landschap verdeeld. Dit patroon is goed te karteren en met het vegetatietype te correleren (Friedel, 1963).

Beschutte dalletjes en luwten achter obstakels krijgen veel sneeuw, bergpassen en bergkammen heel weinig. Op noordhellingen blijft de sneeuw veel langer liggen dan op zuidhellingen. Het meest extreem zijn plekken met heel korte en met heel lange sneeuwbedekking. In het eerste geval zijn zij blootgesteld aan zeer strenge vorst en sterk uitdrogende winterstormen, in het tweede geval aan een zeer kort vegetatieseizoen op een bodem die voortdurend met smeltwater doordrenkt en ijskoud blijft. Is de grond minder dan drie weken per jaar sneeuwvrij, dan groeit er niets. Bedraagt die periode drie weken tot twee maanden, dan vinden wij (althans in de Alpen op 2000–3000 m op kalkarm gesteente) het *Polytrichetum sexangularis*, een vegetatie die bijna alleen uit mossen bestaat. Is de grond 2–3,5 maand sneeuwvrij, dan treedt het *Salicetum herbaceae* op, een 'wilgenstruweel' dat niet hoger is dan 1–3 cm. Bij een 3,5–5 maanden sneeuwvrije periode ontwikkelt zich het *Caricetum curvulae*, bij 5–7 maanden het *Festucetum halleri*. Beide zijn alpenweiden, rijk aan gentianen en andere alpenbloemen. Maar boven de 7 maanden gaat de vorst een toenemende beperkende rol spelen en vinden wij een altijdgroene dwergstruikheide, het *Loiseleureo-Cetrarium*, waarvan de planten merendeels stevige, kleine, leerachtige blaadjes bezitten. De blauwe bosbes (*Vaccinium myrtillus*) verdraagt nog een tot 8 maanden sneeuwvrije periode, de rode bosbes (*Vaccinium vitis-idaea*) tot ongeveer 10 maanden. Bij een 7–10

maanden sneeuwvrije periode vindt men het *Loiseleureo-Cetrarietum cladinetosum*, met rode bosbes en diverse rendiermossen. Bij een 10–12 maanden sneeuwvrije periode ten slotte vinden wij het *Loiseleureo-Cetrarietum alectorietosum*, rijk aan korstmossen, vooral witte en gele halfstruikvormige soorten van het geslacht *Cetraria*. Alleen hier groeit het merkwaardige lichen *Thamnolia vermicularis* in de vorm van op grond liggende spierwitte worstjes. Deze soort groeit niet alleen hoog in de bergen en in het hoge Noorden, maar ook op het eiland Öland in de Oostzee (Zuid-Zweden). Dit eiland is een volkomen vlak en grotendeels kaal (bosvrij) plateau in zee. Vele plekken zijn er door de sterke oostenwinden in de winter sneeuwvrij en dus blootgesteld aan vrij strenge kale vorst. Op andere plaatsen vormen zich daar juist enorme sneeuwduinen. Grappig is dat de vegetatie er aan de westzijde van jeneverbesstruiken anders uitziet dan elders. Hier vormen zich namelijk in de winter sneeuwophopingen (lijzijde), die lang blijven liggen.

Het is duidelijk dat lichenen op sneeuwvrije plaatsen in hooggebergten en poolgebieden zeer lage temperaturen moeten kunnen doorstaan. In MacMurrowsound (Antarctica) is de gemiddelde zomertemperatuur $-5,3^{\circ}\text{C}$, de gemiddelde wintertemperatuur -30°C . Lichenen die hier op sneeuwvrije plekken voorkomen, verdragen zelfs in natte toestand nog temperaturen van -75°C (in het laboratorium), kunnen nog koolhydraten assimileren bij -20°C en hebben hun fotosyntheseoptimum bij lage lichtintensiteit tussen 0°C en -5°C (Lange, O.L. & L. Kappen, 1972)

Ook op bomen, stenen en rotsen in de subalpiene en alpiene zone is duidelijk de invloed van de sneeuw te bemerken. In de Laplandse berkenbossen zijn de bomen aan de voet begroeid met lichtgrijze en gele korstvormige korstmossen en daarboven met glanzend donkerbruine bladvormige soorten en bijna zwarte afhangende baardmossen. De grens tussen beide is messcherp en het verloop ervan in een bos een exacte weerspiegeling van de gemiddelde sneeuwhoogte in de winter. De zeer donkere kleur van de lichenen boven het sneeuwdek hangt mogelijk samen met de warmtebehoefte in de winter. In het oerbos van Bialowieza wordt de hoogte van de klimop bepaald door de hoogte van het sneeuwdek.

Het andere uiterste voor de planten zijn, wat de sneeuw betreft, de plekken die heel laat vrijkomen. Hier moeten zij in zeer korte tijd bladeren, bloemen en vruchten vormen en hun zaden laten rijpen en verspreiden. Maar vaak beginnen zij daar al mee, als zij nog onder de sneeuw liggen. De sierlijke *Soldanella* uit de Alpen boort zelfs zijn bloemstengels met hangende rose bloemklokjes door de sneeuw heen. Zo kan hij bloeien terwijl de bladeren nog onder de sneeuw liggen. Dit doorboren van de sneeuw met een stevige, gebogen bloemsteel is een duidelijke aanpassing, net als bij ons de bosanemoon (*Anemone nemorosa*), die zijn gebogen bloemstelen door een dik bladerdek heen moet boren.

Hoe kunnen planten onder de sneeuw groeien en assimileren? Oudere sneeuw verijst, er vormen zich grovere korrels, de sneeuw wordt glazig en laat meer licht door. Van de zonnestraling tussen 400 en 700 nm laat een vers sneeuwdek van 20 cm dikte ongeveer 3% door, oudere sneeuw ongeveer 13% (Geiger, 1961). Kiemplanten van de arve kunnen in april onder een sneeuwdek van 15 cm met de helft van de maximale intensiteit assimileren (Turner en Tranquilini, 1963). Onder de verijste sneeuw kan zelfs iets als een broeikas effect ontstaan. In het Zuidpoolgebied werden aan lichenen in holten onder tot ijs versinterde sneeuw temperaturen tot 13°C gemeten bij een lucht-

temperatuur van -9°C (Lange & Kappen, 1972). Bij een luchttemperatuur van -19°C werd onder de sneeuw -1°C gemeten, terwijl de temperatuur van de lichenen door stralingsabsorptie zelfs $+3^{\circ}\text{C}$ bedroeg (Lange, 1972).

Door de hoge reflectie heeft de zonnestraling slechts weinig invloed op het afsmelten van de sneeuw. Als eenmaal vaste voorwerpen zoals stengels, boomstronken of stenen boven de sneeuw uitsteken, gaat het afsmelten veel sneller. Deze voorwerpen geven warmte af door geleiding en stralen warmte uit die volledig door de sneeuw geabsorbeerd wordt. Zo ontstaan rond stenen en boomstammen in het voorjaar gaten in de sneeuw.

1.16 Expositie en inclinatie

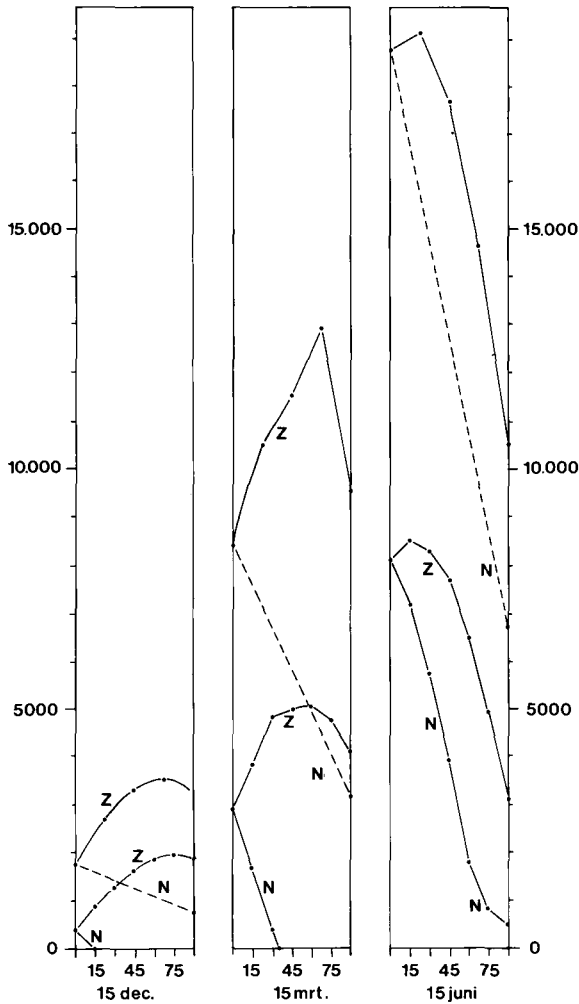
De hoeveelheid geabsorbeerde zonnestraling is van groot belang voor de warmte- en waterhuishouding van plant en dier en ook van bodem en vegetatie en deze hangt uiteraard van de invalshoek af. Dieren kunnen op dit punt actief ingrijpen door de smalle of de brede zijde naar de zon te keren, planten soms ook. De woestijnplant *Lupinus arizonicus* vouwt bij droogte de bladeren samen en richt de smalle kant op de zon, zodat zo weinig mogelijk straling geabsorbeerd wordt (Forseth & Ehrlinger, 1982). De kompasplant (*Lactuca serriola*) stelt zijn bladeren in een noordzuid gericht vlak op, in speciale gevallen ook anders, wanneer dat beter is om de grootste hitte en de sterkste straling te ontwijken. Ook de Amerikaanse boom *Schinus molle* en *Eucalyptus* spp. uit Australië (beide uit droge subtropische gebieden) hebben hun hangende bladeren noordzuid georiënteerd.

De expositie (kompasrichting) en de inclinatie (steilheid) zijn van groot belang voor het microklimaat. De betekenis van een bepaalde helling en expositie is sterk van de geografische breedte en ook van het jaargetijde afhankelijk. Tussen de keerkringen is, afhankelijk van het jaargetijde, nu eens de noord-, dan weer de zuidhelling in het voordeel wat de ontvangen hoeveelheid zonnestraling betreft. Zeer steile oost- en westhellingen kunnen hier meer straling ontvangen dan dito noord- en zuidhellingen. Aan de polen verdwijnt het effect van de expositie, maar niet van de helling.

De betekenis van helling en expositie op verschillende breedtegraden wordt zichtbaar gemaakt door de nesten van mieren en termieten. Sommige tropische termieten bouwen zijdelings afgeplatte, verticale nesten die noordzuid gericht zijn; ze ontvangen zo 's ochtends en 's avonds veel zonnestraling en rond het hete middaguur heel weinig. De koepelvormige nesten van rode bosmieren (*Formica* spec.) worden naar hogere breedten toe steeds steiler, waardoor ze steeds zo veel mogelijk loodrecht op het invalende zonlicht geëxponeren zijn.

Het verschil tussen noord- en zuidhellingen is een van de meest bekende effecten op dit gebied. Als de zon in het zuiden staat is bij onbewolkte lucht de stralingsintensiteit op noord- en zuidhellingen goed te schatten op grond van de gegevens van tabel 1. Dergelijke berekeningen zijn representatief voor de maximale verschillen die in de uren rond de middag tussen de betreffende hellingen kunnen optreden. Over een gehele dag gerekend zijn de verschillen natuurlijk kleiner. In de eerste morgenuren krijgt bij ons 's zomers de noordhelling zelfs meer zon dan de zuidhelling.

Naarmate de atmosfeer minder helder is zijn de verschillen kleiner, omdat de directe zonnestraling afneemt en de indirecte toeneemt. Als er bewolking voor de zon is, wor-

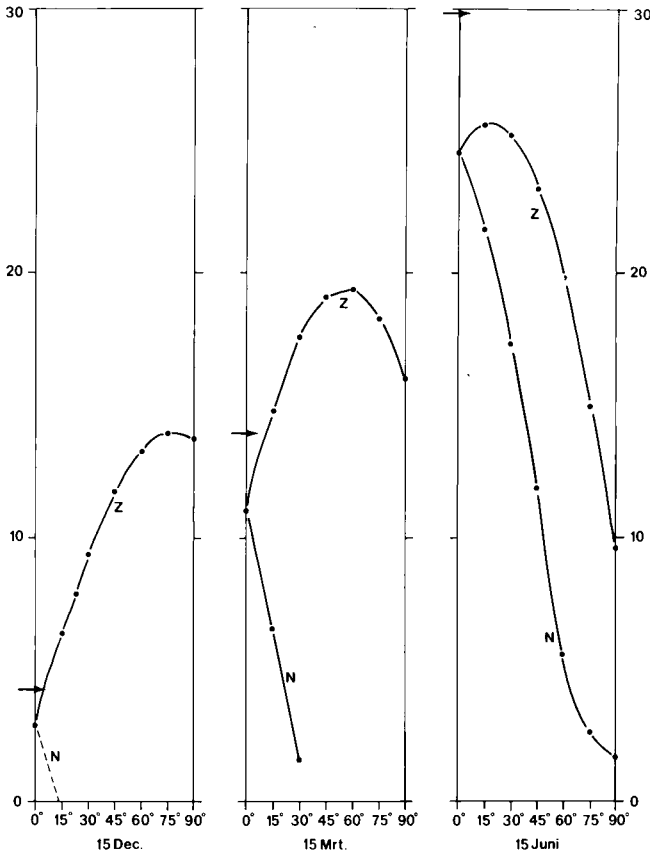


Figuur 22. Klimatologische gegevens over directe en globale zonnestraling op het horizontale vlak en op noord- en zuidhellingen van verschillende steilheid. Voor de globale straling op noordhellingen zijn alleen gegevens voor een helling van 90° beschikbaar. Dagsommen in kJ. Naar Slob (1980).

den de verschillen tussen de exposities gering.

Kwantitatieve aspecten van de warmtehuishouding, die van belang zijn voor de fenologie van planten en dieren (warmtesommen) en voor de waterhuishouding, vereisen natuurlijk cijfers over langere perioden, waarin de toestand van de atmosfeer en de bewolingsgraad verdisconteerd zijn. Gemeten waarden zijn hier slechts in beperkte mate beschikbaar (figuur 22).

De krommen van figuur 22 geven de hoeveelheid directe zonnestraling per dag op



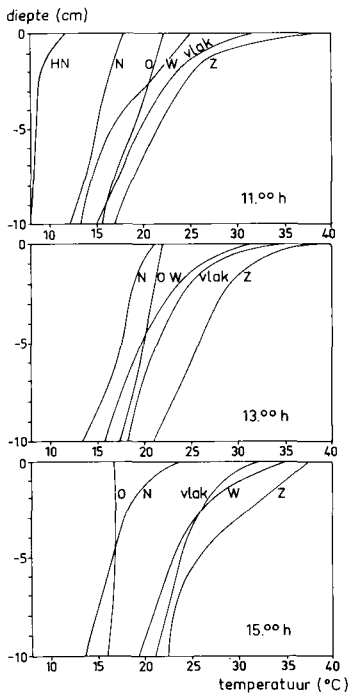
Figuur 22a. Als Figuur 22 maar voor onbewolkte dagen directe zonnestraling. De globale straling op een horizontaal vlak is met → aangegeven. In MJ.

noord- en zuidhellingen, rekening houdend met de gemiddelde bewolgingsgraad en turbiditeit van de atmosfeer. Voor zuidhellingen en voor een loodrechte wand naar het noorden is ook de globale straling aangegeven. Als benadering voor de globale straling op noordhellingen van verschillende steilheid zijn de waarden voor de globale straling op een horizontaal vlak en op een noordwand door een stippellijn verbonden. Een belangrijk punt is: als de zon hoog staat, zijn de verschillen tussen zuidhelling en vlak terrein veel minder dan die tussen noordhelling en vlak terrein. Bij een laag staande zon geldt voor zeer steile hellingen juist het omgekeerde (figuur 22). In figuur 22a zijn de waarden voor de directe straling op noord- en zuidhellingen aangegeven voor onbewolkte dagen. De waarde van de globale straling op een horizontaal vlak is door een driehoekje aangegeven. De ontvangen straling wordt nu grotendeels door de directe zonnestraling bepaald. De verschillen in ontvangen straling tussen de meest gunstige hellingen (zeer steil in de winter, zwak hellend in de zomer) zijn veel geringer dan in het eerste geval (figuur 22 en 22a). De verhouding is ongeveer 1:2 bij vergelijking van

15 december met 15 juni. Wanneer het gaat om momentane waarden rond het middaguur, zijn de verschillen nog veel kleiner (zie 1.4).

In ons land zijn natuurlijke steile hellingen van enige omvang beperkt tot duinen en zandverstuivingen. De maximale hellingshoek bedraagt voor zand ca. 40°. Op noordhellingen wordt deze soms bereikt, de zuidhellingen zijn doorgaans minder steil. Deze gegevens zijn al voldoende om vast te stellen dat in de zomer zelfs de steilste noordhellingen niet alleen 's morgens en 's avonds directe zonnestraling ontvangen, maar ook 's middags.

Figuur 23 geeft temperatuurmetingen op hellingen van verschillende exposities en op vlak terrein op een heldere dag tegen het eind van mei. De bodem was onbegroeid stuifzand. De metingen behoeven weinig toelichting. Wat de oppervlaktetemperaturen betreft, merken we op dat deze met kwikthermometers gemeten zijn en derhalve behept met de fouten die daarmee gepaard gaan. De flauwe westhelling is in de bovenste lagen al voor het middaguur warmer dan de steile oosthelling. De diepere lagen geven meer het geïntegreerde effect over een langere periode te zien. Een meting op 31 oktober (tabel 13) laat zien dat dan de temperatuurverschillen tussen noord- en zuidhelling nog iets groter zijn, maar vooral dat nu de noordhelling uitgesproken koud is vergeleken met de luchttemperatuur. De oppervlakte is vochtig, terwijl op de zuidhelling de



Figuur 23. Verloop van de bodemtemperatuur met de diepte op hellingen en vlak terrein in stuifduinen op drie verschillende tijdstippen op 25 mei 1955. Luchttemperatuur op 2 m om 11.00 h: 15°C, om 15.00 h: 18°C. N = noordhelling 30°, O = oosthelling 33°, Z = zuidhelling 25°, W = westhelling 15°. HN is noordhelling met hei. (Uit Stoutjesdijk (1959).

Tabel 13. Temperaturen op een noord- en een zuidhelling in stuifzand, 31 oktober 1955, 14.30 h, luchttemperatuur 10 °C. Naar Stoutjesdijk (1959).

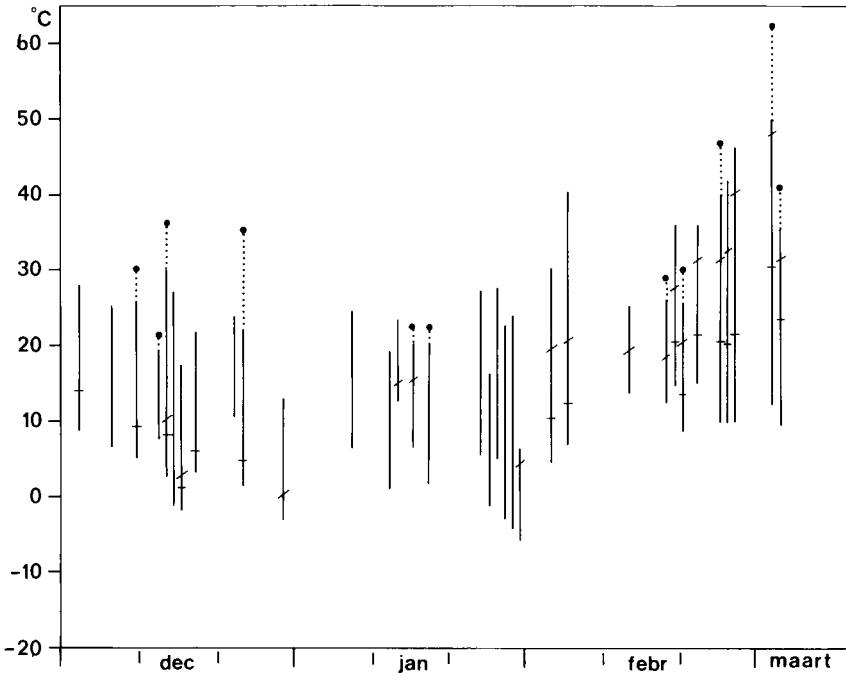
Diepte (cm)	Temperatuur (°C)		
	Noord (28°)	Zuid (28°)	Vlak
0	4,4	25,0	13,5
- 2	4,2	18,0	10,8
- 5	4,2	15,3	9,4
- 10	4,2	11,0	7,7

bovenste centimeters van de bodem poederdroog zijn.

Bij lage zonnestand wordt de maximale stralingsintensiteit ontvangen op zeer steile hellingen. In de winter komt een verticaal vlak dicht bij de ideale expositie. Zo kunnen in de winter op de schors van bomen hoge oppervlaktetemperaturen optreden. Figuur 24 laat zien hoe in december de temperatuur op de schors van grove dennen al 30°C boven de luchttemperatuur kan liggen en begin maart tot 40°C. De hoge waarden van Δt treden alleen op op slecht geleidend materiaal, bij voorbeeld op stammen met een dikke kurklaag. Wanneer de kurklaag slechts dun is zoals bij beuken, en dientengevolge de warmtestroom door geleiding sterk, wordt slechts een geringe waarde van Δt bereikt. Nog hogere temperaturen worden plaatselijk bereikt op steile randjes van veenachtig materiaal, half verteerde grasresten e.d., in december tot 35°C, in maart tot 52°C boven de luchttemperatuur. Grote expositieverschillen kunnen in de winter ook optreden bij graspollen. Zo werd op 24 december aan een grotendeels groene pol van *Deschampsia flexuosa* bij een luchttemperatuur van 1°C, aan de zuidzijde een oppervlaktetemperatuur gemeten van 19°C, aan de noordzijde van -2°C.

De invloed van de expositie op de vegetatieontwikkeling is algemeen bekend. Zuidhellingen zijn de meest geschikte habitat voor organismen uit zuidelijker streken en noordhellingen voor organismen uit het noorden. Cain merkte eens treffend op dat een plant aan de rand van zijn verspreidingsgebied op die helling gaat 'zitten', vanwaar hij naar het centrum van zijn areaal kan 'uitkijken'. Zo vinden wij de wilde bosaardbei (*Fragaria vesca*) in het mediterrane laagland alleen op noordhellingen, bij ons op vlak terrein, in Noord-Noorwegen alleen op steile zuidhellingen. Het *Physcietum elaeinae*, een nitrofytische associatie van epifytische lichenen, komt bij Montpellier (Zuid-Frankrijk) vooral op de noordzijde van bomen voor, in Nederland vooral op de zuidzijde (Tabel 14).

Als men op een warme zomerdag de 800 m hoge Lägern beklimt, een oostwest lopende bergrug van kalkgesteente en uitloper van de Jura bij Baden (Zwitserland), voelt men op de 'messcherpe' kam van een halve meter breedte de omslag in temperatuur, die wel 15°C kan bedragen. Van een heet, zonnig bos met behaarde eik (*Quercus pubescens*) met zuidelijke plantesoorten (bij voorbeeld *Clinopodium vulgare*, *Geranium sanguineum*, *Orchis pallens*, *Cotoneaster integerrima*, *Viola mirabilis*, *Melittis melis-*



Figuur 24. Luchttemperaturen en oppervlaktetemperaturen gemeten op boomstammen, aangegeven door onder- en bovenzijde van de getrokken verticale lijnen. Indien in de omgeving hogere temperaturen dan op de boomschors werden gemeten wordt dit door stippen aangegeven. Temperaturen op een vlak resp. zwak naar het zuiden hellend oppervlak door korte dwarse resp. schuine streepjes. Naar Stoutjesdijk (1977).

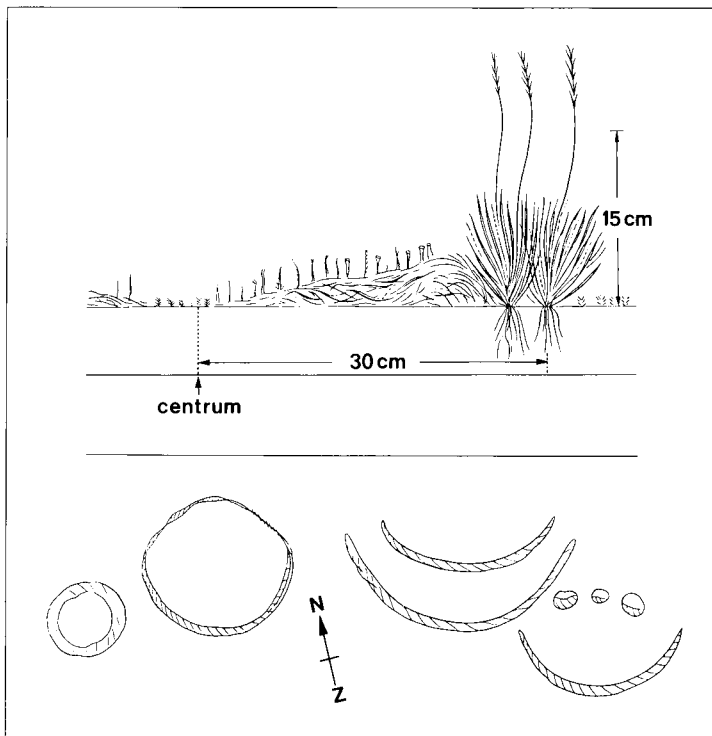
Tabel 14. Frequentieverdeling van een epifytische lichenenassociatie (*Physcietum elaeinae*) in Zuid-Frankrijk en Nederland als functie van de windrichting (zijde van de stam).

Windrichting	Zuid-Frankrijk	Nederland
zuidoost	2	11
zuid	1	28
zuidwest	2	24
west	4	3
noordwest	5	—
noord	4	—
noordoost	4	—
oost	2	2

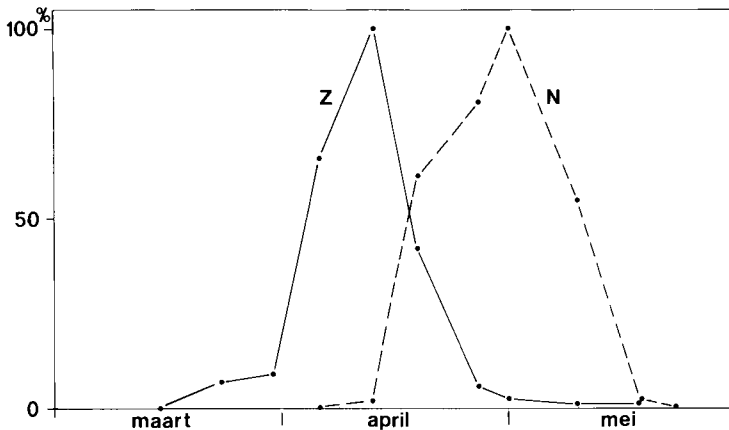
sophyllum) stapt men over in een beukenbos met subalpiene elementen (bij voorbeeld *Thlaspi alpestre* en *Asplenium viride*). Wat de plantengroei betreft, is het of men 1000 m hoger is geklommen of 1000 km naar het noorden is gereisd en dit alles over een afstand van enkele meters.

Een frappant verschijnsel werd in Jutland gezien, waar de noordhelling van een steil heuveltje van niet meer dan 30 m hoogte bedekt was met fraai goudgeel bloeiende *Trollius europaeus*, een noordelijke en subalpiene plant, terwijl de zuidhelling rood zag van de bloedrode ooievaarsbek (*Geranium sanguineum*), een soort die als het ware door zijn kleur al verraadt dat hij van warmte houdt. Van Dieren (1934) wijst op het totaal verschillende aspect dat de duinen van Terschelling hebben, al naar de richting waarin men kijkt. In noordelijke richting blikkend bepalen ijl begroeide hellingen met buntgras en lichenen het aspect. Naar het zuiden toe ziet men de dicht met kraaihei begroeide noordhellingen.

Ook op zeer kleine schaal kan de expositie van een helling van belang zijn. In Scandinavië zijn de mierenhopen (van *Formica* sp.) vaak aan de noordzijde geheel, aan de zuidzijde gedeeltelijk begroeid, aan beide zijden met verschillende soorten mossen en hogere planten. Een ander voorbeeld van de betekenis van de expositie op kleine schaal leveren de pollen van *Nardus stricta*, waar ze zich ongestoord kunnen ontwikkelen, zo-



Figuur 25. Doorsnede door een groeiing van *Nardus stricta* en verschillende stadia van ontwikkeling van boven gezien. Naar Stoutjesdijk (1959).



Figuur 26. Verloop van de bloei van de paardebloem op een noord- en een zuidtalud. Naar gegevens van Dr. A.A. Sterk. Het aantal bloeiende hoofdjes is aangegeven in percentage van het totale aantal.

als soms op rustend stuifzand het geval is (Stoutjesdijk, 1959). Zoals bij zoveel planten die zich concentrisch uitbreiden, sterven de pollen in het centrum af. Bij verdere ontwikkeling van deze ringen is het aantal gevormde spruiten aan de zuidzijde veel groter dan aan de noordzijde. Tenslotte kan de plant aan de noordzijde afsterven en vormt zich uit de ring een hoefijzer (figuur 25).

Op miniatuurschaal zien we soms de betekenis van de expositie bij wilgekatjes. De zuidzijde van het katje bloeit veel eerder dan de noordzijde (Kraus, 1911). Williams (1981) vond bij de vlinder *Euphydryas gillettii* een voorkeur voor eiafzetting op bladeren die loodrecht op de stralen van de morgenzon gesitueerd waren. De ontwikkeling was in deze positie het snelst. Verschillen in ontwikkelingssnelheid tussen noord- en zuidhellingen zijn vooral bij planten vaak zeer opvallend.

De verschillen in bloeitijd op noord- en zuidhellingen zijn niet alleen sterk afhankelijk van de soort plant, maar ook van de grondsoort (Van Os, 1981). Bij de Margriet was het verschil tussen noord- en zuidhellingen slechts enkele dagen op löss en mergel, maar vier weken op klei. In figuur 26 is te zien hoe de bloei van de paardebloem (*Taraxacum officinale*) verloopt op twee taluds met respectievelijk noord- en zuidexpositie. Evenhuis (1953) experimenteerde met poppen van de fruitmot *Enarmonia pomonella* die op verticale stukken schors met verschillende expositie buiten waren opgesteld. Deze werden vergeleken met een controle die geheel tegen directe zonnestraling was beschermd. De ontwikkeling op de zuidzijde was steeds het vroegst. De verschillen met de controle bedroegen, al naar de maat die men voor de ontwikkelingsnelheid aanlegde, 23 tot 33 dagen.

De verschillen tussen noord- en zuidhellingen weerspiegelen zich ook in de bodemontwikkeling. Op grote schaal is dit bekend van de bodems in het gebergte. Aulitzky c.s. (1963) vond in het Ötztal (Tirol) 'podsolige Braunerde' op zuidhellingen en 'Eisenhumuspodsol' op noordhellingen. Ook op kleine schaal zijn er duidelijke verschillen

Tabel 15. De dikte en het gehalte aan organische stof (gloeiverlies) van de lagen van een heidepodsol op twee noordhellingen en op de corresponderende zuidhellingen. Naar Stoutjesdijk (1959).

Hellingtype	Laag en dikte (cm)	Gloeiverlies (gew. ‰)
noordhelling 1	A ₀ 3	
	A ₁ 17	9,3
	A ₂ 13	1,5
	A ₃ 8	11,2
	B ₁ 12	3,3
	B ₂ 25	1,5
	C	0,5
noordhelling 2	A ₀ 4	
	A ₁ 18	7,4
	A ₂ 14	1,3
	A ₃ 8	9,2
	B ₁ 12	4,5
	B ₂ 15	1,2
	C	0,4
zuidhelling 1	A ₀ 1	
	A ₁ } 16 } A ₂ }	3,1
	A ₃ 10	5,3
	B ₁ 20	3,0
	B ₂ 14	1,2
	C	0,4
	zuidhelling 2	A ₀ 1
A ₁ } 12 } A ₂ }		5,7
A ₃ 4		5,2
B ₁ 8		4,1
B ₂ 15		1,3
C		0,5

te vinden. Het podsolprofiel van oostwest verlopende ruggen in Veluwe heidevelden vertoonde duidelijke verschillen tussen noord- en zuidhelling (tabel 15). De loodzandlaag (A₁, A₂, A₃) was op de noordhellingen veel dikker dan op de corresponderende zuidhellingen. Ook was het gehalte aan organische stof circa tweemaal zo hoog in de profielen op de noordhelling (Stoutjesdijk, 1959).

De vegetatie kan microklimaatverschillen zowel accentueren als nivelleren. Heel duidelijk wordt dit gedemonstreerd juist bij de factor expositie. In droge warme klima-

Tabel 16. Temperaturen en evaporatiewaarden (mm/d) op noord- en zuidhellingen in heide en bos.

Plaats	Maximum temperatuur (°C)		Minimum temperatuur (°C)		Temperatuur amplitude (°C)		Evaporatie (mm/d)
	gemiddeld	extreem	gemiddeld	extreem	gemiddeld	extreem	
Heide (noord)	17,6	24,5	7,2	2,4	10,4	22,1	0,65
Heide (zuid)	29,7	43,3	6,5	0,9	23,2	42,4	1,04
Verschil	12,1	18,8	0,7	1,5	12,8	20,3	0,39
Bos (noord)	17,0	21,7	6,7	2,2	10,3	19,5	0,43
Bos (zuid)	20,1	33,8	7,3	2,5	12,8	29,7	0,56
Verschil	3,1	12,1	0,6	0,3	2,5	10,2	0,13

ten, zoals in het Atlasgebergte, kan bos zich alleen ontwikkelen op noordhellingen. De reeds bestaande verschillen in microklimaat tussen noord- en zuidexpositie worden daardoor nog vergroot. Hetzelfde zien wij in Nederland bij de begroeiing van stuifduinen. Het verschil tussen noord- en zuidhelling is aanvankelijk een zichzelf versterkend proces. De noordhelling raakt namelijk al spoedig begroeid met struikhei en kraaihei met een dikke mos- en ruwe humuslaag, terwijl een zuidhelling met een open buntgrasgezelschap met dunne moslaag en weinig of geen humus begroeid raakt. Hierdoor worden de verschillen tussen noord- en zuidhelling aanzienlijk versterkt (figuur 23). Terwijl deze situatie zich nu op de Waddeneilanden niet verder ontwikkelt, kan in binnenlandse stuifduinen een omkering van het proces volgen, namelijk een nivellering door bosontwikkeling (spontaan of door de mens geplant). In Nederland kan bos zich op alle exposities ontwikkelen. Daarbij ligt het voor de hand aan te nemen dat de microklimaatverschillen bij de grond sterk af zullen nemen.

Om dit te onderzoeken, zijn van 16 tot 23 september 1974 in stuifzandduinen in Drenthe telkens twee tegenover liggende steile hellingen (noord en zuid, 25°-35°) met elkaar vergeleken en wel twee met heide begroeide hellingen en twee met dennenbos begroeide. Gemeten zijn maximum- en minimumtemperaturen op de grond en de potentiële evaporatie op 3 cm. Hoewel deze niveaus onder de heidevegetatie liggen, is de afschermdende werking van het bos (ook met een ondergroei van heide) duidelijk groter, zoals blijkt uit tabel 16. Alle verschillen tussen noord en zuid zijn dus in het bos geringer. Het is te verwachten dat dan ook de vegetatieverschillen in het bos geringer zijn. Hiertoe is een groot aantal opnamen op de vier standplaatstypen gemaakt en de vier tabellen zijn vergeleken op hun floristische verwantschap volgens de formule:

$$\frac{\sum Pc}{\sqrt{\sum Pa \cdot \sum Pb}} \quad (1.44)$$

waarin Pc de gemeenschappelijke (dus laagste) presentiewaarde (in %) van een gemeenschappelijke soort is, en Pa en Pb de verschillen zijn in presentiewaarden per soort (van gemeenschappelijke en niet gemeenschappelijke soorten), respectievelijk

ten gunste van tabel a (Pa) en van tabel b (Pb). De heideopnamen van noordhellingen hadden een verwantschap van 1,85 met de zuidhellingen, in de bossen is de verwantschap noordzuid 4,50. Zowel microklimaat- als vegetatieverschillen zijn dus door de boomlaag genivelleerd.

De inclinatie kan in de eerste plaats het effect van de expositierichting moduleren: het verschil tussen steile noord- en zuidhellingen is groter dan tussen flauw glooiende noord- en zuidhellingen. Bij zeer steile hellingen gaat ook de invloed op de neerslag een rol spelen: er valt minder regen op het substraat en de sneeuw glijdt eraf. Wat dit laatste voor effect heeft op microklimaat en vegetatie, wordt in de volgende paragraaf besproken.

Een kritisch punt is de inclinatie van 90°. Zodra deze overschreden wordt (onderzijde van overhangende rotsen en boomstammen), krijgt de vegetatie in het geheel geen regenwater meer (of alleen bij windgeëxponeerde vlakken, als de wind er bij regen op staat). Op deze standplaats groeien alleen bepaalde eencellige groenwieren en bepaalde korstmossen. Bladvormige, en de meeste struikvormige korstmossen ontbreken. Het zijn slechts weinige struikvormige soorten met soredieën en vooral geheel in fijn melig poeder opgeloste korstvormige lichenen van witte, lichtblauwe, geelgroene of felgele kleur die hier kunnen gedijen. Zij leven uitsluitend van de lucht, inclusief zijn waterdamp. Ze kunnen aan verzadigde lucht voldoende water onttrekken om een winstgevende fotosynthese mogelijk te maken (Büttner, 1971). Blootstelling aan de regen is voor deze lichenen zelfs zeer ongunstig: de lucht wordt uit de intercellulaire holten van het plectenchymatische schimmelweefsel verdreven, waardoor de uitwisseling van O₂ en CO₂ tussen de in dit weefsel ingebedde groene algen en de buitenlucht verminderd wordt.

In de literatuur komt men vaak de bewering tegen dat planten op de onderkant van overhangende rotsen en stamzijden ook minder licht zouden ontvangen. Dit is weer eens een typisch staaltje van fanerogamocentrisch denken: lichenen immers zijn vooral 's winters actief en dan zijn overhellende vlakken sneeuwvrij en ontvangen dus meer licht dan de lichenen van de bovenzijde die onder de sneeuw liggen. Bovendien zijn deze vlakken extra licht omdat zij gekeerd zijn naar het sterk reflecterende sneeuwdek op de grond: overhellende rotsen krijgen 's winters meer licht dan 's zomers! Wie zowel 's zomers als 's winters in de bergen van Scandinavië of de Alpen wandelt, langlauft of skiet, moet daar maar eens op letten en op de lichtmeter van zijn fototoestel kijken. Voor overhangende granietrotsen in de alpine zone van Zuid-Noorwegen is de associatie *Lecanoro-Acarosporium chlorophanae* karakteristiek. Creveld (1981) vond dat men deze associatie in de zomer niet zonder flitslicht kan fotograferen, in de winter wel. Aangezien bovendien de vochttoestand van lichenen op regenrijke plekken in de winter veel gunstiger is (hogere RH van de lucht) en lichenen bij zeer lage temperaturen goed kunnen fotosynthetiseren, is het waarschijnlijk dat het hoofdassimilatie seizoen voor deze associatie in winter en vroege voorjaar ligt. Zij is cheimofotofytisch (Creveld, 1981).

2 *De invloed van de vegetatie op het microklimaat*

2.1 Inleiding

Wij willen ons nu verder vooral bepalen tot de invloed van de vegetatie op het microklimaat. Van de inkomende zonnestraling wordt door gras (weilanden, hooilanden) ongeveer evenveel gereflecteerd (12 – 30%) als door een zandbodem, maar bossen reflecteren minder (5 – 20%) en komen meer overeen met tuinaarde en donkere akkergrond. Aangezien planten sterk transpireren, zal de temperatuur op een vegetatiedek toch minder sterk oplopen dan op kale grond. Daarbij komt dat absorptie niet in een vlak, maar over een zekere diepte plaats vindt, vooral bij een losse, oneffen vegetatie. En vooral geldt dit bij vegetaties met verticaal staande bladeren zoals vele graslanden. Een belangrijk punt is ook dat een vegetatie voortdurend water uit diepere lagen van de bodem aanvoert.

Een uitzondering vormen stuifzanden met grijze lichenenbegroeiing of sterker nog, donkergroene haarmosvelden (*Polytrichum*). Deze drogen namelijk in de zon volledig uit. Niet alleen is dan de transpiratie nihil, maar ook de volumewarmte is heel klein geworden, terwijl de albedo kleiner is dan bij kaal zand. Hier treden juist hogere temperaturen op dan op kale grond.

Planten vormen ook humus en deze heeft een geringe albedo, een geringe volumewarmte (ν) en een gering geleidingsvermogen (λ). Deze factoren werken alle mede aan het optreden aan de oppervlakte van zeer hoge temperaturen overdag en zeer lage 's nachts en tevens aan warmteïsolatie van de ondergrond. Omdat de warmtestroom de bodem in door de aanwezigheid van de vegetatie overdag relatief gering is, heeft de humus dan betrekkelijk weinig invloed op de totale energiebalans. 's Nachts is de invloed van de humus wel groot (heide, hoogvenen).

De aard van het strooisel is ook zeer belangrijk. De bladgrootte kan een grote rol spelen. Grote bladeren scheppen na hun val strooisel met grote afgesloten luchtholten die koel, vochtig en rijk aan CO₂ zijn, wat voor vele bodemorganismen van groot belang is (gunstig dan wel ongunstig). Kleine bladeren en vooral naalden vormen een los, sterk uitdrogend strooisel, wat meestal ongunstig is.

De vegetatiestructuur heeft op allerlei manieren invloed op de energiebalans van de aardoppervlakte en op het microklimaat in de vegetatie. We noemen er hier een aantal, waarvan de meeste later nog uitvoeriger ter sprake zullen komen, zoals de temperatuurventielwerking van bossen, de invloed van de loofperiodiciteit van bomen op het microklimaat, de invloed van de bladgrootte op de regeninterceptie, van de stand der takken op de regenafvoer en regenverdeling over de bodem, het effect van open plekken in bossen, het effect van een effen en een oneffen dwergstruiklaag op het sneeuwdek, enz.

Tabel 17. Warmtehuishouding (W/m^2) grasland Pannerden (13 mei 1980).
 Temperatuur was op 1,50 m 16,5 °C en op 45 cm 18,9 °C. De waterdampconcentraties bedroegen respectievelijk 6,0 en 9,1 g/m^3 .

In		Uit	
Zonnestraling	839	Gereflecteerde zonnestraling	200
Atmosferische warmtestraling	287,5	Warmtestraling	421
		Warmtestroom naar bodem	12,6
		Als latente en voelbare warmte aan lucht afgegeven	492,9
Totaal	1126,5		1126,5

We zullen eerst de invloed van de vegetatie als geheel op de energiebalans van het aardoppervlak bespreken. Daarna zullen we verdeling van temperatuur en dampspanning in een aantal vegetaties van uiteenlopende structuur vergelijken. Tenslotte zullen we uitvoeriger op enige vegetatietypen ingaan, waarbij bij iedere vegetatie weer geheel andere aspecten van het microklimaat ter sprake zullen komen.

2.2 De warmte- en waterhuishouding van de vegetatie

Evenals voor een kale bodem met een droog of een nat oppervlak, is het natuurlijk mogelijk voor een bodem met vegetatie een energiebalans op te stellen. De energieomzettingen verlopen dan niet meer in een scherp gedefinieerd oppervlak, maar in een min of meer dikke laag. De energetische omzettingen in deze laag bepalen ook de temperatuur en vochtigheid op verschillende niveaus in de vegetatie. Op deze details gaan we nu niet in, we beschouwen hier de energiehuishouding van de vegetatie als geheel voor een gesloten cultuurgrasland van ca. 40 cm hoog.

Tabel 17 geeft de energiebalans voor het gehele complex bodem en vegetatie. Als sluitpost fungeert weer de hoeveelheid energie die voor verdamping en voor verwarming van de lucht gebruikt wordt. Dat er zowel warmte als waterdamp in opwaartse richting getransporteerd wordt, laten de gegevens over temperatuur en dampspanning zien. Zowel de temperatuur als de dampspanning vlak boven de vegetatie zijn hoger dan die op grotere hoogte. De verdeling van de beschikbare energie over voelbare en latente warmte is niet op dezelfde manier te berekenen als bij een nat oppervlak. De warmte wordt weer op dezelfde manier overgedragen, namelijk van de oppervlakte van de grasbladeren aan de lucht, maar de waterdamp volgt een meer ingewikkelde weg van het inwendige van het blad via de huidmondjes naar buiten.

Een andere mogelijkheid is gebruik te maken van het dampspannings-, respectievelijk temperatuurverval in de lucht boven de vegetatie. Wanneer er geen zijdelings transport plaats vindt, of liever gezegd wanneer in zijdelingse richting netto evenveel warmte en waterdamp binnen komt in een verticale kolom lucht boven het meetpunt als er uit gaat, dan geldt voor het waterdamptransport E (in $g/(m^2 \cdot s)$):

$$E = \frac{A \cdot (c_1 - c_2)}{(z_1 - z_2)} \quad (2.1)$$

waarbij c_1 en c_2 de waterdampconcentraties in de lucht zijn (in g/m^3) op hoogten z_1 en z_2 . A (in m^2/s) is een parameter die de sterkte van het turbulente transportproces aangeeft.

Voor het transport van warmte kan dezelfde gedachtengang toegepast worden en in het algemeen voor alle eigenschappen van de lucht die we als hoeveelheid per volume eenheid lucht kunnen uitdrukken. Dus bij voorbeeld ook voor de hoeveelheid CO_2 , voor het aantal stofdeeltjes of het aantal pollenkorrels per m^3 . Dit omdat het turbulente uitwisselingsproces niet selectief werkt. Om deze voorstelling op het warmte-transport te kunnen toepassen moeten we niet werken met temperatuurverschillen maar met verschillen in warmteinhoud per m^3 lucht. Dan is te schrijven (verg. 1.41):

$$L = A \cdot \rho \cdot C_p \frac{t_1 - t_2}{z_1 - z_2} \quad (2.2)$$

Hierbij is de L de getransporteerde warmte ($\text{J}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), ρ is de dichtheid van de lucht ($= 1225 \text{ g}/\text{m}^3$), C_p is de soortelijke warmte van lucht ($= 1,01 \text{ J}/(\text{g} \cdot \text{K})$). Drukken we nu ook de verdamping in energetische grootheden uit (E^*), dan geldt, als V de verdampingswarmte van water (ca. $2465 \text{ J}/\text{g}$) is:

$$E^* = A \cdot V \frac{c_1 - c_2}{z_1 - z_2} \quad (2.3)$$

ofwel

$$\frac{E^*}{L} = \frac{V \cdot (c_1 - c_2)}{\rho \cdot C_p \cdot (t_1 - t_2)} \quad (2.4)$$

De waarden van $(c_1 - c_2)$ en $(t_1 - t_2)$ zijn resp. $3,1 \text{ g}/\text{m}^3$ en $2,4^\circ\text{C}$ (Tabel 17), dus $E^*/L = 2,57$.

We zien uit de energiebalans: $E^* + L = 492,9 \text{ W}/\text{m}^2$. Verder geldt: $E^* = (2,57/(2,57 + 1)) \cdot 492,9 \text{ W}/\text{m}^2 = 354,8 \text{ W}/\text{m}^2$. De waarde van A is nu ook uit te rekenen, waarbij we weer terug gaan naar de verdamping in g/m^2 : $E = E^*/V = 0,144 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. Invulling in vergelijking 2.1 geeft $A = 0,049 \text{ m}^2 \cdot \text{s}$, voor $z_1 - z_2 = 1,05 \text{ m}$. A heeft dezelfde dimensie als de diffusiecoëfficiënt (D) voor waterdamp door stilstaande lucht. Terwijl D echter een waarde heeft van $21,2 \cdot 10^{-6} \text{ m}^2 \cdot \text{s}$ heeft A een waarde die ruim 2000 maal zo hoog ligt. Het transportproces in de atmosfeer is hier dus ongeveer tweeduizend maal zo effectief als het diffusieproces. De berekende verdamping komt neer op $518 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{h})$, dat is per uur een waterlaag van ruim $0,5 \text{ mm}$ dik. Dientengevolge liggen voor een zonnige zomerdag in ons klimaat gemeten of berekende verdampingscijfers voor een gesloten gewas dikwijls bij ca. 5 mm per dag.

We gaan nog even terug naar vergelijking 2.4. De factor $V/(\rho \cdot C_p)$ is omgekeerd evenredig met de atmosferische druk, omdat $\rho \cdot C_p$ daarmee evenredig is. Er is ook een geringe afhankelijkheid van de temperatuur. Vanwege het verband (verg. 1.26) tussen concentratie van de waterdamp en dampspanning kunnen we in plaats van vergelijking 2.4 ook schrijven:

$$\frac{E^*}{L} = \frac{e_1 - e_2}{\gamma \cdot (t_1 - t_2)} \quad (2.5)$$

De factor γ voor turbulent transport (1.9) is net als de gelijknamige factor die bij laminair transport optrad, evenredig met de atmosferische druk en enigszins afhankelijk van de temperatuur, maar om geheel andere redenen. Ook is het toevallig dat de numerieke waarden weinig verschillen.

Bij het beschreven grasveld werd het grootste deel van de beschikbare energie ($R_{\text{net}} - B$) aan verdamping besteed, maar er werd ook nog warmte aan de lucht afgegeven. Het is natuurlijk denkbaar dat bij droge lucht en sterke wind de verdamping van een vegetatie zo sterk is dat warmte aan de lucht wordt onttrokken. Dit kan echter maar in beperkte mate het geval zijn, omdat bij een lagere temperatuur van de vegetatie het dampspanningsverval kleiner wordt. De situatie waarbij bij een sterke instraling warmte aan de lucht wordt onttrokken door de vegetatie, is alleen duidelijk ontwikkeld aangetroffen wanneer een betrekkelijk kleine oppervlakte van een geïrrigeerd gewas zich in een aride omgeving bevindt (oase-effect). In dit geval kan E^* tot 70% hoger zijn dan R_{net} (Linacre, 1976). Šmid (1975) vond dit oase-effect soms rond het middaguur zwak ontwikkeld bij rietvelden in Tsjechoslowakije.

In het algemeen lijkt voor een uitgestrekt gewas de nettostraling een goede basis te geven voor de berekening van de verdamping, in die zin dat de gewasverdamping E^* hier altijd beneden blijft. Šmid (l.c.) vond voor een rietveld een maximale verdamping van 6,9 mm/d, waarbij de energiebalans over een etmaal er als volgt uitzag: $R_{\text{net}} = 1915 \text{ J/cm}^2$; $B = 160 \text{ J/cm}^2$; $L = 60 \text{ J/cm}^2$; $E = 1695 \text{ J/cm}^2$. Extreem hoge waarden werden soms berekend uitgaande van metingen aan planten in potten. Gessner (1956) berekende zo voor *Scirpus* een verdamping van meer dan 40 mm/d. De discrepantie is te wijten aan het feit dat hier de verdamping werd gerelateerd aan de oppervlakte van de pot, terwijl de mantel van de vegetatiecilinder buiten beschouwing werd gelaten. Voor een uitgestrekte vegetatie zou een dergelijke sterke verdamping een zo sterke afkoeling betekenen dat alleen hierdoor de verdamping onmogelijk zou worden. Waar lysimeters gebruikt worden, dat wil zeggen bakken met een blok ongeroerde vegetatie en bodem die op het oorspronkelijke niveau in dezelfde vegetatie teruggebracht worden, vindt men wel een goede overeenstemming met energetische beschouwingen (Brown, 1976; Monteith and Szeicz, 1960).

Penman (1948) heeft als eerste een geslaagde poging gedaan om de verdamping van een gesloten groen gewas met een goede vochtvoorziening uit te rekenen met algemene weergegevens. Hij ging daarbij uit van een vrij verdampend wateroppervlak en kwam tot de naar hem genoemde vergelijking voor een nat oppervlak (verg. 1.34). Om van een nat oppervlak op een verdampend gewas over te gaan gebruikte Penman een empirische factor, als volgt:

$$E^*_{\text{veg}} = 0,8 \cdot E^*_{\text{nat}}$$

(2.6)

waarbij E^*_{veg} de verdamping van een gesloten groene vegetatie is met een goede vochtvoorziening. Deze methode voor de berekening van de potentiële evapotranspiratie geeft ongetwijfeld voor landbouwgewassen goede resultaten. Het gaat hier immers om gewassen die sterk moeten assimileren en bij goede vochtvoorziening een hoge openingsgraad van de huidmondjes hebben.

Natuurlijke vegetaties kunnen een lager watergebruik hebben dan de methode Penman aangeeft, ook al is er geen vochtgebrek. Stoutjesdijk (1959) schatte op grond van het afnemen van het vochtgehalte in de bewortelde laag van de bodem, dat heide in een droge zonnige periode slechts 40% van R_{net} voor transpiratie gebruikt. De hoeveelheid warmte die aan de lucht wordt afgegeven, is ongeveer driemaal zo hoog als bij grasland. Deze schatting werd bevestigd door metingen in Schotland (Grace m.m., 1981). De verschillen komen ook tot uiting in de luchttemperaturen die op ooghoogte boven de hei werden gemeten. Deze waren 2–3°C hoger dan de maxima van de omliggende stations, de dampspanning was lager (Stoutjesdijk, 1959). Bij een vegetatie die voor een groot deel uit mossen en lichenen bestaat, is een nog extremere warmte- en waterhuishouding te verwachten. Het waterverlies wordt dan vrijwel geheel stopgezet, zodra de bovenste centimeters zijn uitgedroogd. Voor een 'fjell'-vegetatie boven de boomgrens in Noorwegen werd geschat dat ten minste tweederde van de nettostraling als warmte aan de lucht werd afgegeven (Stoutjesdijk, 1970). Voor hoogvenen waarvan de bovenlaag is uitgedroogd, geldt hetzelfde.

In al deze gevallen ontstaat een sterke instabiliteit van de atmosfeer die ook met het oog is waar te nemen als het zinderen van de lucht. De instabiliteit van de atmosfeer komt boven heidevelden en dergelijke dikwijls tot uiting door de vorming van miniatuurwindhoosjes, die dorre bladeren en dergelijke in een vele meters hoge zuil omhoog voeren en zelfs vrij grote takken kunnen oplichten. Dit verschijnsel wordt beschreven voor allerlei situaties waar een sterke instabiliteit van de atmosfeer te verwachten is (Stoutjesdijk, 1959; 1970; Geiger, 1961; Waren Wilson, 1957). Van Dieren (1934) geeft een levendige beschrijving van deze windhoosjes in het duinlandschap van Terschelling en schrijft er een belangrijke invloed aan toe bij de verjonging van lichenenvegetaties op warme zuidhellingen omdat hierdoor weer onbegroeid zand bloot komt.

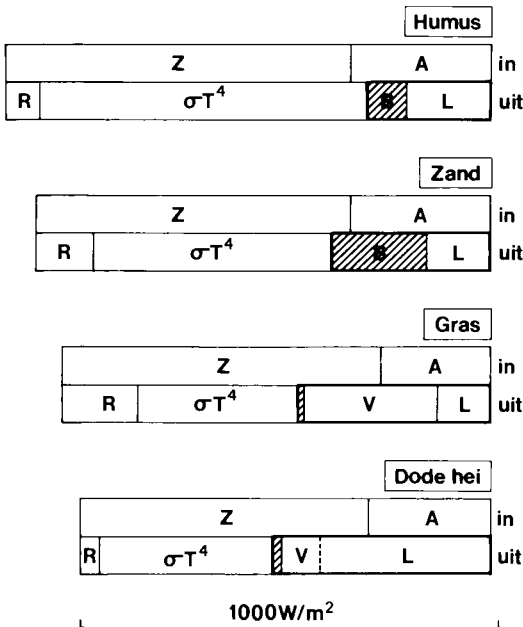
Een dorre vegetatie verdampt uiteraard zeer weinig en heeft een sterk afwijkende warmte- en waterhuishouding vergeleken met een groene vegetatie. Dit geldt bij voorbeeld voor pijpestrootjesvelden die tot in de voorzomer dor en geel blijven. Een energiebalans van een soortgelijke situatie geeft Tabel 18. Het betreft hier een 'vegetatie' van 40 cm hoge hei die zich na een heidekeverplaag in het vorige jaar niet meer hersteld heeft. De leeggezogen blaadjes zitten verschrompeld aan de takken. Uit de energiebalans is te berekenen dat hier slechts 19% van $E^* + L$ aan verdamping wordt besteed ($104,7 \text{ W/m}^2$) en 81% als voelbare warmte aan de lucht wordt overgedragen ($445,3 \text{ W/m}^2$).

Bij de vergelijking van de energiebalansen van het gras en de dode hei met die van kale bodems (Figuur 27) valt op dat de netto ontvangen straling voor het gras veel hoger ligt dan voor de ruwe humus en het zand, ondanks de lagere totaal ontvangen straling en de hogere reflectie. Dit is te danken aan de lagere temperaturen van het gras en de daardoor veel geringere uitstraling. Voor de totale hoeveelheid voelbare en laten-

Tabel 18. Warmtehuishouding (W/m^2) dode hei (Uddel, 14 april 1980, 12.00 h). De luchttemperatuur was op 1,50 m $21^\circ C$ en op 40 cm $24,4^\circ C$. De dampspanning was respectievelijk 6,4 en 6,9 mbar.

In		Uit	
Zonnestraling	762	Gereflecteerde zonnestraling	48
Atmosferische warmtestraling	316	Warmtestraling	460
		Naar bodem	20
		Subtotaal	528
		Aan de lucht afgegeven als voelbare en latente warmte	550
Totaal	1078	Totaal	1078

te warmte ($L + E^*$) die aan de lucht wordt afgegeven, ligt de verhouding nog meer ten gunste van het gras, omdat hier de warmtestroom de bodem in gering is. Ook valt op dat de hoeveelheid voelbare warmte (L) die door het gras aan de lucht wordt afgegeven, wel kleiner is dan voor de kale bodem, maar toch nog vrij aanzienlijk, met andere



Figuur 27. De energiebalans van het aardoppervlak met en zonder vegetatie. Z: zonnestraling, A: atmosferische warmtestraling, R: gereflecteerde zonnestraling, $\sigma \cdot T^4$: geëmitteerde warmtestraling, B: warmtestroom naar de bodem (gearceerd), V: verdamping, L: aan de lucht afgegeven warmte. De dik omlijnde kolom geeft de ontvangen nettostraling aan.

woorden: de bijdrage aan de thermische convectie kan voor een sterk verdampend gas toch nog belangrijk zijn. Tenslotte heeft de dode hei de hoogste nettostraling, ondanks het feit dat de totaal ontvangen straling hier de laagste waarde heeft en de zonnestraling ook. De hogere nettostraling ten opzichte van het gras is hier vooral aan de geringe albedo te danken. E^* en B zijn gering en daardoor is L zeer hoog, merkwaardig genoeg juist omdat de temperatuur van de vegetatie niet hoog wordt en daardoor de uitstraling gering blijft. De effectieve stralingstemperatuur van de dode hei is slechts 27°C .

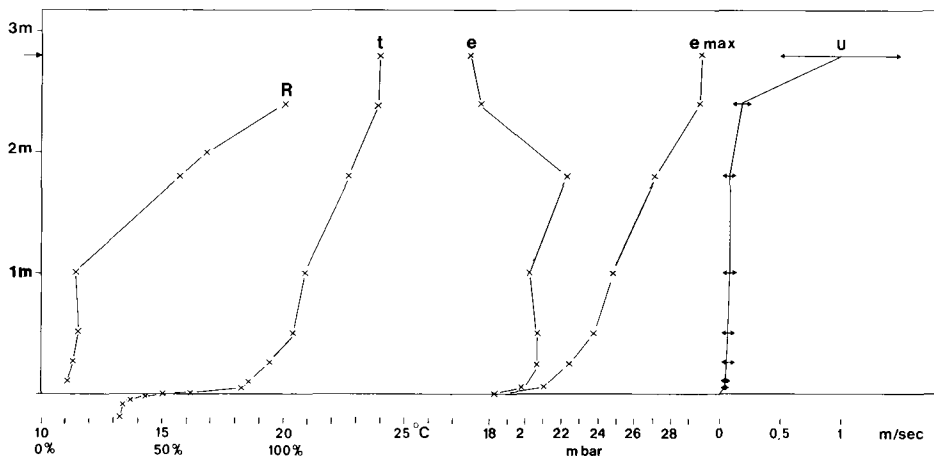
De fijne takjes en blaadjes hebben een hoog warmteoverdrachtgetal. Ze bereiken geen hoge temperaturen en ook diepere lagen van de vegetatie waar weinig zon komt, dragen bij aan de warmtestraling. Men kan hier ook weer een waarde van α berekenen uit $L = \alpha \cdot \Delta t$, waarbij Δt staat voor het verschil tussen de effectieve stralingstemperatuur van de vegetatie (27°C) en de luchttemperatuur op 1,50 m hoogte ($21,0^\circ\text{C}$). Dit geeft $\alpha = 74,2 \text{ W}/(\text{m}^2 \cdot \text{K})$. Deze waarde is ongeveer het vijfvoudige van de waarde die bij een gelijke windsnelheid (1,1 m/s) voor een kale bodem te verwachten is. Alleen al door haar lossere structuur bewerkt de vegetatie dus dat de warmtehuishouding van de aardoppervlakte sterk verandert.

2.3 Vegetatie en microklimaatprofiel

Het meest eenvoudige geval is dat van een lage vegetatie die als een matje de bodem bedekt, bij voorbeeld *Loiseleurea procumbens* in het hooggebergte en Scandinavië (Stoutjesdijk, 1970). Men kan hier alleen zeggen dat de oppervlaktetemperaturen tussen die van natte en droge bodem in liggen. Bij *Loiseleuria* in Scandinavië bereikte Δt ruim 20°C . Waar een hogere vegetatie aanwezig is, vindt afhankelijk van de structuur een min of meer geleidelijke absorptie van de straling plaats. Er vindt ook uitwisseling plaats, dat wil zeggen transport van warmte en waterdamp tussen de verschillende lagen van de vegetatie en naar de bodem en de vrije lucht boven de vegetatie. Uiteraard treedt er ook zijdelings transport op. Wanneer we aannemen dat bij een homogene vegetatie het netto-effect hiervan gering is, omdat op gelijke niveaus de temperatuur en vochtigheid van de lucht etc. gelijk zijn, dan is het mogelijk het microklimaat in een dergelijke vegetatie te karakteriseren door profielen, dat wil zeggen door lijnen die het verloop van de betreffende grootheden met de hoogte weergeven.

Men heeft ook getracht uit de structuur van de vegetatie en de fysiologische eigenschappen van de planten door computersimulatie te komen tot een beeld van het microklimaat in de vegetatie (Goudriaan, 1977). Deze theoretische behandeling van het interactieproces tussen bodem, vegetatie en atmosfeer draagt ongetwijfeld veel bij tot begrip van de processen die optreden, maar voor een kwalitatieve vergelijking van microklimaten en voor inzicht in de voor de planten beperkende microklimaatfactoren is dit een te lange en te moeilijke weg, zodat we volstaan met het weergeven van een aantal typische en extreme meetgegevens in vegetaties van verschillende structuur.

Een beeld van de situatie in hoog gesloten weelderig riet op natte bodem die met een dun laagje water was bedekt, geeft Figuur 28 met profielen van instraling, temperatuur, dampspanning, verzadigingsdampspanning en wind. De vegetatie was 2,40 m hoog, terwijl hier en daar een rietpluim 2,80 m bereikte, het hoogste niveau waarop metingen werden gedaan. Vanaf de vegetatietoppen tot 1 m hoogte nam de stralingsin-

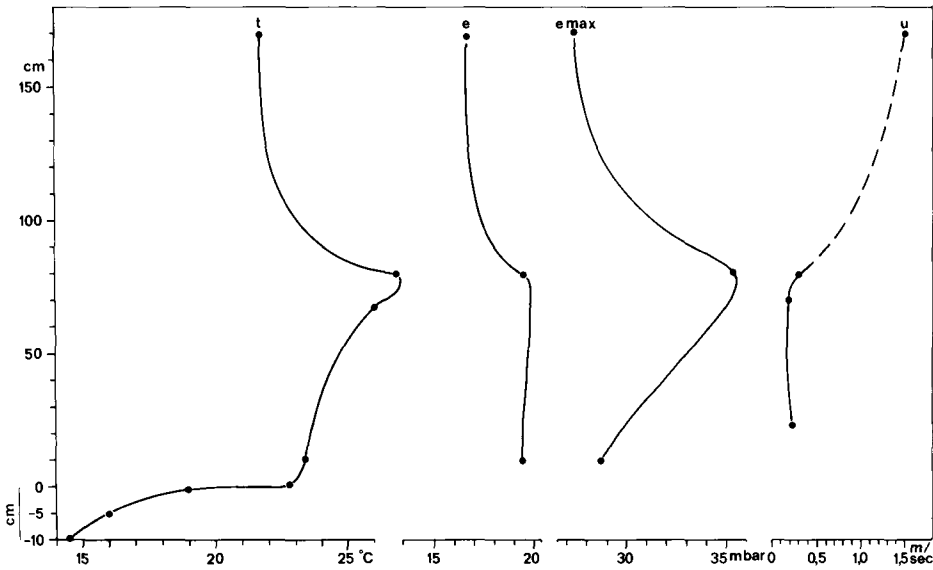


Figuur 28. Profielen van zonnestraling (R), temperatuur (t), dampspanning (e), verzadigingsdampspanning (e_{\max}) en windsnelheid (U) in een hoge rietvegetatie. De stralingsintensiteit is uitgedrukt in procenten van de intensiteit van de zonnestraling boven de vegetatie. Juli 1973, 12.00 h., onbewolkt. Naar Stoutjesdijk (1974).

tensiteit bijna rechtlijnig af met de hoogte. Daaronder was de afname nog maar gering. Als het gebladerte homogeen verdeeld was, zou men een geleidelijk naar beneden afbuigende kromme verwachten en zou de afname van de stralingsintensiteit geleidelijk kleiner hebben moeten worden. In werkelijkheid bereikte de dichtheid tussen 2,40 m en 1,80 m een maximum en nam daaronder sterk af. Beneden 1 m was de vegetatie vrij open.

Tussen 2,80 en 2,40 m veranderde de luchttemperatuur vrijwel niet, om daarna sterk te dalen tot aan het wateroppervlak, dat een temperatuur van 15°C had, 9°C lager dan de lucht op 2,80 m. Beneden 2,40 m was er in ieder geval een voortdurende warmtestroom naar het koude wateroppervlak toe. Of de vegetatie als geheel uit de lucht daarboven warmte opnam of daaraan afgaf, is door de zwakke temperatuursgradiënt boven 2,40 m niet te zeggen.

De dampspanning vertoonde een duidelijke stijging van 2,80 m tot 2,40 m en daarna een veel sterkere tot ca. 1,80 m, wat ook te begrijpen is uit de zwakke wind die de uitwisselingscoëfficiënt in de vegetatie gering maakte. Beneden 1,80 m nam de dampspanning af met een secundair maximum op 50–30 cm. Het minimum op 1 m zou indiceren dat hier waterdamp verdween. Dit is in principe mogelijk doordat de vegetatie geen eendimensionaal systeem is, zoals we eerst gemakshalve aannamen, maar ook gerichte zijdelingse transporten plaats vinden. Het is in ieder geval zeer duidelijk dat er een damptransport naar de wateroppervlakte toe was, een uniek geval dat te danken is aan de lage temperatuur van het water en de bodem daaronder. Er vond dus voortdurend condensatie op het wateroppervlak plaats. Dit was direct aantoonbaar door een stukje aluminiumfolie op het wateroppervlak te leggen dat dan onmiddellijk besloeg. Het verzadigingsdeficit (afstand tussen de curven voor e en e_{\max}) nam naar beneden toe geleidelijk af en naderde vlak boven de oppervlakte tot nul.

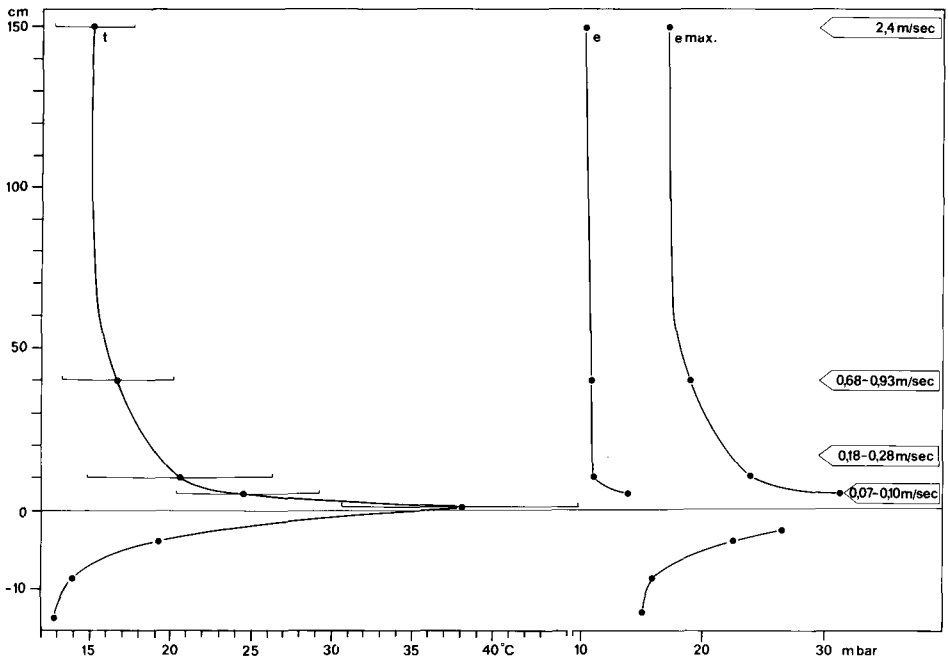


Figuur 29. Profielen van temperatuur, dampspanning, verzadigingsdampspanning en windsnelheid in dichte vegetatie van *Ligustrum vulgare*. Intensiteit van de zonnestraling: 837 W/m^2 , 9 juli 1958, 11.45 h. Naar Stoutjesdijk (1961).

Bij de wind zien we een sterke daling tot ca. 0,1 m/s zodra de vegetatie wat dichter is, en dan een geleidelijke verdere afname tot enige cm/s vlak boven het wateroppervlak. Daar was het even windstil als in een kelder.

Een situatie die, wat het temperatuurprofiel betreft, vergelijkbaar is met het hoge en dichte riet, werd gevonden in een geïrrigeerd suikerrietveld. De dampspanning nam hier echter regelmatig en sterk toe naar de oppervlakte (Geiger, 1960).

Een voorbeeld van een begroeiing met een duidelijk dicht kronendak, terwijl de ruimte daaronder zeer open is, wordt geleverd door *Ligustrum vulgare* in de duinen (Figuur 29). De vegetatie reflecteerde 15% van de opvallende zonnestraling. Van de overblijvende straling werd 97% geabsorbeerd door het bladerdak, dat enige dm dik was. Zoals te verwachten is, lag het maximum van de luchttemperatuur aan het oppervlak van de vegetatie (ruim 5°C boven de temperatuur van de vrije atmosfeer). Een zo groot verschil treedt slechts zelden op. Het is te danken aan de compacte structuur van het bladerdak. De bodem was op 1 cm diepte al aanzienlijk koeler dan aan het oppervlak en ongetwijfeld was het kronendak de voornaamste stralingsbron die de bodem opwarmde. De bodemtemperaturen liepen weinig op in de loop van de dag, in tegenstelling tot die van nabijgelegen open duinzand. De laagste windsnelheden werden gemeten in het kronendak, al was de windsnelheid daaronder nauwelijks hoger. De dampspanning in het bladerdak was weinig hoger dan boven de liguster en vrij constant tot aan de bodem, een indicatie dat de laatste geen bron van vochtigheid was. Het verzadigingsdeficit tussen de vegetatietoppen was hoger dan daarboven, omdat door de verhoogde temperatuur e_{max} sterker toenam dan de dampspanning.



Figuur 30. Als Figuur 28 maar dan in een open vegetatie van *Calamagrostis epigeios*. 11 juni 1959, 12.00 h. Naar Stoutjesdijk (1961).

De ligustervegetatie is een duidelijk voorbeeld van een begroeiing waarbij de grootste veranderingen optreden in het kronendak, dank zij de praktisch volledige absorptie van de zonnestraling.

Hogere, inwendig holle struwelen laten een toenemende invloed zien van de wind onder het kronendak, gecombineerd met een schaduwrijk klimaat en geringe verschillen in temperatuur en dampdruk van de lucht met die van het vrije veld (Stoutjesdijk, 1961). Nog veel geringer worden deze verschillen bij bosjes of struikgewas met een dichte kroon, maar geheel open aan de zijkant. Als de bodem droog is vinden we hier tot vlak bij de grond een weerhutklimaat of romantischer uitgedrukt: het klimaat van de Bedouïnentent met open zijkanten.

Een beeld van de situatie in een lage open vegetatie geeft Figuur 30. Het betreft hier ijle, verspreide pollen van duinriet (*Calamagrostis epigeios*). De maximale hoogte van de vegetatie was 40 cm. Een laag dode, geheel uitgedroogde grasresten van 4 cm bedekte de bodem. Op veel plaatsen bereikte de zonnestraling deze laag. De temperatuurmetingen lieten dan ook een duidelijk maximum zien op 3 mm hoogte boven de strooisellaag. De temperatuur was hier gemiddeld 22°C hoger dan op 1,50 m. Opmerkelijk waren de sterke temperatuurfluctuaties op 3 mm; de uitersten lagen ongeveer 15°C uit elkaar in een periode van een minuut. Ook op 5 cm hoogte was de gemiddelde luchttemperatuur nog ca. 10°C hoger dan op 1,50 m. De temperaturen fluctueerden er vrij sterk (9°C), maar zonder overlap met de temperatuurwisselingen op 3 mm hoogte, wel

met de waarden op 10 cm hoogte, een indicatie voor een betere uitwisseling. Op 5 en 10 cm hoogte is de temperatuur veel hoger dan boven een warm zandoppervlak bij vergelijkbare omstandigheden. De ijle vegetatie remt de luchtbeweging kennelijk al sterk.

Een geheel ander beeld dan het temperatuurprofiel leverde het dampspanningsprofiel. Op 10 cm hoogte was de dampspanning nog slechts weinig hoger, en pas op 5 cm hoogte 2,7 mbar hoger dan op 1,50 m. De gehele constellatie wijst op een begroeiing die weinig waterdamp en veel warmte aan de atmosfeer afgeeft. Het verzadigingsdeficit was doordoor het hoogst op 5 cm hoogte.

2.4 Het microklimaat van bossen

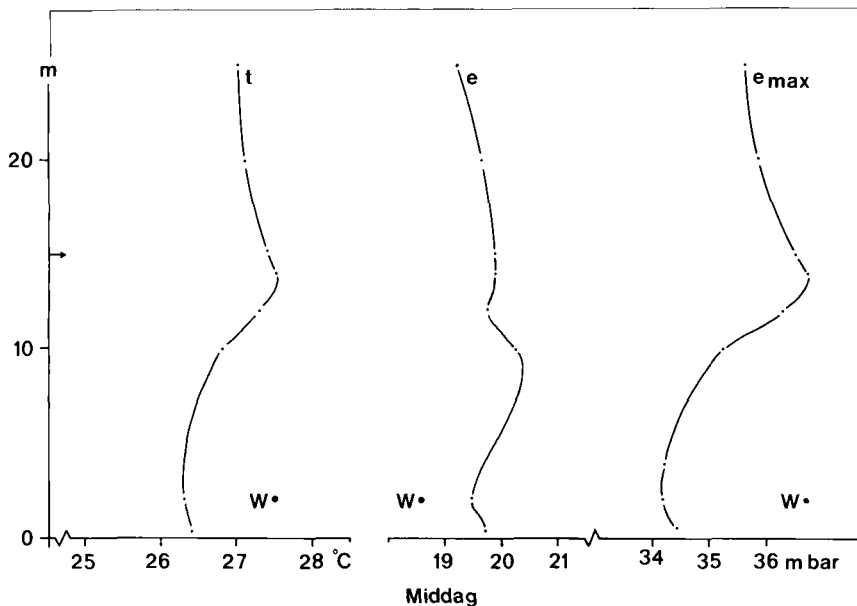
2.4.1 Het temperatuurklimaat

In principe wijkt de invloed van bossen op het microklimaat niet af van die van welke andere vegetatie ook. Ook bossen geven schaduw, veranderen de lichtkwaliteit, remmen de wind, maken de lucht door verdamping vochtiger en temperen de temperatuurschommelingen. Er zijn ook verschillen. Door de grotere afmetingen ervaart de mens het klimaat in een bos ook direct zintuiglijk en is dit klimaat ook met de meer volumineuze klassieke apparatuur zinvol te meten. De oudste metingen zijn dan ook al bijna honderd jaar oud.

Door de diepere beworteling zijn korte droogteperioden van minder belang en doorstaan bij voorbeeld onze eikenbossen zelfs extreem droge zomers als die van 1976 uitstekend. Daar staat tegenover dat massale plagen, als van bij voorbeeld de eikebladroller, het microklimaat soms tijdelijk drastisch kunnen wijzigen. Vele bossen zijn 's winters kaal, onze meeste graslanden en heiden niet. Bossen vormen een veel dikkere strooisel- en humuslaag, wat het microklimaat vlak bij de grond sterk kan beïnvloeden, vooral op zonneplekken. Bomen kunnen zeer veel neerslag in de kroon vasthouden en deze via stammen, takken en gaten in de kroon zeer ongelijk over de bodem verdelen.

Natuurlijke bossen zijn ruimtelijk gezien bovendien heterogeen door het gemengde karakter (diverse boomsoorten) en door het naast elkaar bestaan van allerlei ontwikkelingsfasen van open plekken (omgevallen bomen) naar oud gesloten bos met bomen in alle leeftijdsklassen. Verticaal zijn zij vaak aardig opgevuld en dus plaatselijk dicht. Daardoor kan zich daar waarschijnlijk een zeer eigen microklimaat ontwikkelen. Helaas beschikken wij over zeer weinig goede en systematische metingen in oerbossen. In onze holle cultuurbossen met vaak alleen een kruid- of moslaag is echter meer turbulentie en uitwisseling met lucht van boven en buiten het bos mogelijk. Daardoor wordt het microklimaat genivelleerd en is het vaak minder afwijkend van het macroklimaat dan dat bij struwelen het geval is. Dit wordt o.a. geïllustreerd door de metingen van Heckert (1959) (Figuur 31).

Het betreft hier 15 m hoog eikenbos (cultuurbos) met een kroonsluiting van 90%; van de zonnestraling dringt 9% tot op een hoogte van 1 meter door. De profielen van temperatuur en dampspanning geven een vertrouwd beeld te zien. Het maximum van de temperatuur ligt juist onder de top van de boomkruinen, het maximum van de dampspanning enige meters lager. De verticale verschillen zijn niet groot. De hoogste en de laagste temperatuur liggen niet meer dan 1,2°C uit elkaar. Voor de dampspan-



Figuur 31. Temperatuur- en dampspanningsprofielen in en boven eikenbos. De hoogte van het kroonvlak wordt door een pijltje aangegeven. Ook aangegeven zijn de meetwaarden in een weerhut op open terrein (W). Naar gegevens van Heckert (1959).

ning liggen de uitersten 1,2 mbar uiteen. Ook de verschillen met de lucht buiten het bos, op twee meter hoogte boven grasland, zijn gering. De temperatuur in het bos op deze hoogte is 1,2°C lager en de dampspanning 1 mbar hoger, het verzadigingsdeficit is 3,3 mbar lager.

Voor de geringe verschillen in temperatuur en dampspanning in verticale zin moet de vrij sterke luchtbeweging in het bos verantwoordelijk gesteld worden. In het bos op 2 m hoogte was de gemiddelde windsnelheid altijd nog 12% van die op 40 m hoogte boven open terrein. Vergelijk dit met de windsnelheden in de lagere vegetaties, waar als referentie de windsnelheid op 1,5 of 2 m hoogte is genomen. De open ruimte tussen de stammen biedt veel minder weerstand tegen luchtbeweging dan de dichtbijeenstaande dunne stengels van een lagere vegetatie en ook het kroonvlak heeft een veel lossere structuur dan dat van een lage vegetatie. In een natuurlijk lindenhaagbeukenbos (*Tilio-Carpinetum*) in Polen waren de windsnelheden op 20 cm hoogte 's zomers 7–11%, 's winters 12–19% van die op 18 m hoogte boven open terrein (Olszewski, 1974). Sidorowicz (1959) wees op de grote grilligheid van de luchtbeweging in een soortgelijk bos. De stromingsrichting kan zelfs plotseling omkeren. De metingen van Kiese (1971) aan 25 m hoog beukenbos gaven voor de temperatuur hetzelfde beeld als het eikenbos van Heckert. Metingen aan een eiken-spaartelgenbos van 13 m hoogte (Van der Poel en Stoutjesdijk, 1959) gaven een maximumtemperatuur in het bos die 0,3°C lager lag dan op het dichtstbijzijnde meteorologische station. De hoogte van het maximum nam regelmatig toe vanaf 10 cm boven de bosbodem tot aan het

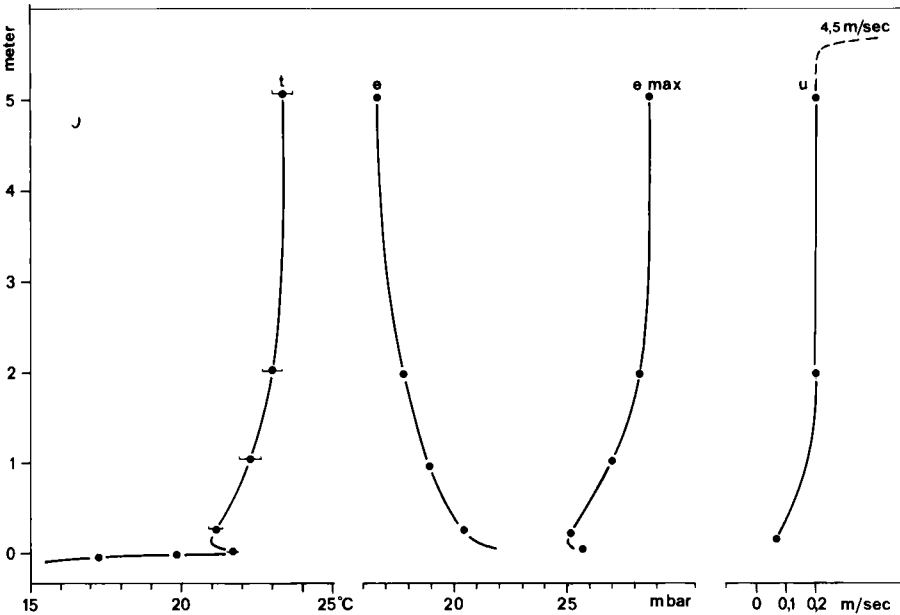
Tabel 19. Maximum- en minimumtemperaturen en temperatuuramplitudes in °C op 4-5 en 30-31 augustus in en boven eikebos resp. heide, vergeleken met enige gegevens van meteorologische stations in de omgeving.

Naar Van der Poel & Stoutjesdijk (1959).

Plaats	Meet- hoogte (m)	Max. temp.		Min. temp.		Temp. amplitude	
		4-5	30-31	4-5	30-31	4-5	30-31
Eikenbos	13,5	21,7	24,5	8,7	11,3	13,0	13,0
Eikenbos	7	20,2	23,9	9,0	10,0	11,2	13,9
Hei	2	22,2	25,1	2,7	8,1	19,5	17,0
Eikenbos	2	20,0	23,5	9,0	10,0	11,0	13,5
Hei	0,10	25,6	28,6	-0,2	6,4	25,8	22,2
Eikenbos	0,10	19,6	23,0	9,1	12,4	10,5	10,6
Wageningen	2	20,3	23,8	8,3	12,3	12,0	11,5
Wageningen	0,10	22,7	26,0	5,0	10,4	17,7	15,6
Deelen	2	21,0	23,0	8,0	10,0	13,0	13,0

niveau van de kronen (Tabel 19).

Voor een wilgenstruweel van 5 m hoogte met een licht vochtige bodemoppervlakte worden temperatuur, vochtigheid en wind door de krommen van figuur 32 weergege-



Figuur 32. Als Figuur 28 maar in hoog wilgenstruweel, 5 september 1958, 14.30 h. Intensiteit van de zonnestraling: 558 W/m². Naar Stoutjesdijk (1961).

ven. De verticale verschillen van temperatuur en vochtigheid zijn hier veel groter dan in een droog eikenbos, ondanks het feit dat de intensiteit van de zonnestraling vrij laag was. De wind in het struweel was zeer zwak, nl. ongeveer 5% van die boven de toppen (in het eikenbos was dat 20%).

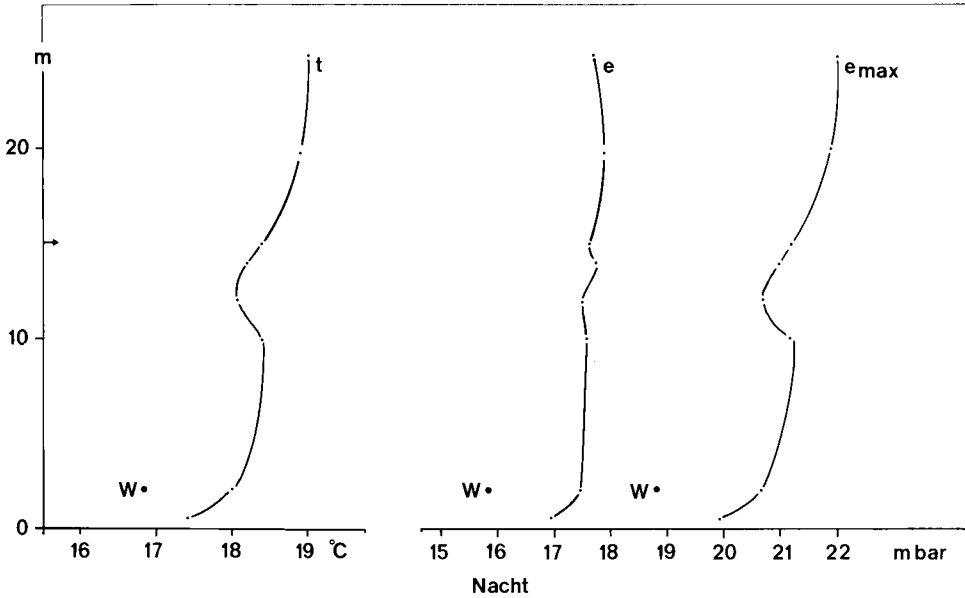
Zoals bij elke vegetatie wordt ook in bossen de stralingsabsorptie verschoven van de bodem naar een hoger niveau. Het niveau waar de meeste absorptie plaats vindt, dus ook de grootste omzetting van energie en de grootste windremming, noemt men in de microklimatologie wel 'het actieve oppervlak'. Op kale grond en in ijle vegetaties is dit de bodem, voor epifyten het stamoppervlak, voor epilithen het oppervlak van een muur, steen of rots. Een dicht bos heeft een actief oppervlak in het kronendak, alleen ijle bossen hebben nog een tweede actieve oppervlak op de grond (en soms nog een derde op de boomstammen). Daar treden dan overdag twee temperatuurmaxima op, in het kronendak en op de grond. Welke daarvan het grootst is, hangt af van de dichtheid van het kronendak en de aard van de bodem. In een moerasbos zullen de temperaturen op de grond laag zijn, en in een bos op klei zijn zij lager dan in een bos op droog veen of zand met een dikke humuslaag. Als men in Zuid-Limburg op een warme zomerdag een beboste krijthelling beklimt, dan voelt men een plotselinge afkoeling van vele graden bij de overgang van het eikenbos op kalk naar dat op zware leem (eluvium). Het spreekt vanzelf dat als in een ijl bos nog een losse struiklaag voorkomt, er in principe drie actieve oppervlakken, dus drie temperatuurmaxima overdag kunnen zijn. Vaker is het actieve oppervlak onregelmatig of over het hele volume van het bos 'uitgesmeerd'. Dit hangt van de verticale structuur van het bos af.

Bij de profielen van Heckert zien we inderdaad twee temperatuurmaxima, het grootste in de kronen. In een zeer dicht bos, waar geen direct zonlicht de grond treft, zal er alleen een temperatuurmaximum in het kronendak zijn. Bij zeer dicht jong sparrenbos van 5 m hoog vond Baumgartner (Geiger, 1961) in een droge zonnige periode rond het middaguur temperaturen op 20 cm hoogte die 5°C of meer onder die tussen de boomtoppen lagen. De dampspanning was ca. 2,7 mbar hoger. De grote invloed van het kronendak op het temperatuurprofiel blijkt uit het verschil tussen de temperatuurprofielen van een loofbos voor en na het uitlopen van de bladeren. In het bebladerde bos blijft de bodem vaak koeler dan de lucht erboven. In het onbebladerde bos is de bodemoppervlakte vaak een duidelijke warmtebron voor de lucht erboven.

Wanneer de bosbodem nat is aan de oppervlakte, is natuurlijk een sterke dampspanningsgradiënt te verwachten; de situatie is dan die van een nat oppervlak met een zwak positieve stralingsbalans en zwakke wind. Mutatis mutandis geldt hetzelfde voor een droger bos met een dichte kruidlaag (transpiratie).

Zoals men overdag in dichte bossen een temperatuurmaximum (kronen) en in meer open bossen twee maxima (kronen en bodem) vindt, zou men 's nachts een, resp. twee minima verwachten. De metingen van Heckert (eikenbos) laten dit inderdaad zien (Figuur 33). Het gaat hier om hetzelfde bos en hetzelfde etmaal waarvan ook de metingen overdag zijn weergegeven (Figuur 31). De lucht tussen de kronen (15 m) is duidelijk kouder dan die op 20 en 25 m, al zijn de verschillen gering. Naar beneden toe neemt de temperatuur verder af maar ook hier zijn de verschillen gering, niet meer dan 0,8°C tussen 15 en 0,5 m. De dampspanning vertoont over het gehele traject weinig variatie.

In Tabel 19 worden de minimumtemperaturen opgegeven in het eerder genoemde eikenbos (Van der Poel en Stoutjesdijk, 1959). De laagste temperatuur wordt gemeten



Figuur 33. Als Figuur 30, in een heldere nacht. Naar gegevens van Heckert (1959).

in de toppen van de bomen, de actieve oppervlakte wat de uitstraling betreft, maar op lagere niveaus is de temperatuur slechts enkele tiende graden hoger. Buiten het bos vormt zich een duidelijke inversie waardoor vooral op 10 cm hoogte de temperaturen in het bos veel hoger zijn dan daarbuiten; op de hei wordt zelfs het vriespunt bereikt. De metingen van Baumgartner (Geiger, 1961) in dicht jong sparrenbos geven in heldere nachten een vrijwel isotherme toestand te zien. In 5 m hoog wilgenstruweel waren de minimumtemperaturen op 10 cm hoogte in 23 heldere nachten tussen eind april en begin oktober gemiddeld $6,4^{\circ}\text{C}$ hoger dan in de omringende duinvallei met ijle kruipwilg en een dikke moslaag. In de vallei daalde de temperatuur in 20 nachten beneden het vriespunt, in het struweel slechts in 5.

Over het algemeen is 's nachts de temperatuur op 0 cm niet veel hoger of zelfs lager dan in het kronendak. Dit komt omdat alleen in zeer dichte bossen de koude luchtlaag op het kronendak blijft liggen. In vrijwel alle bossen zakt deze koude lucht naar de bodem. Daardoor wordt het op de bosbodem kouder dan men zou verwachten en in de boomtoppen niet zo koud als aan de grond in het vrije veld. Dit komt ook doordat de nachtelijke afkoeling over een dikkere luchtlaag gespreid is en omdat op dit niveau de uitwisseling met hogere luchtlagen beter is (meer wind).

De bodem draagt weinig tot het nachtelijke energiebudget bij. Hoe staat het met de bovengrondse delen van het bos? De warmte die in stammen en takken opgeslagen is, kan zelfs bij een hoog beukenbos niet meer dan ca. 20% van de nachtelijke uitstraling compenseren. De bosbodem, die warmtestraling uitwisselt met het kronendak, dat ongeveer dezelfde temperatuur heeft, en niet met de koude hemelkoepel, koelt niet sterk

beneden de luchttemperatuur af. Dauwval treedt hier dan ook niet op, wel op de kronen. Terwijl buiten het bos sterke dauwval optreedt en een nat stuk filtreerpapier (evaporimeter) water opneemt, kan er in het bos nog een geringe verdamping zijn. Gemiddeld is in heldere nachten de evaporatie in het bos aanzienlijk hoger dan daarbuiten (Wilmers, 1968). Bij kleinere percelen bos kan in een heldere nacht de warmere lucht tussen de stammen als het ware een eiland vormen in de zee van koude lucht daar buiten. Dit valt elke wandelaar op die op een late, stille, heldere zomeravond in het veld onder een eenzame boom door loopt. Eenmaal werd waargenomen hoe kort na zonsopgang de koude lucht plotseling het bos binnendrong. Kennelijk veroorzaakten de eerste zonnestrallen een zekere onstabiele, waardoor het gehele systeem in beweging kwam (Van der Poel & Stoutjesdijk, 1959).

Wij zagen hierboven dat de overdag verwarmde lucht van het kronendak niet naar beneden zakt, de afgekoelde lucht 's nachts wel. Het effect is dat de gemiddelde temperatuur in een schaduwrijk bos 's zomers ongeveer 4°C lager is dan buiten het bos.

In de winter overheerst de uitstraling (negatieve stralingsbalans). Het effect van de nachtelijke tegenstraling door de kronen ('tegenhouden van de uitstraling' van de bodem) zou dan groter moeten zijn dan de warmteabsorptie door die zelfde kronen overdag. Maar door het coulisseneffect van een bos zal ook de afscherming van de stralen van de laagstaande zon sterker zijn dan de afscherming van de vrije hemel. Spurr (1957) vond in een dicht, 20-jarig dennenbos in Massachusetts in de winter gemiddelde wekelijkse minima van -16,7°C tegen -18,4°C in het open veld. De maxima waren echter gemiddeld 2,7°C tegen 5,1°C en de etmaalgemiddelden -7,1°C tegen -6,7°C. Dus ondanks de minder koude nachten was het bos 's winters kouder dan het open veld. In dit zelfde bos waren de zomerse minima 9,7°C tegen 8,1°C, de maxima 25,6°C tegen 29,7°C en de etmaalgemiddelden 17,7°C tegen 18,9°C in het vrije veld. Over het hele jaar was de temperatuur 5,8°C in het bos, 6,5°C erbuiten (alle metingen op 1 m). Conclusie: ook over het hele jaar is het in een bos koeler dan in het open veld. Deze conclusie geldt dan waarschijnlijk voor altijdgroene bossen, zoals de meeste naaldbossen, steeneikenbossen in het mediterrane gebied, Rhododendronbossen in Engeland en Ierland, hulstbossen in Nederland.

Overigens spreken de betreffende auteurs elkaar vaak tegen. Eens is men het slechts over het feit dat de dagelijkse temperatuuramplituden, zowel 's zomers als 's winters, in een bos aanzienlijk kleiner zijn dan in het vrije veld (waarbij het natuurlijk veel uitmaakt of men met stralingsvrije thermometers werkt en op welke hoogte boven de grond men meet). Maar overigens stellen Hartman & Schnelle (1970) dat de gemiddelde temperatuur in bossen in Duitsland 's winters even hoog is als in het vrije veld en 's zomers slechts 0,2-0,5°C lager. Mede door het voorkomen van zonloze en winderige dagen zou de variatie in minima en maxima van week tot week veel groter zijn (in bos en veld) dan de verschillen tussen bos en veld. En open bossen kunnen zelfs warmer zijn: Pearson (1914) vond dat de gemiddelde jaartemperatuur in open *Pinus ponderosa*-bossen van Noord-Arizona 1,5°C hoger was dan in een open park ernaast.

In loofverliezende bossen valt 's winters het kronendak weg. In de winter zijn de dagen kort en heeft de zon weinig kracht. Het voordeel van meer instraling overdag valt daardoor geheel weg tegen de 'onbelemmerde' uitstraling 's nachts. Bovendien is door de lage zonnestand en het coulisseneffect van een bos de verwarming van de bodem gering en de stralingsabsorptie gespreid over een groot hoogteinterval. Een onbebla-

derd bos kan bij zonnig weer in de winter 73% van de zonnestraling door stammen en takken tegenhouden, bij betrokken weer 44% (Heckert, 1959). Maar voor de nachtelijke uitstraling is het effect veel geringer, omdat hier de openheid naar het zenith de grootste rol speelt. Met andere woorden: loofverliezende bossen houden de zonnestraling vooral tegen als deze het sterkst is ('s zomers) en de nachtelijke uitstraling juist het minst als deze het sterkst is ('s winters). Zij bezitten dus naast een dag- en nachttemperatuurventiel ook nog een zomer- en wintertemperatuurventiel. Deze bossen zijn dus, over het hele jaar genomen, waarschijnlijk nog koeler dan altijdgroene bossen. Dit geldt met name voor de schaduwrijke loofbossen die vroeg in blad komen, zoals beukenbossen en haagbeukenbossen. Dit zijn inderdaad in het laagland belangrijke refugia voor soorten uit de bergen. In het grote loofboscomplex van Fontainebleau (voornamelijk beuk) kan men een vijftal montane tot subalpiene mossoorten op de bomen vinden. En in ons land was dat met name het geval met de boombossen van de Veluwe (Putter, Speulder, Sprielder, Elspeter, Gorteler en Vierhouster bos), tot in de loop van deze eeuw door de toenemende luchtverontreiniging al die soorten uitstierven. Hursch (1948) vond echter dat in een loofverliezend bos in Tennessee de temperaturen 's zomers slechts 1,2–1,9°C lager waren dan in het open veld, 's winters 0,3–1,1°C hoger.

In Drenthe kan men in bossen van Japanse lariks (*Larix leptolepis*) op de grond opvallend veel, namelijk vijf, boreale mossoorten vinden: *Plagiothecium undulatum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Dicranum majus* en *D. fuscescens* (in dennenbossen slechts twee, in jeneverbesstruwelen een, in Douglassparrenbossen geen). Deze vijf soorten hebben hun optimum in naaldbos en inderdaad ziet men ze in de Alpen en Scandinavië vaak in dennen- en sparrenbossen. Waarom dan niet in Drenthe? Hier ligt de hypothese voor de hand dat de soorten aan de humus van naaldbossen in het algemeen gebonden zijn (met name de eerste twee) en bovendien aan een koud microklimaat, met name in de winter. Dennen- en sparrenbossen zouden in ons land een te warm microklimaat hebben, lariksbossen niet omdat zij het enige loofverliezende naaldbos zijn. Metingen van minimumtemperaturen op de grond in de winter lieten nu zien dat dit inderdaad het geval is. De hoogste minima werden gevonden in Douglassparrenbossen (zeer dichte kronen). In jeneverbesstruwelen liggen zij gemiddeld 0,7°C lager, in dennenbossen 0,8°C, in lariksbossen 2,0°C, in eikenbossen 2,9°C. Dit zijn gemiddelden. De extremen liggen nog verder uiteen, bij voorbeeld op een koude winternacht Douglasbos –4°C, dennenbos –9°C, lariksbos –13°C, eikenbos –14°C (Barkman, 1965). Hierbij kan ook een rol spelen dat loofverliezende bossen een gunstiger lichtklimaat hebben in de winter, wat vooral voor mossen van belang is. De grote bladeren van de eik verstikken echter de bodemmossen, wat de fijne lariksnaalden niet doen. Frappant is dat enkele (niet alle) van de vijf genoemde soorten ook in eikenbossen voorkomen op houtwallekes, maar dan alleen waar het gevallen blad afglijdt of afwaait.

In het vroege voorjaar kan het in een loofbos veel warmer worden dan in het open veld. De bomen zijn nog kaal, maar de zon staat nu hoger en een groter deel dan in de winter bereikt dus de grond. Weliswaar minder dan in het vrije veld, maar toch zal de opwarming aan de oppervlakte veel groter zijn, doordat humus een kleinere volumewarmte en een kleiner warmtegeleidingsvermogen heeft dan minerale grond. Bovendien ontbreekt in het bos meestal een transpirende kruidlaag. Tenslotte zal de opge-

warmde bodem minder afkoelen door convectie, omdat er minder wind is dan in het open veld. Bij een windsnelheid van 5 m/s in het open terrein werden op 5 april in eikenhakhout strooiseltemperaturen gemeten van 40°C bij een luchttemperatuur van 14°C.

Deze extra warmte zou belangrijk zijn voor de vroege ontwikkeling van veel voorjaarsplanten (Firbas, 1927), die daarbij nog geholpen worden door het reservevoedsel dat zij in wortelstokken, knollen en bollen opgeslagen hebben. Een vroege ontwikkeling is zeer gunstig omdat de bosbodem 's zomers heel weinig fotosynthetisch werkzaam licht (PAR) ontvangt. Diverse voorjaarsbosplanten, zoals muskuskruid (*Adoxa*), bosgeelster (*Gagea*), vogelmelk (*Ornithogalum*), speenkruid (*Ficaria*), sneeuwkllokje (*Galanthus*) en bosanemoon (*Anemone*) zijn dan ook in de loop van mei of juni al weer bovengronds afgestorven.

Het is voor het microklimaat en daardoor voor de ondergroei dus van groot belang op welk tijdstip de bomen in blad komen. Eikenbossen en essenbossen zijn wat dat betreft veel gunstiger dan de vroeg uitlopende beukenbossen en haagbeukenbossen. Berkenbossen komen ook heel vroeg in blad, maar laten over het algemeen veel licht door. Toch vinden wij genoemde voorjaarsplanten behalve in essenbossen ook in iepenbossen en niet in eikenbossen, behalve op mergel, kalk, löss en rijke zandgrond. Op deze grondsoorten heeft echter snelle mineralisatie van de humus plaats en hetzelfde geldt voor het kalkhoudende duin- en rivierzand en de rivier- en zeeklei, waarop wij alle essen- en iepenbossen (*Aino-Padion*) aantreffen. Wij vinden ze dus juist niet in bossen met sterk opwarmend strooisel en humus. Eiken-, berken- en beukenbossen op zure zandgrond hebben een dikke humuslaag en deze werkt sterk warmteïsoleerend. Het zou dus heel goed kunnen zijn dat de zonnearmte hier in het voorjaar niet doordringt tot de laag waar zich in andere bossen wortelstokken en bollen van voorjaarsplanten bevinden en dat alleen in de goed geleidende minerale gronden (vooral klei, die compact en luchtarm is) de warmte via de dunne humuslaag deze onderaardse organen tijdig kan bereiken. Ook hier zijn, door de windbeschutting, nog altijd hogere temperaturen te verwachten dan in de grond onder een grasmat, i.h.a. in het veld buiten het bos. Het zou zeer interessant zijn dit nader te onderzoeken.

2.4.2 De luchtvochtigheid

De dampspanning kan in bossen twee maxima vertonen. Ook in dichte bossen is er een tweede maximum bij de grond, dank zij de verdamping van de bodem en de kruiden. Dit maximum is zelfs vaak hoger dan in de kronen. Omdat echter ook de temperatuur in de kronen overdag vrij hoog is, is het regel dat de relatieve vochtigheid er dezelfde is als of lager dan onder het kronendak (Tabel 20). De RH heeft dan alleen een maximum op de grond, het verzadigingsdeficit alleen daar een minimum. Men vergelijk het verticale verloop van e en e_{\max} in het eikenbos van Heckert en Tabel 20. De tabel is ontleend aan en bewerkt naar Geiger (1961, p. 337) en heeft betrekking op gemiddelde etmaalwaarden over de periode 29 juni tot 6 juli 1952 (een zeer droge warme periode) in een dicht jong sparrenbos bij München met boomtoppen van 5 m en grootste kroonmassa op 3 m. (AH = absolute vochtigheid, RH = relatieve vochtigheid).

In een droog eikenbos in Drenthe werd op 30 mei om 16.30 h op 1,5 m een temperatuur van 26,9°C gemeten, onder de kruidlaag van *Holcus mollis* 25,2°C. In een vochtig

Tabel 20. Temperatuur- en vochtprofielen in een jong sparrenbos.

Meethoogte (m)	Temperatuur (°C)	e (mbar)	RH (%)	SD (mbar)
10	22,3	15,8	63	11,0
5	21,6	14,9	63	10,9
3	21,1	16,2	70	8,8
2,5	20,8	15,6	69	8,9
1,5	19,6	15,3	71	7,4
0,2	18,3	16,6	79	4,4

elzen-populierbos werd te zelfdertijd 23,3°C gemeten op 1,5 m en 20,8°C onder de kruidlaag van *Poa trivialis*. In het eikenbos nam de dampspanning van 1,5 m naar de bodem toe van 17,3 naar 23,3 mbar, in het elzen-populierbos van 20,9 naar 24,0 mbar. Het verzadigingsdeficit nam echter in het eikenbos slechts af van 18,1 naar 8,6 mbar, in het elzen-populierbos evenwel van 7,7 naar 0,5 mbar. De relatieve vochtigheid (RH) is overdag het grootst bij de grond (lage temperatuur), maar 's nachts het grootst in de kronen (dauwvorming alleen hier). Over het etmaal genomen varieert de RH binnen het bos nauwelijks met de hoogte boven de grond. Het verzadigingsdeficit (SD) echter is ook over het hele etmaal verreweg het kleinst bij de grond. De windsnelheid neemt van de kronen naar beneden snel af, blijft dan tamelijk constant tot 1 m hoogte en neemt dan weer snel verder af naar de grond. Aangezien windsnelheid, temperatuur en verzadigingsdeficit samen de potentiële evaporatie bepalen, is het duidelijk dat deze in een bos verreweg het kleinst is bij de grond en naar boven toeneemt. Parallel hiermee zien wij in bossen vaak een opvallende zonatie van epifytische mossen en korstmossen en in de tropen ook van varens, *Bromeliaceae* en *Orchidaceae*, van de grond tot de hoogste boomkruinen.

Door de gemiddeld lagere temperatuur en de hogere absolute vochtigheid (transpiratie van kruiden, struiken en bomen) is de relatieve vochtigheid in een bos hoger en het verzadigingsdeficit aanzienlijk lager dan in het open veld. Dit is vooral het geval als er veel ondergroei is en als het bos aan de buitenzijde afgesloten is door een mantel van struiken of lianen. Natuurlijke bossen zijn in dit opzicht dus veel gunstiger voor epifyten dan de eenlagige holle monocultuurbossen zonder mantel en ondergroei. De luchtvochtigheid in bossen is dus groter naarmate de bodem vochtiger is, het bos groter en dichter is en de diverse vegetatielagen beter ontwikkeld zijn. Parallel hiermee zien wij de epifytenzones langs de stammen 'omhoogschuiven', terwijl bij elk vochtiger bostype een nieuwe epifytengemeenschap zijn intrede op de stambasis doet (Barkman, 1949, 1958).

2.4.3 De neerslag

*'And Noah he often said to his wife when
he sat down to dine: 'I don't care where the
water goes if it doesn't get into the wine.'
G.K. Chesterton*

In bossen treedt vrijwel geen dauwvorming op. Het sneeuwdek is dunner dan buiten het bos, maar het blijft langer liggen door de schaduw, ofschoon de infrarode straling van de stammen het smelten bevordert. Ook regen wordt door de kronen tegengehouden. De dichtheid van de kronen en met name het aantal bladeren speelt daarbij een grote rol. Op grote bladeren vloeien de regendruppels samen naar de bladtop. De regen drupt eraf en aan elke bladtop blijft maar één druppel hangen. Naaldbomen met hun talrijke, zeer kleine naalden houden dus meer regen vast dan breedbladige loofbomen. Het percentage vastgehouden neerslag, de z.g. interceptie (I) hangt af van de hoeveelheid regen per bui: bij een kleine bui blijft alle regen in de kronen hangen en verdamt weer. Hoe meer er valt, des te groter het percentage doorgelaten neerslag (bij wind en heftige buien meer dan bij windstil weer en zachte regen). De interceptie (bij regenbuien van 1–3 mm 100%) neemt meestal asymptotisch af tot grenswaarden die variëren van 20 tot 70%. Zij bedraagt bij een regenbui van 10 mm 74% voor de arve (*Pinus cembra*), 70% voor de jeneverbess (*Juniperus communis*), 45% voor de fijnspar (*Picea abies*), 37% voor larix en beuk, 32% voor de eik (Geiger, 1961 Mitscherlich, 1971 Larcher, 1973 Barkman, Masselink & De Vries, 1977).

Wat niet in de kronen blijft hangen, valt ten dele door de kronen heen op de grond (de z.g. 'throughfall' T), ten dele vloeit het langs twijgen en takken en ten slotte langs de hoofdstam af (stamafvloeiing S). Wij onderscheiden bomen met schuin omhoog staande takken (het centripetale type: beuk, populier, sommige wilgen, cypressen, jeneverbess), met boogvormige takken (het arcuate type: vlier, meidoorn, iep, linde, vruchtbomen) met horizontale takken (ceder, lariks, grove den, eik) en met afhangende takken (het centrifugale type: fijnspar, Douglas, treurbomen). Alleen bij het centripetale en het arcuate type kan zich regen verzamelen op de stam, vooral bij het centripetale type. Voorwaarde is echter wel dat niet alle regen in de kroon blijft hangen. Dat is bij cypressen en jeneverbessen wel vaak het geval. Ook kan bij ruwe stammen een hoeveelheid regenwater onderweg in schorsspleten vastgehouden worden. De grootste S-waarden vindt men bij breedbladige bomen met gladde stammen en machtige kronen van het centripetale type. De exponent hiervan is de beuk. Maar ook bij iepen kan heel wat water langs de stam aflopen. In schril contrast daarmee staat de fijnspar (Tabel 21; naar Geiger, 1951). Deze houdt meer regen vast (I), maar toch drupt, op de onmiddellijke omgeving van de stammen na, evenveel regen op de grond (T) als in een beukenbos, dat echter een veel grotere stamafvoer heeft. De toestand van de boom (in blad of niet) heeft duidelijk invloed op de interceptie, maar niet op de stamafvoer. Noorse esdoorn (*Acer platanoides*) met S = 5,9% en zomereik (*Quercus robur*) met

Tabel 21. Regenverdeling in bossen. I is interceptie, S is stamstroom en D is doorval (% van totale neerslag).

Houtsoort	Jaargetijde	I	S	D
Fijnspar (<i>Picea</i>)	zomer	32,4	0,7	66,9
	winter	26,0	0,7	73,3
Beuk (<i>Fagus</i>)	zomer	16,4	16,6	67,0
	winter	10,4	16,6	73,0

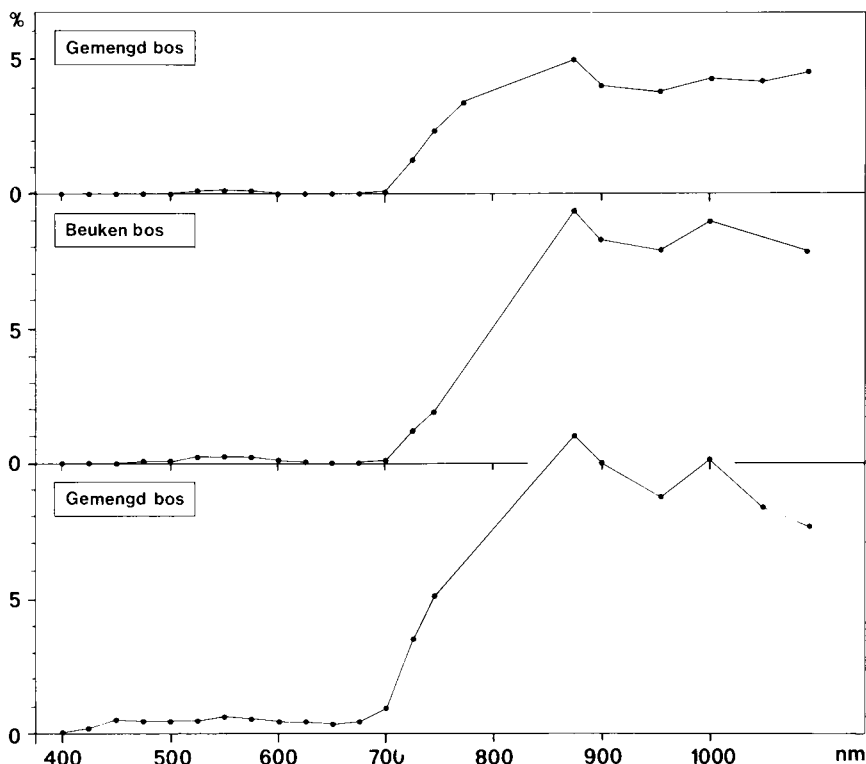
S = 5,7% staan tussen fijnspar en beuk in.

Het regenwater zoekt de laagste delen op, dus de onderzijde van de stam (geen stam staat precies verticaal) en vormt daar regenbanen. Hier kan het water met kracht naar beneden gutschen. Men vindt er speciale mossorten, of bij krachtige waterstromen draadvormige algen, en draden in de richting van de stroom. Bij een flinke onweersbui kan 16 l langs een beukestam afstromen. Dit water spoelt de humus aan de boomvoet weg en ook hier treden speciale gezelschappen van mossen en algen op, aangepast aan periodieke inundatie en aan minerale grond, terwijl ook het afvloeiende water bepaalde mineralen van de schors van stam en takken meevoert.

Ook verder van de stammen is de regenverdeling in een bos verre van gelijkmatig. In een natuurlijk bos zijn er steeds open plekken van omgevallen bomen. Zo'n bos bevat bovendien meestal verschillende boomsoorten en deze hebben vaak verschillende kroondichtheden. Zo hebben fijnsparren, arven, tamme kastanjes, jeneverbessen en meidoorns extreem dichte kronen, grove dennen, eiken en elzen matig dichte kronen, lariksen, berken, wilgen, essen en acacia's ijle kronen. Ook bij één boomsoort varieert de kroondichtheid naar standplaats en naar leeftijd. In elke kroon zitten gaten of dunne plekken. Bij het arcuate en vooral bij het centrifugale type druipst de meeste regen van de buitenkant van de kronen af (*a*). In een open sparrenbos valt daar de meeste regen, meer dan op de open plekken tussen de bomen (*b*), terwijl binnen de kronen heel weinig valt (*c*). De verhouding is ongeveer $a : b : c = 6 : 5 : 3$. Binnen de kronen is de verhouding van de neerslag halverwege kroonperiferie en stam (c_1) en vlakbij de stam (c_2) 1,7 : 1 (berekend naar Kern, 1966, fide Mitscherlich, 1971). Bij de stamvoet valt dus zeer weinig regen, wat iedereen weet die in een sparrenbos voor de regen heeft moeten schuilen. Het is ook heel fraai te zien aan de sneeuwverdeling in de winter. Het betekent tevens dat wij in een bos niet met enkele regensmeters kunnen volstaan. Enkele tientallen zijn noodzakelijk.

De ongelijke verdeling van de neerslag kan leiden tot bepaalde vegetatiepatronen in de ondergroei. Zo vinden wij in Lapland open sparrenbossen met vochtminnende planten op de open plekken waar veel regen valt en meer droogteminnende planten onder de kronen van de bomen. In natte sparrenbossen zien wij een mozaïek van o.a. gewoon haarmos (*Polytrichum commune*), veenmos (*Sphagnum girgensohnii*) en bospaardestaart (*Equisetum sylvaticum*) op de open plekken, en struisveermos (*Ptilium crista-castrensis*) en rijsbes (*Vaccinium uliginosum*) rond de stammen. In vochtige bossen (dus minder nat) 'verhuist' dit laatste gezelschap naar de open plekken en treden rond de stammen o.a. etagemos (*Hylocomium splendens*) en blauwe bosbes (*Vaccinium myrtillus*) op. Nog drogere sparrenbossen hebben dit laatste gezelschap op de open plekken, terwijl rond de stambasis o.a. bronsmos (*Pleurozium schreberi*) en rode bosbes (*Vaccinium vitis-idaea*) groeien.

Jeneverbessstruwelen laten heel weinig neerslag door. Alleen hier is in Nederland een xerofytische, hygroscopische soort aardster (paddestoel) gevonden, genaamd *Gastrum floriforme*, die zich bij droogte geheel opkrult. De soort komt verder vooral voor in de continentale gebieden van Tsjecho-Slowakije en Hongarije waar hij op droge open grashellingen groeit, blootgesteld aan de volle neerslag. In het neerslagrijkere klimaat van Nederland zoekt deze soort kennelijk plekjes op waar weinig regen valt (Barkman, 1965). De plekken waar hij groeide ('dicht naalden', zie hoofdstuk 2.6) hebben een neerslag van gemiddeld 24% van de vrije neerslag.



Figuur 34. Relatieve transmissie voor beukenbos en voor gemengd loofbos.

2.4.4 Het lichtklimaat

Bij het binnendringen in een vegetatie wordt het zonlicht niet alleen geleidelijk door absorptie verzwakt, het wordt ook in zijn spectrale samenstelling veranderd. Anderson (1966) wees er echter op dat openingen in het kronendak vooral bij het zenith voorkomen, waardoor een wat hogere fractie van de diffuse dan van de directe zonnestraling doorgelaten wordt. Chlorophyl heeft een zeer specifieke absorptiekromme met een sterke absorptie in de golflengten < 700 nm en een zwakke absorptie in het nabije infrarood (> 700 nm). De straling die door bladeren wordt doorgelaten, is vooral rijk aan donkerrood en infrarood licht, maar bevat ook relatief meer groen licht dan zonlicht. Passeert het zonlicht verscheidene bladeren, dan wordt dit effect nog versterkt. Laat bij voorbeeld één blad in het infrarood 50% door en in de korte golflengten 10%, dan is de transmissie voor twee bladeren respectievelijk 25% en 1%.

In figuur 34 zijn voorbeelden gegeven van de transmissie in afhankelijkheid van de golflengte in twee typen bos, steeds bij onbewolkte hemel gemeten, door vergelijking met de stralingsintensiteit buiten het bos. Voor de donkerste plekken in beukenbos en gemengd loofbos komt de relatieve intensiteit in de golflengten < 700 nm nauwelijks

boven de aanspreekgevoeligheid van het meetinstrument (ca. 0,1%). Er is dan wel een 'piek' voor het groene licht tussen 500 en 600 nm. Bij de meting zijn de donkerste plekken in het betreffende bos opgezocht. De metingen geven dus ongetwijfeld een te lage schatting voor de gemiddelde relatieve stralingsintensiteit. Overigens moet men de intensiteit in zonneplekken niet overschatten. De kleinste zuiver ronde zonneplekjes zijn lichtzwakke afbeeldingen van de zonnenschijf die gevormd worden door kleine openingen in het bladerdak volgens het principe van de gaatjescamera. In tropisch bergbos is de relatieve stralingsintensiteit — in het golflengtegebied 400–700 nm — in dergelijke kleine zonneplekken slechts 1%, ongeveer het dubbele van die buiten de zonneplekken (Stoutjesdijk, 1972a). Slechts in de grotere, onregelmatig gevormde zonneplekken is de lichtintensiteit veel hoger.

Wanneer de opening in het bladerdak zo groot is dat de gehele zonnenschijf gezien kan worden, is ter plaatse de stralingsintensiteit ten minste gelijk aan die van de directe zonnestraling. Dirmhirn (1964) vond dat in zonneplekken met afmetingen tussen 5 en 30 cm de lichtintensiteit regelmatig toenam met de diameter: van 20% tot 90% van de intensiteit in open terrein. De hoogte van het gemengde bos was 10 m.

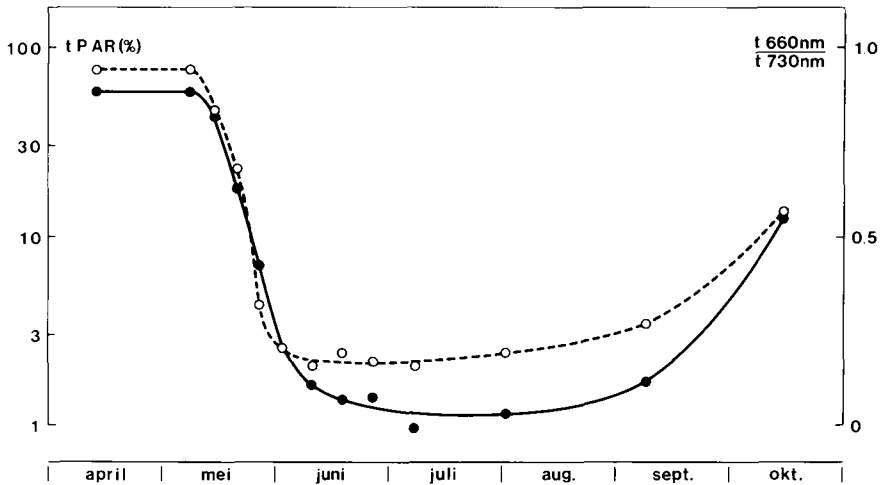
Bosplanten kunnen op voorbijtrekkende zonneplekken meteen reageren met een sterke strekkingsgroei en fotosynthese (Morgan & Smith, 1978). Bij wisselende lichtintensiteit met een periode kleiner dan 100 s wordt het rendement van de fotosynthese beter naarmate de fluctuaties sneller zijn (Pollard, 1970). Horn (1971) wees erop dat in bossen met kleine bladeren meer vegetatielagen ontwikkeld zijn dan in bossen met grote bladeren en Barkman (1979) wees op het verband dat tussen beide waarnemingen zou kunnen bestaan. Immers bij kleinere bladeren zijn ook kleinere schaduw- en zonnevlekken te verwachten en door het draaien van de zon en door de wind dus een snellere wisseling van licht en schaduw op de bosbodem en in lagere boometages.

Belangrijker dan het aantal etages zou overigens de totale LAI zijn (Leaf Area Index: bladoppervlakte in m^2 per m^2 bodemoppervlak). Helaas is hierover in bossen zeer weinig bekend. Wel is iets bekend over de LAI van de boomlaag. Deze kan inderdaad bij naaldbossen zeer hoog zijn, maximaal 28 (tweezijdig bladoppervlak), terwijl bij een elzenbos 22,2 gemeten werd (Larcher, 1973). Walter (1977) geeft voor eikenbossen 10–12 ('in vochtige jaren hoger'), voor vochtige gemengde loofbossen (inclusief struiklaag) ruim 16, voor dennenbossen in Noord-Europa 18–20 en voor sparrenbossen van de taiga ruim 22 (alles tweezijdig).

Om uit een enkele meting een indruk te krijgen van de relatieve stralingsintensiteit in een vegetatie, is een meting bij betrokken weer beter geschikt dan een bij zonnig weer, omdat de intensiteit van de doorgelaten straling bij zon sterker varieert.

De verhouding tussen de transmissie in de golflengten < 700 nm en die > 700 nm is minder afwijkend, naarmate meer licht doorgelaten wordt, maar de verschillen zijn niet zo groot als het bovengenoemde voorbeeld doet verwachten. De oorzaak is waarschijnlijk, dat een deel van het licht dat het kronendak passeert, daarbij niet of maar eenmaal gefilterd wordt.

Voor de zaadkieming is vooral de verhouding tussen lichtrood (ca. 660 nm) en donkerrood (ca. 730 nm) van belang. Deze is in het volle zonlicht 1,2:1. Figuur 35 laat zien hoe in zevenjarig essenhakhout de verhouding tussen de transmissie van het lichtrood en het donkerrood in de loop van het voorjaar afneemt en in de herfst weer toeneemt. Zoals te verwachten was, is deze verhouding nauw gerelateerd aan de transmissie in



Figuur 35. De transmissie van fotosynthetisch actieve straling (PAR) en de verhouding tussen de transmissie bij 660 nm en 730 nm. Essen-hakhout, vegetatieseizoen 1981. Naar Pons (1983).

het golflengtegebied 400–700 nm, dat voor de fotosynthese van belang is. Onder een dicht bladerdak is de samenstelling van het licht zo dat de kieming van op dit punt gevoelige zaden geheel of gedeeltelijk onderdrukt kan worden (Stoutjesdijk, 1972 Pons, 1983). De kieming van zowel licht- als donkerkiemers wordt door het licht onder een bladerdak sterk geremd.

Brasseur en De Sloover (1976) maten de transmissie in drie golflengtegebieden in oud beukenbos en in sparrenbos (Tabel 22). De kroonsluiting was niet volledig, respectievelijk 70% en 80%. Dit zijn over een langere periode gemiddelde waarden en deze benaderen ongetwijfeld beter het gemiddelde in de betreffende bossen dan die in figuur 42. Voor het beukenbos zijn ook de waarden in ontbladerde toestand gemeten. De transmissieverhouding lichtrood/donkerrood is in vol bebladerde toestand ongeveer 1:3, neemt kennelijk toe met het verkleuren van het blad en is in onbebladerde toestand ongeveer 1:1. De transmissie in het blauwe deel van het spectrum is in het laatste geval wat minder dan in de andere golflengtebanden, waarschijnlijk omdat het hemellicht ter plaatse wat sterker onderschept wordt dan het directe zonlicht.

Bij het sparrenbos is het verschil in transmissie tussen lichtrood en donkerrood veel geringer. De niet selectieve absorptie door vele dunne takjes speelt hier een grotere rol en waarschijnlijk is de absorptie in de naalden zo sterk, dat de straling die door het kronendak doorgelaten wordt, voor een grotere fractie uit ongefilterd licht bestaat, dat de fijne openingen tussen de naalden passeert.

Figuur 35 toont een jaarkromme die de transmissie in het golflengtegebied 400–700 nm voor essen-hakhout weergeeft (Pons, 1976). De transmissie in de wintermaanden is 66%, iets hoger dan het hierboven genoemde beukenbos. In de zomer daalt de transmissie tot ruim 1%. De metingen werden gedaan bij betrokken hemel, waarbij de transmissiewaarden altijd hoger zijn dan bij onbewolkte hemel op schaduwplekken.

Tabel 22. De transmissie, in % van de intensiteit buiten het bos, voor beukenbos (B) en sparrenbos (S), in drie spectraalgebieden. De metingen werden uitgevoerd bij onbewolkt weer. Voor het beukenbos zijn ook de waarden in ontbladerde toestand (26 november) opgegeven. Naar Brasseur & De Sloover (1976).

Datum	Golflengtegebied					
	400-500 nm		600-700 nm		700-800 nm	
	B	S	B	S	B	S
6 augustus	1,5	3,3	1,9	3,0	5,8	4,0
27 augustus	2,0	2,4	3,5	2,9	9,1	3,5
23 september	1,7	1,6	4,1	2,1	12,6	3,5
16 oktober	6,1	4,0	6,4	2,4	29,5	6,1
Gemiddeld	3,4	2,6	4,6	2,4	17,8	4,2
26 november	33,3		51,3		54,5	

Samenvattingen over het lichtklimaat in allerlei typen bos en ook in andere vegetaties worden door Tranquillini (1960) en Walter (1968) gegeven.

Overigens geldt wat hier over de samenstelling van de straling in een bos werd gezegd, in het algemeen ook voor andere groene vegetaties.

2.5 Het microklimaat in de heide

Op kaal stuifzand installeren zich eerst buntgras (*Corynephorus canescens*) en ruig haarmos (*Polytrichum piliferum*), daarna lichenen. De albedo neemt dus af, maar de vegetatie is open. Zonlicht dringt vrij tot de grond door. Er is nog geen humus, dus nog steeds een goede warmtegeleiding naar en van de diepte. In deze buntgrasgemeenschap (*Spergulo-Corynephoretum*) kan zich struikheide (*Calluna vulgaris*) vestigen en ten slotte een complete struikheidegemeenschap met vele andere planten (*Genisto-Callunetum*). De struikheide blijft echter dominant. Er vormt zich een flinke humuslaag, maar het microklimaat onder de heide is schaduwrijk en dus gematigd.

Dit verandert drastisch als de heide van ouderdom sterft of aan een plaag van het heidekevertje (*Lochmaea suturalis*) ten prooi valt. De eieren van het heidekevertje hebben een vochtig microklimaat nodig voor hun ontwikkeling. Zij vinden dit alleen in gesloten heide van meer dan 2-3 jaar oud. Als de heide gestorven is, installeren zich schapegras (*Festuca ovina*) en pilzege (*Carex pilulifera*), maar vooral rendiermossen.

Dit *Cladonietum mitis* is echter zeer laag en open en de zon dringt tot de droge, donkere humus door. Hier zijn dus de meest extreme temperaturen van alle Nederlandse plantengemeenschappen te verwachten en ook gevonden. Extremere temperaturen zijn alleen gevonden op vegetatieloze, droge plekken waar de bodem volledig orga-

nisch is: mierenbulten, kale zuidzijde van jeneverbesstruiken, kale uitgedroogde turf (hoogveen). Installatie van jonge heideplantjes verloopt zeer moeizaam en vele sterven een vroegtijdige dood. Uiteindelijk kan zich echter toch weer heide vestigen en daarmee is de (kleine) heidecyclus gesloten. Overmatige betreding door mens of schaap kan het *Cladonietum* vernietigen. Dat gaat heel gemakkelijk omdat de rendiermossen geen wortels hebben en bij droog weer zeer bros zijn. Stuift dan vervolgens ook de humuslaag weg, dan zijn wij weer bij het begin: kaal zand, gevolgd door buntgras, enz. (dit is de grote heidecyclus).

Soms vestigt zich in Noord-Nederland in het *Spergulo-Corynephorum* kraaiheide (*Empetrum nigrum*). Ook de *Calluna*heide kan hierdoor verdrongen worden. Kraaiheide heeft een dicht en effen, struikheide een los en oneffen kronendak. Onder kraaiheidevegetaties treden dan ook de meest gematigde temperaturen op. Ter illustratie twee voorbeelden uit Drenthe, van een extreem hete zomerdag en van een zeer koude winternacht (Tabel 23).

Dergelijke uiteenlopende temperaturen kan men op luttele meters afstand van elkaar meten. Het is dus duidelijk dat het *Cladonietum*'s zomers het heetst is. Toch voelt de grond hier niet heet aan, en het zand van het buntgrasgezelschap wel. Misschien heeft men daarom vroeger vooral op kaal droog zand gemeten en gemeend dat daar, op zuidhellingen, de hoogste temperaturen zouden voorkomen. De verklaring is eenvoudig. Humus heeft een geringe volumewarmte, onze hand (85% water) een zeer grote. Bij het eerste contact zal zich dus een evenwichtstemperatuur tussen humus en hand instellen niet ver boven de 37°C, bij voorbeeld 42°C. De warmteafgifte, nodig om onze hand van 37°C tot 42°C op te warmen, is voldoende om de humus van 65°C tot 42°C af te koelen. Nalevering van warmte uit diepere humuslagen is door de kleine λ te verwaarlozen. Het zand heeft echter een grotere ν en een grotere λ , dus onze hand wordt veel heter (leg ter vergelijking je hand op een steen of stuk ijzer van 100°C en daarna op een stuk hout of turf van 100°). Het is daarom illustratief om op een warme zomerdag met blote voeten over dit vegetatiemozaïek te lopen en de gevoelswaarnemingen te vergelijken met de gemeten temperaturen.

Men kan de verschillen ook anders formuleren. In enkele jaren waarin wekelijks minimumthermometers afgelezen werden die onder de vegetatie op de grond lagen, kwam onder de kraaiheide in Drenthe slechts gedurende vier maanden per jaar nachtvorst voor, onder struikheide acht maanden, in het *Cladonietum* twaalf maanden. Dit moet een geweldig effect hebben op de organismen die vlak boven en vlak onder de

Tabel 23. Temperatuurextremen (°C) in de heide. Steeds werd op 0 cm hoogte gemeten, met uitzondering van het grasveld, waar op 10 cm werd gemeten.

Vegetatie	Max. temp.	Min. temp.	Vershil
Grasveld	34,4	- 14	48
Empetrum	21	- 8,1	29
Calluna	42	- 16,5	59
Spergulo-Corynephorum	59		
Cladonietum mitis	65	- 19	84

grond in deze vegetaties leven. En inderdaad werden zowel ten aanzien van mossen en lichenen als van paddestoelen en loopkevers grote verschillen geconstateerd.

Bij sneeuwval werd nog een merkwaardig fenomeen ontdekt. Door het oneffen karakter van het struikheidekronendak ontstaat een gebroken sneeuwdek. De zeer koude lucht die zich 's nachts vlak erboven vormt, zal door de gaten op de sneeuwvrije grond zakken, wat bij *Empetrum* met zijn gesloten sneeuwdek onmogelijk is. Daar vormt zich een afgesloten luchtruimte. Op de bodem daarvan werd een temperatuur van $-0,6^{\circ}\text{C}$ gemeten (dat wil zeggen onder 20 cm lucht en 21 cm sneeuw), aanzienlijk hoger dan de luchttemperatuur (-10°C). Het verschil in winterse minima tussen *Calluna* en *Empetrum* zal dus bij een sneeuwdek nog groter zijn dan zonder sneeuw en dit zal vooral in Scandinavië, waar de sneeuw veel langer ligt dan bij ons, een belangrijke oecologische factor zijn.

2.6 Het microklimaat van jeneverbesstruwelen

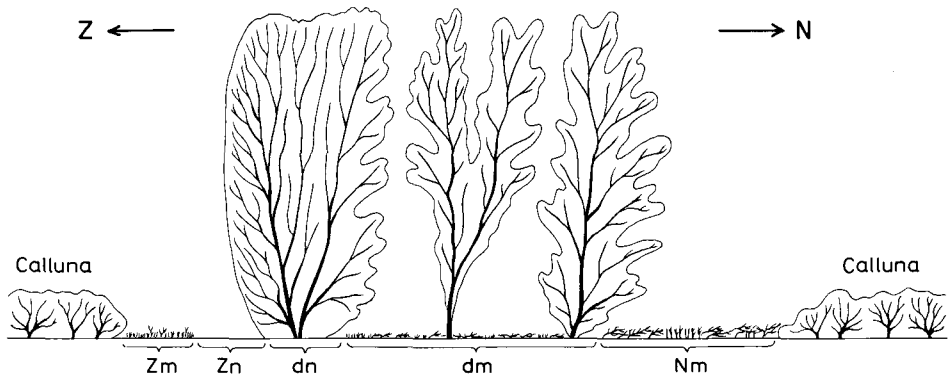
2.6.1 De vegetatie

Op het microklimaat van dit vegetatietype zal wat nader worden ingegaan omdat jeneverbesstruwelen over het hele noordelijke halfmond verbreed zijn, omdat het het enige struweel is dat uitvoerig op microklimaat onderzocht is en omdat het microklimaat van jeneverbesbosjes enkele merkwaardige eigenschappen en een zeer sterke ruimtelijke differentiatie vertoont.

Op droge arme stuifzanden vormen jeneverbessen soms een open tot dicht parklandschap in de heide. Waar deze uit kraaiheide of bochtige smele bestaat, dringt de vegetatie tot aan de struikranden door, waarbij de kraaiheide zich als klimplant gedraagt en tot 1,8 m hoogte in de jeneverbessen kan klimmen. Blauwe en rode bosbes dringen zelfs tot in het centrum der struiken door. De differentiatie in microgezelschappen is dan zeer gering. Maar struikheide blijft op gepaste afstand van de jeneverbessen en er vormt zich een ringvormige heidevrije zone om elke struik, die aan de noordzijde 1–1,5 m, aan de zuidzijde 0,5–1 m breed is (Figuur 36).

De noordzijde ('noordmos' of Nm genoemd) heeft een mosrijke grazige vegetatie, waarvoor grote pleurocarpe mossen, grote tere levermosses en planten van heischrale graslanden zoals tandjesgras (*Sieglingia decumbens*), reukgras (*Anthoxanthum odoratum*), liggend walstro (*Galium hercynicum*), hondsviooltje (*Viola canina*) en mannetjesereprijs (*Veronica officinalis*) typerend zijn. Oost- en westzijde vormen een overgang naar wat genoemd wordt 'zuidmos' (Zm), een zeer droge vegetatie van vooral ruig haarmos (*Polytrichum piliferum*), purpersteeltje (*Ceratodon purpureus*), vele beker-mossen (*Cladonia* spp.) en vrijwel geen hogere planten. Vlak tegen de struik is aan de zuidzijde een 20–40 cm brede zone zelfs helemaal vegetatieloos. Hier liggen alleen jeneverbesnaalden ('zuidnaalden' of Zn).

In de struiken valt een mozaïek op van mosrijke plekken ('dichtmos' of dm) en mosloze plekken (dn). De mossen in dm zijn grotendeels weer andere dan in Nm en ook Zm en de hogere planten idem dito: hier zien we vooral varens, zoals smalle en brede stekelvaren (*Dryopteris carthusiana* en *D. dilatata*) en eikvaren (*Polypodium vulgare*), ook bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*), gewoon en stijf havikskruid (*Hieracium lachenalii* en *H. laevigatum*) en rankende helmbloem (*Corydalis clavicularis*).



Figuur 36. Microgezelschappen in een jeneverbesstruweel (geïdealiseerde noord-zuiddoorsnede) (uit Barkman, Masselink & De Vries, 1977) Zm = zuidmos, Zn = zuidnaalden, dm = dicht mos, dn = dicht naalden, Nm = noord mos.

ta). Nitrofytische soorten kunnen we er ook vinden, maar deze zijn toch vooral talrijk in dn, dat dus in tegenstelling tot Zn wel planten herbergt: wilgenroosje (*Chamaenerion angustifolium*), schapezuring (*Rumex acetosella*), hennepnetel (*Galeopsis tetrahit*) en boskruiskruid (*Senecio sylvaticus*) zijn constante verschijningen, algemeen zijn ook muur (*Stellaria media*), grote brandnetel (*Urtica dioica*), vlier (*Sambucus nigra*), kruisbes (*Ribes uva-crispa*), zwarte nachtschade (*Solanum nigrum*) en bitterzoet (*Solanum dulcamara*).

2.6.2 Temperatuur en straling

Waar de grondsoort overal dezelfde is, ligt het voor de hand te veronderstellen dat de grote verschillen tussen deze vijf microhabitats (vier microgezelschappen) door het microklimaat en de meer of minder sterke strooiselval van de jeneverbesnaalden veroorzaakt worden. De resultaten van jarenlang onderzoek op vele meetpunten zijn samengevat in Tabel 24.

Hieruit blijkt dat Zm en Zn gekenmerkt zijn door zeer hoge maximumtemperaturen (de waarden van ruim 28°C zijn gemiddelden over het hele jaar) en dat de absolute maxima nog hoger zijn dan in het *Cladonietum mitis* in de heide en waarschijnlijk in Nederland alleen overtroffen worden door de zuidzijde van onbegroeide mierenbulten op zonnige plaatsen. Niet alleen hebben jeneverbesstrooisel en de humus eronder een zeer geringe ν en λ , maar ook heeft er terugkaatsing van zonnestraling van de dichte, verticale tot iets overhangende zijkant van de jeneverbes naar de bodem plaats. De tegenstraling van de overhangende kroon belemmert tevens sterke nachtelijke afkoeling van de bodem. Desalniettemin ligt de gemiddelde minimumtemperatuur van Zn over het hele jaar onder nul. Het hoogst is deze uiteraard in de struiken zelf.

De laagste minima (bij kale vorst) zijn geconstateerd in Zm en Nm. Bij sneeuw liggen de verhoudingen echter anders. Als voorbeeld diene de nacht van 12 op 13 februari 1969: Nm -7,0°C, dm -9,4°C, dn -11,2°C, Zn -16,5°C (Zm niet gemeten). Aange-

Tabel 24. Het microklimaat in jeneverbesstruwelen.

Klimatologische factor	Microbiotopen				
	Zm	Zn	dn	dm	Nm
Gemidd. wekelijkse max. temp. 0 cm (°C)	28,6	28,3	19,3	16,6	18,7
Absolutie max. temp. 0 cm	75,0	72,0	36,0	35,5	35,0
Gemidd. wekelijkse min. temp. 0 cm	0,2	-0,2	1,0	1,2	0,8
Absolute min. temp. 0 cm	-14,6	-13,8	-12,2	-11,6	-14,9
Gemiddelde temperatuuramplitude	28,4	28,5	18,3	15,7	17,9
Absolute temperatuuramplitude	89,6	85,8	48,2	47,1	49,9
Gemidd. relatieve lichtsterkte (%)	41	51	6	7	18
Neerslag (throughfall) T (mm/jaar)	508	123	203	334	472
Potentiële evaporatie E (mm/jaar)	702	677	405	353	300
Neerslagoverschot (T - E; mm/jaar)	-194	-554	-202	-19	172
Gemidd. verzadigingsdeficit ¹ op 0 cm (mbar)	29,1	49,1	9,2	8,0	7,4
Hoogste verzadigingsdeficit op 0 cm ¹	212,7	172,2	27,3	18,9	20,7
Gemidd. verzadigingsdeficit op 10 cm ¹	10,2	15,8	10,0	9,6	10,0
Gemidd. bodemvochtigheid (in Aucon- waarden × 10)	21,8	2,7	26,3	63,1	80,0
Strooiselval (drooggewicht g/(m ² · jaar))	107	365	529	290	145

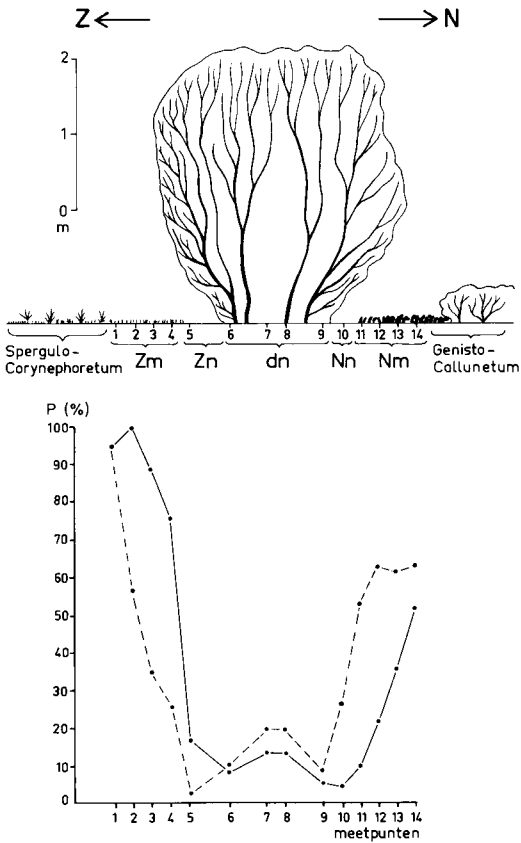
¹ Gemiddelde dagwaarden (geen metingen 's nachts) in de zomer.

zien in Nm een dik sneeuwdek lag, in dm een dunner, in dn vrijwel niets (maar veel hemelafdekking) en in Zn niets (en geringe hemelafdekking), kunnen wij deze getallen uitstekend interpreteren als mede bepaald door het sneeuweffect.

Uit tabel 24 blijkt verder dat de zuidzijde meer licht ontvangt dan de noordkant en dat in de struiken zelf het minste licht heerst. Zn ontvangt zelfs nog meer licht dan Zm, wat enerzijds kan liggen aan reflectie door de dichte struiken naar Zn, anderzijds aan partiële en tijdelijke beschaduwning van Zm door zuidelijk aangrenzende *Calluna*struikjes.

2.6.3 De neerslag

Zeer merkwaardig is de verdeling van de neerslag (Tabel 24). Het meeste valt uiteraard buiten de struiken (Zm en Nm), ofschoon altijd nog veel minder dan in het vrije veld (856 mm), omdat de struiken bij wind regen wegvangen. In dm valt meer dan in dn, omdat de kronen erboven ijler zijn. Maar de geringe neerslag in Zn is tegen de verwachting. Het blijkt echter (Figuur 36) dat de struiken hier veel dichter zijn, waarschijnlijk omdat de naalden hier door de gunstige expositie ten opzichte van de zon zelfs bij een dichte kroon nog voldoende licht ontvangen. Aangezien de meeste struiken naar boven breder worden en dus naar alle zijden overhangen, valt Zn juist onder die dichte kroon. Weliswaar kan de wind hier nog voor enige regen zorgen – bij zuidenwind krijgt de zuidzijde van de struik meer regen, bij noordenwind de noordzijde (Figuur 37) – toch is de doorgelaten neerslag blijkens deze grafiek in Zn altijd gering,

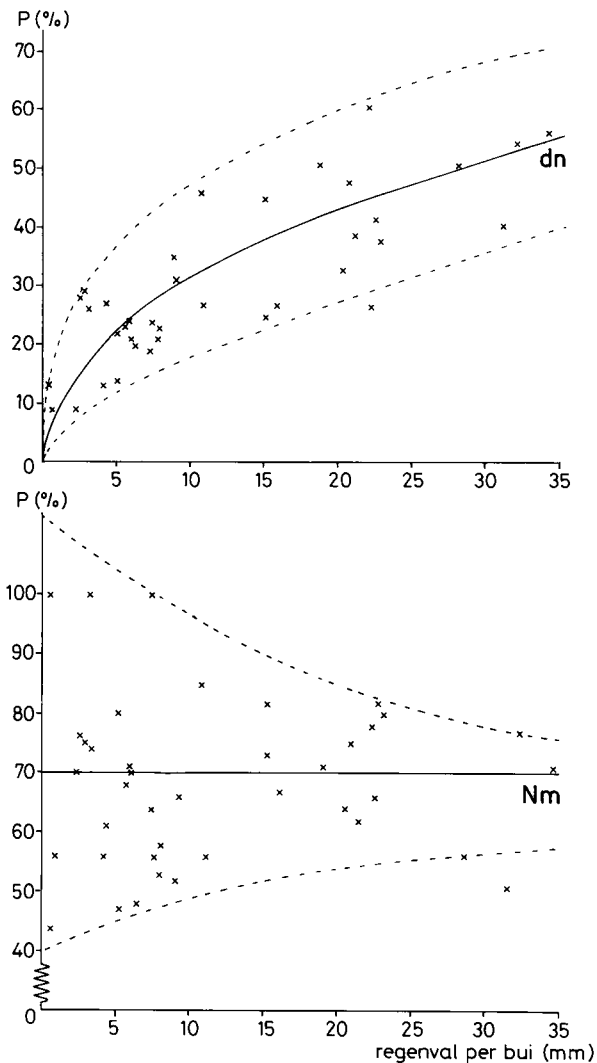


Figuur 37. Regenverdeling in en om een jeneverbessstruik. (14 regenmeters in een noord-zuid-transect). Getrokken lijn: neerslag bij zuidenwind; onderbroken lijn: neerslag bij noordenwind. Mantinger Zand, periode van 1972-04-04 tot 1972-06-11. Uit Barkman c.s. (1977).

zelfs bij zuidenwind.

Als wij de hoeveelheid neerslag vergelijken met de hemelafdekking van de jeneverbesskronen boven de regenmeters en wel binnen cirkels van verschillende wijdtte rond het zenith, dan blijkt de beste correlatie te bestaan tussen neerslag en hemelafdekking binnen 20° van het zenith. Verreweg de meeste regen valt dus onder hoeken van $70-90^\circ$ naar beneden.

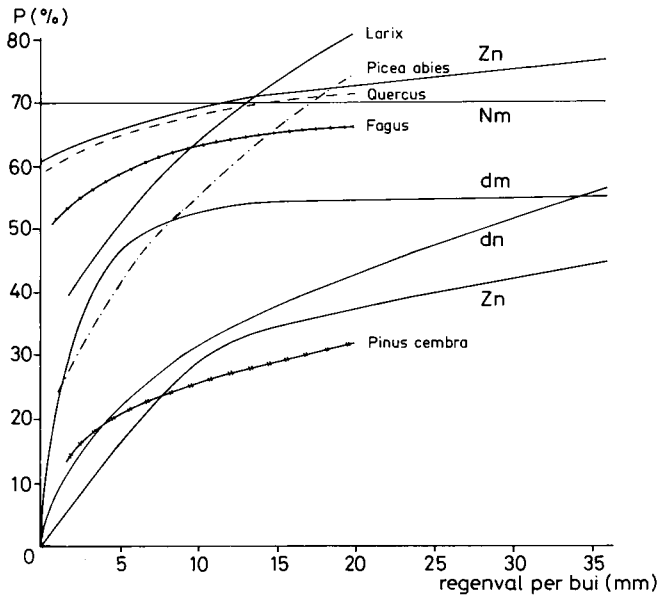
Als wij de relatie tussen de hoeveelheid neerslag per bui en het doorlatingspercentage grafisch uitzetten (Figuren 38 en 39), dan blijken zich alle microbiotopen normaal te gedragen, behalve Nm, waar dit percentage niet afhankelijk is van de grootte van de bui maar 'constant' 70% bedraagt (voor één terrein gemeten). Uit Figuur 39 blijkt dat de doorlatingscurven voor de biotopen sterk uiteenlopen, voorts dat Zm zich gedraagt als een eikenbos, Zn als een arvenbos (*Pinus cembra*), terwijl de curven van dm, dn en Nm niet met enig bekend bostype te vergelijken zijn.



Figuur 38. Door gelaten percentage regen in dn en Nm (jeneverbesstruweel) in afhankelijkheid van grootte regenbui (uit Barkman c.s., 1977). Getrokken lijn: regressielijn. De onderbroken lijnen geven de uiterste waarden aan.

Het aantal regenmeters dat men kan installeren is altijd beperkt en men kan nooit weten of men ook de regenrijkste en regenarmste plekken in de waarnemingen betrokken heeft. Sneeuw daarentegen is een vorm van zichtbare neerslag en het zou daarom ideaal zijn als men de sneeuwdikte van een terrein zou kunnen karteren en die kaart vergelijken met een vegetatiekaart. Helaas is dit niet mogelijk.

1. In de eerste plaats hebben wij gezien dat bij voorbeeld bij kraaiheide de 'dikte' van de sneeuwlaag (afstand sneeuwdek tot bodem) correctie behoeft: onder de sneeuw be-



Figuur 39. Doorgelaten regen in percentage van de neerslag in het vrije veld in verschillende bostypen en in de microbiotopen van jeneverbesstruwelen. Uit Barkman c.s. (1977).

vindt zich een laag lucht. In jeneverbesstruwelen speelt deze storende factor geen rol, wel andere factoren.

2. Sneeuw is veel windgevoeliger dan regen en valt dus veel schuiner, wat het verdeelingspatroon op de bodem sterk kan beïnvloeden. Sneeuw kan in de windluwte vaak accumuleren.

3. Er blijft relatief meer in de kronen hangen dan bij regen.

4. Door zijn gewicht kunnen takken en stammen naar beneden (buiten) buigen, waardoor de kroon zich in het centrum van de struik opent en daar dus bij aanhoudende sneeuwval veel meer sneeuw valt dan overeen komt met zijn neerslaginterceptie.

5. Op de bodem gevallen sneeuw zal, als de bodem nog niet bevroren is, aanvankelijk wegsmelten, en dat niet overal in dezelfde mate, omdat de ene bodem de warmte beter geleidt dan de andere, ook binnen een jeneverbesstruweel (dikte strooisellaag).

6. De eenmaal gevallen sneeuw kan door de wind tot duinen opgejaagd worden.

Metingen van sneeuwdiktes als maat voor regeninterceptie hebben dus alleen zin:

als de grond al bevroren was voor het sneeuwde;

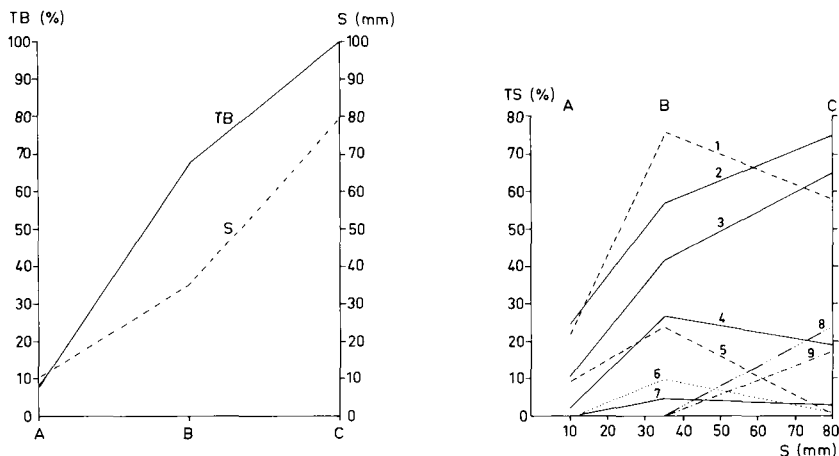
als er droge sneeuw gevallen is bij weinig wind;

als er niet te veel gevallen is;

als er na de sneeuw bui geen wind opgestoken is;

als het nog niet gedooid heeft voor de waarneming.

Aan deze condities werd in de winters 1965–1975 slechts op enkele dagen voldaan. Op deze dagen zijn in totaal 2000 sneeuwdiktemetingen verricht, de plaatsen werden gemarkeerd en de vegetatie later geanalyseerd. De gemiddelde sneeuwdiktes in percenta-



Figuur 40. Sneeuwdichte en gemiddelde bedekking van diverse mossoorten in jeneverbesstruulen. Uit Barkman c.s. (1977). Linker figuur: totale bedekking moslaag (TB) in procenten tegen sneeuwdikte (S). Rechter figuur: totale bedekking (schatting) per mossoort (TS) tegen sneeuwdikte (S). A = groep sneeuwarme plekken; B = groep matig sneeuwrijke plekken; C = groep sneeuwrijke plekken. 1 = *Hypnum jutlandicum*; 2 = *Dicranum scoparium*; 3 = *Pleurozium schreberi*; 4 = *Barbilophozia barbata*; 5 = *Brachythecium rutabulum*; 6 = *Pseudoscleropodium purum*; 7 = *Lophocolea bidentata*; 8 = *Cladonia portentosa*; 9 = *Dicranum polysetum*.

ges van de sneeuwdikten in het vrije veld bleken te zijn: Zm 25,0%; Zn 10,2%; dn 18,0%; dm 31,5%; Nm 66,4%. In Nm valt dus meer sneeuw dan in Zm, terwijl er minder regen valt. Waarschijnlijk komt dit doordat regen meestal valt bij zuidwestenwind, sneeuw meestal bij noordwesten-noordoostenwind (de windrichtingen tijdens de sneeuwval voorafgaande aan bovenstaande waarnemingen, waren west, noordwest, noord, noordoost en oost).

Uit Figuur 40 blijkt dat de totale bedekking van de moslaag met de sneeuwdikte toeneemt en dat dit ook voor een aantal mossoorten geldt, met name 2, 3, 8 en 9. Dit zijn alle soorten met voorkeur voor Nm. De soorten 1, 4, 5, 6 en 7 hebben hun grootste bedekking bij een matig sneeuwdek, wat overeenkomt met biotoop dm. Inderdaad hebben soorten 1, 4 en 5 voorkeur voor dm, maar 7 is indifferent en 6 heeft voorkeur voor Nm.

2.6.4 Evaporatie, lucht- en bodemvochtigheid

De potentiële evaporatie (E) is op vele plaatsen gemeten met Piche evaporimeters (zie 4.2.7), op 3 cm boven de grond. Ondanks de vele bezwaren zijn zij wel bruikbaar voor een globale vergelijking van biotopen. Gezien de hoge temperaturen in Zm en Zn is het niet te verwonderen dat hier de evaporatie het hoogst is. In Nm is echter de evaporatie kleiner dan in dm, terwijl de maximumtemperaturen er iets hoger zijn. Maar Nm krijgt meer regen dan dm en houdt deze beter vast (dikker mosdek), waardoor de lucht erboven na regen langer vochtig blijft.

Natuurlijk mag men voor de berekening van de waterbalans van de bodem neerslag (Throughfall, T) en Piche-evaporatie (E) niet zonder meer van elkaar aftrekken: juist op droge doorlatende zandgronden staat de werkelijke evaporatie al gauw stop en ook bij een natte bodem is de verdamping anders dan bij een nat schijfje filtreerpapier. Wel laten de (T - E)-cijfers zien dat, als de evaporatie onbelemmerd door zou gaan, alle biotopen behalve Nm een negatieve waterbalans zouden hebben (Tabel 24). Verder is T-E vooral een indicatie voor de waterstress waaraan planten blootgesteld zijn en voor de lengte van de watertekortperioden. Hieruit blijkt duidelijk het woestijnkarakter van Zn ($T - E = -554$ mm/jaar).

Zeer duidelijk komt dit ook tot uitdrukking in de hoge gemiddelde en maximale verzadigingsdeficits in Zn, die tot 213 mbar op kunnen lopen. Van belang voor het begrijpen van de vegetatie als geheel is het te weten dat voor mossen en kruiden het microklimaat niet alleen heel verschillend is, maar dat de verhoudingen tussen de microhabitats zelfs om kunnen keren. Uit Tabel 24 blijkt immers dat het SD in Zm en Zn overdag op 0 cm veel hoger is dan op 10 cm, maar in de andere biotopen juist lager. Dit komt door de enorme temperatuurverschillen aan de zuidzijde, waar de lucht op 0 cm vaak 22-25°C warmer is dan op 10 cm en dus veel droger. In de andere (beschaduwde) biotopen is dat verschil veel geringer, zodat nu de hogere absolute vochtigheid bij de grond een doorslaggevende rol speelt. In Nm kan zelfs de temperatuur vlak bij de grond, ook 's zomers overdag, lager zijn dan op 10 cm. Voorbeeld: 22 juni 1973, 13.13 h, luchttemperatuur op 2 m 25,1°C, in Nm op 10 cm 24,1°C, op 0 cm 19,0°C. Er heerste hier dus een negatieve stralingsbalans.

Uit de zojuist besproken gegevens over temperatuur, neerslag, evaporatie, verzadigingsdeficit en dikte van de moslaag mag afgeleid worden, dat de gemiddelde bodemvochtigheid zal toenemen in de volgorde: Zn, Zm, dn, dm, Nm. Deze volgorde is inderdaad gevonden en loopt van gemiddeld 2,7 tot 80 (Auconwaarden $\times 10$, zie paragraaf 4.2.3). Dit zijn zomerwaarden. Er blijkt uit dat het enige geheel vegetatieloze milieu (Zn) de laagste bodemvochtigheid heeft. Er is een zeer goede correlatie tussen de met de Aucon gemeten bodemvochtigheid en T-E.

Op een beperkt aantal plaatsen is de strooiselvochtigheid (SH) het hele jaar door rechtstreeks gemeten (door weging). Een onderscheid tussen dm en dn werd toen nog niet gemaakt. Het blijkt dat de SH (strooiselvochtigheid in volumeprocenten) in d steeds lager ligt dan in Nm en dat deze in beide biotopen het laagst is in juli t/m september, hoewel dan de meeste regen valt. Pas als de temperatuur gaat dalen en dus de evaporatie afneemt, stijgt SH.

2.6.5 De periodiciteit van de fungi

Wekelijks kwantitatief onderzoek van aantallen vruchtlichamen van paddestoelen (elke week weggeplukt) liet zien dat deze aantallen zeer positief gecorreleerd zijn met de SH (rangcorrelatie volgens Kendall: $\tau = 0,78$, $p = 0,002$). Ook was er een positieve correlatie met de neerslag en vooral met het aantal regendagen van de afgelopen week alsmede een significant negatieve correlatie met de potentiële evaporatie op 3 cm boven de grond. Voorts bleek dat alle soorten pas verschenen als de SH permanent een bepaalde waarde overschreed. Deze waarde was niet voor alle soorten dezelfde, maar lag wel steeds tussen 17 en 26%.

Er waren soorten die zowel in Nm als in dicht struweel voorkwamen. Van deze 31 soorten verschenen er 3 later, 5 simultaan en 23 eerder in Nm dan in d. Meestal verschenen zij 6–8 weken eerder in Nm. Dit komt overeen met de tijdsduur tussen het bereiken van de SH-waarde van 17% in Nm en in d, namelijk twee maanden (ook voor de 26%-drempel gaat dat op). Een soort als *Clitocybe vibecina* bereikte in een jeneverbesstruweel in 1971 zijn hoogste abundantie in Nm op 25 oktober, in dm op 2 november en in dn pas op 16 december. Voorts bleek ook de temperatuur van grote invloed te zijn.

Later in het seizoen verliepen de aantalsfluctuaties van de paddestoelen niet meer synchroon met de strooiselvochtigheid, maar volgden deze met een week vertraging, waarschijnlijk omdat met afnemende temperatuur de groeisnelheid afneemt.

Voor *Marasmius androsaceus* kon in juni een significant negatieve correlatie met de wekelijkse maximumtemperatuur op 0 cm worden vastgesteld, maar aangezien een hoge temperatuur sterke bodemevaporatie ten gevolge heeft en temperatuur en bodemvochtigheid significant negatief gecorreleerd bleken te zijn, is het waarschijnlijk dat de schadelijke invloed van hoge temperaturen indirect van aard is. Indien gecorrigeerd voor deze indirecte invloed (via SH), bleek de maximumtemperatuur positief gecorreleerd te zijn met de aantallen vruchtlichamen. De directe invloed op de groei is dus positief, echter slechts tot 30°C (voor andere soorten tot 20°C), maar wordt verre overschaduwd door de negatieve invloed via uitdroging.

In de late herfst gaan nachtvorsten een overheersende rol spelen. De aantalsfluctuaties van de fungi zijn dan het beste gecorreleerd met de minimumtemperatuur.

Al deze resultaten demonstreren duidelijk de grote rol die het microklimaat speelt bij de periodiciteit van paddestoelen en de microverspreiding van mossen.

2.6.6 De strooiselval

Ook de strooiselval, hoewel niet direct een microklimaatfactor te noemen, varieert sterk binnen een jeneverbesbosje. Opvallend is, dat in de biotopen met gemiddeld meer dan 300 g/(m²·jaar) geen mossen meer groeien, wel (in dn) nog hogere planten. Mossen worden eerder door strooisel verstikt dan hogere planten. Toch kan dit niet de enige factor zijn, want de hier gegeven dm- en de dn-waarden (Tabel 24) zijn gemiddelden en er is een behoorlijke overlap tussen de totale ranges van dm en dn. Wel kan men zeggen dat bij meer dan 350 g/(m²·jaar) nooit mos groeit, bij minder dan 250 g/(m²·jaar) altijd (tenzij de mosvegetatie recent door mens of dier vernietigd is). Tussen de 250 en 350 g/(m²·jaar) spelen kennelijk nog andere factoren mee.

Bovendien hebben wij gezien dat de vijf milieus in verscheidene factoren van elkaar verschillen. Elk van deze factoren of een combinatie kan verantwoordelijk zijn voor de verschillen in plantengroei, respectievelijk de afwezigheid van plantengroei.

2.6.7 De microklimatologische experimenten

Om deze reden zijn in veldproeven kunstmatige veranderingen in telkens één factor aangebracht. Deze proeven duurden drie jaar en betroffen twee factoren: regenval en strooiselval. Met ronde, doorzichtige plexiglasschijven (30 cm doorsnede, 700 cm²) op drie 10 cm hoge metalen pootjes boven de vegetatie werd licht niet, strooisel en regen

wel tegengehouden. Nadeel: windremming, absorptie UV, broeikas-effect. Het strooisel werd er geregeld afgeveegd en eronder gestrooid. Door de 'dakjes' vooral in regenachtige weken te plaatsen, kon voldoende regen tegengehouden worden zonder dat de dakjes er te lang stonden. Met regenmeters in het vrije veld werd gecontroleerd of er voldoende regen werd onderschept. De dosering was zodanig dat deze in dm tot de helft, in Zm tot eenderde gereduceerd werd (in verband met simulatie van de neerslag in dn resp. Zn). In parallelle proeven werden elke week met een gieter kleine proefveldjes met regenwater begoten, in dn 5 mm per week, in Zn 10 mm per week. Nadeel: een korte, heftige 'bui' is niet te vergelijken met lang aanhoudende motregen.

Strooisel werd tegengehouden met vierkante raampjes (oppervlakte 400 cm²) op potten, bespannen met nylongaas, dat de regen niet tegen hield. (Nadeel: licht werd wel wat tegengehouden.) Alle strooisel werd in Zn en dn tegengehouden en elke week werd dit over de parallelle proefvlakjes (Zm resp. dm) uitgestrooid.

Zm en Zn verschillen blijkens Tabel 24 vooral in hun neerslag en hun strooiselval. Bij elke struik werden daarom steeds vier proefvakjes ingesteld:

een in Zm met dakje, dus minder regen (= Zn);

een in Zn met extra regen (= Zm);

een in Zm met extra strooisel (= Zn);

een in Zn zonder strooiselval (gaasje) (= Zm).

Ook in dm en dn werden steeds deze vier experimenten gedaan. Ook hier immers zijn de belangrijkste verschillen: neerslag en strooiselval.

Enkele resultaten van deze proeven zijn weergegeven in Tabellen 25 en 26. Niet alle proefvlakken zijn weergegeven, noch alle soorten per proefvlak. Het totale resultaat was nogal verrassend. Bijna alle soorten gedroegen zich verschillend en ook een soort gedroeg zich niet steeds gelijk. Door extra strooisel (s^+) gingen bij voorbeeld ruig haarmos (*Polytrichum piliferum*) en schapegras (*Festuca ovina*) in Zm sterk achteruit, maar ze kiemden nergens waar in Zn de strooiselval werd tegengehouden. En andere soorten werden door strooiseltoevoeging niet (gaffeltandmos, *Dicranum scoparium*) of zelfs positief (rendiermos, *Cladonia portentosa*) beïnvloed.

Ten aanzien van verminderde strooiselval (s^-) in Zn zien we (vak 15a) een tegengesteld gedrag tussen schapezuring (*Rumex acetosella*) en zandstruisgras (*Agrostis vinealis*).

Verminderde neerslag (r^-) leidde in Zm tot achteruitgang van vele soorten, maar niet van *Cladonia portentosa* en *Agrostis vinealis*. Op Zn-plekjes die begoten werden, kiemde soms zandstruisgras, maar schapezuring vertoonde op twee plaatsen (5 en 15) een volkomen tegengesteld gedrag.

Ook bij de vergelijking van dm en dn deden zich ingewikkelde situaties voor. Maar was het in Zm en Zn vooral de variatie in neerslag die een tamelijk eenduidige reactie te zien gaf, hier was het vooral de variatie in strooiselval. Waarschijnlijk komt dit omdat in Zn de regenval de beperkende factor is (hier het laagst), in dn de overmaat aan strooiselval (hier het hoogst). Typerend is bij voorbeeld dat gaffeltandmos in Zm wel sterk achteruitgaat bij regenvermindering en niet bij extra strooisel, terwijl dit mos zich in dm juist andersom gedraagt.

Meer regen in dn leidde tot vestiging van kantmos (*Lophocolea bidentata*), bronsmos (*Pleurozium schreberi*), glanzend platmos (*Plagiothecium denticulatum*) en muur (*Stellaria media*), minder regen in dm tot achteruitgang van enkele soorten,

Tabel 25. Microklimaatexperimenten in jeneverbesstruwelen. De invloed van neerslag op het bedekkingspercentage van de plantesoorten. Extra regen is weergegeven met r⁺, minder regen met r⁻. De oppervlakte van de PQ's was 700 cm².

Type experiment	Proefnummer	Soort	Meettijdstip				
			maart '73	juli '73	februari '74	augustus '74	maart '75
Zm r ⁻	13a	<i>Polytrichum piliferum</i>	95	75	40	20	10
		<i>Agrostis vinealis</i>	5	3	1	10	10
	6a	<i>Cladonia portentosa</i>	2	5	5	8	10
		<i>Cladonia arbuscula</i>	6	4	2	.r	.r
		<i>Agrostis vinealis</i>	15	3	.+	.r	.r
		<i>Corynephorus canescens</i>	8	20	3	1	.r
		<i>Rumex acetosella</i>	4	.+	.+	—	—
	14a	<i>Dicranum scoparium</i>	40	30	25	20	15
		<i>Cladonia portentosa</i>	15	18	15	10	10
		<i>Agrostis vinealis</i>	3	.+	.+	.+	2
		<i>Rumex acetosella</i>	5	3	5	3	3
	9a	<i>Dicranum scoparium</i>	85	55	35	25	20°
		<i>Polytrichum piliferum</i>	8	4	2	.+	.r
		<i>Cladonia arbuscula</i>	.+	.r	—	—	—
		<i>Rumex acetosella</i>	—	—	4	10	2
Zn r ⁺	8, 12	—	—	—	—	—	
		5	<i>Agrostis vinealis</i>	—	—	.r	.r
		<i>Rumex acetosella</i>	—	.r	20	55	70
	15	<i>Agrostis vinealis</i>	1	1	5	30	35
		<i>Rumex acetosella</i>	30	30	.+	.r	.r
dm r ⁻	4a	<i>Polytrichum formosum</i>	70	50	70	30	
		<i>Pleurozium schreberi</i>	10	2	2	2	
	10a	<i>Dicranum scoparium</i>	35	30	40	20	20
		<i>Hypnum jutlandicum</i>	25	30	10	7	15
		<i>Pleurozium schreberi</i>	15	12	20	35	20
		<i>Lophocolea bidentata</i>	10	6	3	3	12
		<i>Pohlia nutans</i>	—	.2m	.1	.1	2
		<i>Dicranoweisia cirrhata</i>	—	.1	—	2	5
	16a	<i>Brachythecium rutabulum</i>	40	60	70	75	90
		<i>Pseudoscleropodium purum</i>	15	—	2	2	2
		<i>Lophocolea bidentata</i>	—	—	1	—	5
		<i>Deschampsia flexuosa</i>	4	10	6	20	10
		<i>Agrostis tenuis</i>	2	.+	.+	2	2
	18a	<i>Hylocomium splendens</i>	30	10	8	10	20
		<i>Pseudoscleropodium purum</i>	30	25	20	12	35
		<i>Lophocolea bidentata</i>	20	10	1	2	10

Tabel 25. (Vervolg)

Type experiment	Proef-nummer	Soort	Meettijdstip				
			maart '73	juli '73	februari '74	augustus '74	maart '75
		<i>Deschampsia flexuosa</i>	20	15	15	25	15
		<i>Dryopteris carthusiana</i>	—	2	2	4	8
		<i>Pleurozium schreberi</i>	—	2	5	15	8
dn r ⁺	7, 19		—	—	—	—	—
	2	<i>Pleurozium schreberi</i>	—	1	10	2	2
		<i>Lophocolea bidentata</i>	—	. +	—	. r	—
	11	<i>Plagiothecium denticulatum</i>	—	2	. +	2	2
	17	<i>Lophocolea bidentata</i>	—	. r	—	. 1	8

Tabel 26. Microklimaatexperimenten in jeneverbesstruwelen. De invloed van strooisel op het bedekkingspercentage van de plantesoorten. Extra strooisel is weergegeven met s⁺, geen strooisel met s⁻. De oppervlakte van de PQ's was 400 cm².

Type experiment	Proef-nummer	Soort	Meettijdstip				
			maart '73	juli '73	februari '74	augustus '74	maart '75
Zm s ⁺	13	<i>Polytrichum piliferum</i>	85	75	70	30	20
		<i>Dicranum scoparium</i>	5	3	8	4	5
		<i>Agrostis vinealis</i>	. 1	2	2	5	5
	6	<i>Cladonia portentosa</i>	8	10	10	15	25
		<i>Cladonia arbuscula</i>	12	5	2	—	. +
		<i>Cladonia gracilis</i>	—	—	. 2m	. 2m	3
		<i>Festuca ovina</i>	20	10	1	2	2
		<i>Rumex acetosella</i>	6	2	4	. r	. r
		<i>Corynephorus canescens</i>	2	2	1	2	2
		<i>Agrostis vinealis</i>	4	15	15	5	5
		<i>Spergula morisonii</i>	—	. +	6	—	10
	14	<i>Dicranum scoparium</i>	65	80	80	80	90
		<i>Cladonia portentosa</i>	15	15	15	15	15
		<i>Cornicularia aculeata</i>	3	3	1	3	. 1
		<i>Agrostis vinealis</i>	10	6	10	2	2
		<i>Rumex acetosella</i>	2	4	10	—	4
	9	<i>Dicranum scoparium</i>	60	40	65	50	80
		<i>Polytrichum piliferum</i>	. 1	2	1	. 1	. 1
		<i>Rumex acetosella</i>	—	2	6	12	8
		<i>Rumex acetosella</i> , aantal exemplaren	—	2	10	13	22

Tabel 26. (Vervolg)

Type experiment	Proefnummer	Soort	Meettijdstip				
			maart '73	juli '73	februari '74	augustus '74	maart '75
Zn s ⁻	5a, 8a en 12a		—	—	—	—	—
	15a	<i>Cladonia portentosa</i>	.r	.+	.+	.+	.+
		<i>Agrostis vinealis</i>	5	8	3	15	25
		<i>Rumex acetosella</i>	15	3	.r	10	.+
dm s ⁺	4	<i>Polytrichum formosum</i>	50	70	40	8	
		<i>Pleurozium schreberi</i>	25	2	5	6	
		<i>Lophocolea bidentata</i>	3	.+	—	.1	
	10	<i>Dicranum scoparium</i>	25	20	20	12	10
		<i>Hypnum jutlandicum</i>	40	35	40	25	15
		<i>Pleurozium schreberi</i>	15	15	6	10	7
		<i>Lophocolea bidentata</i>	8	—	.r	.r	—
		<i>Pohlia nutans</i>	2	1	2	—	1
		<i>Ptilidium ciliare</i>	1	4	.1	.1	3
	16	<i>Brachythecium rutabulum</i>	35	25	5	10	15
		<i>Pseudoscleropodium purum</i>	25	15	4	3	6
		<i>Lophocolea bidentata</i>	.+	—	.+	.+	5
		<i>Pleurozium schreberi</i>	—	—	2	.1	10
		<i>Deschampsia flexuosa</i>	10	7	1	5	10
		<i>Agrostis tenuis</i>	2	7	2	3	5
	18	<i>Dicranum scoparium</i>	20	20	5	3	8
		<i>Pseudoscleropodium purum</i>	20	15	12	1	10
		<i>Lophocolea bidentata</i>	15	8	.+	.+	.+
		<i>Hypnum jutlandicum</i>	10	.+	—	—	—
		<i>Hylocomium splendens</i>	5	4	1	1	2
		<i>Deschampsia flexuosa</i>	10	40	6	10	5
dn s ⁻	2a, 7a en 19a		—	—	—	—	—
	3a	<i>Hypnum jutlandicum</i>	—	.+	3	6	25
		<i>Lophocolea bidentata</i>	—	.+	2	6	15
		<i>Dicranum scoparium</i>	—	.+	.+	.+	2
		<i>Pleurozium schreberi</i>	—	.r	.+	.+	2
	11a	<i>Lophocolea bidentata</i>	—	.1	3	10	25
		<i>Hypnum jutlandicum</i>	—	.r	.r	.r	.r
		<i>Pohlia nutans</i>	—	—	.r	—	.+
		<i>Campylopus flexuosus</i>	—	—	—	.r	4
	17a	<i>Lophocolea bidentata</i>	—	—	.1	.2m	35
		<i>Pohlia nutans</i>	—	—	—	—	.+

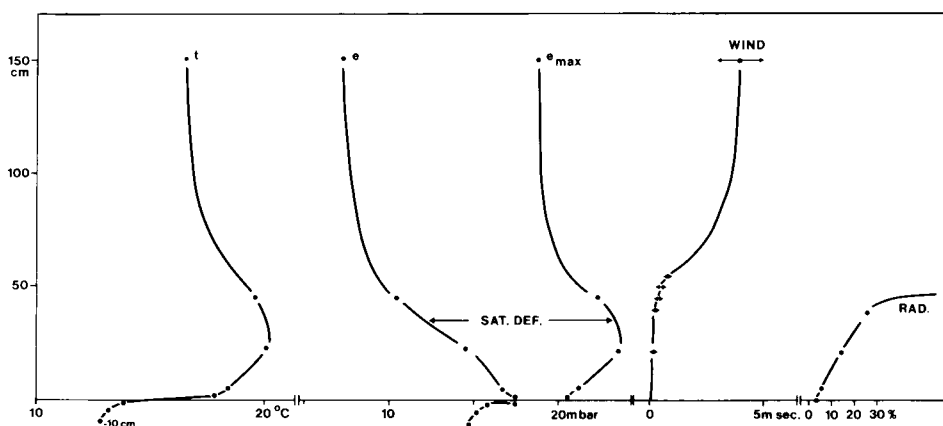
zoals heideklauwtjesmos (*Hypnum jutlandicum*), rimpelmos (*Atrichum undulatum*) en fraai haarmos (*Polytrichum formosum*), maar ook tot uitbreiding, bij voorbeeld van het sikkelsterretje (*Dicranoweisia cirrhata*), peermos (*Pohlia nutans*) en dikkopmos (*Brachythecium rutabulum*). Merkwaardig was dat in dm kantmos (*Lophocolea bidentata*), groot laddermos (*Pseudoscleropodium purum*) en bronsmos (*Pleurozium schreberi*) in sommige proefvlakken met minder regen afnamen, in andere toenamen, in weer andere constant bleven.

Meer strooisel in dm had echter op de meeste soorten een negatieve invloed en minder strooisel in dn had een zeer positieve invloed. De meeste soorten in dn ontbreken dus vanwege het vele strooisel, enkele vanwege de droogte (geringe neerslag) en sommige vanwege beide factoren. En dan zijn er ten slotte de onverklaarde gevallen, waarbij soorten zowel bij strooiseltoediening als bij regeninterceptie toenamen. Deze toename is mogelijk te danken aan verminderde concurrentie, omdat andere planten wellicht nog sterker leden onder de ongunstige ingrepen.

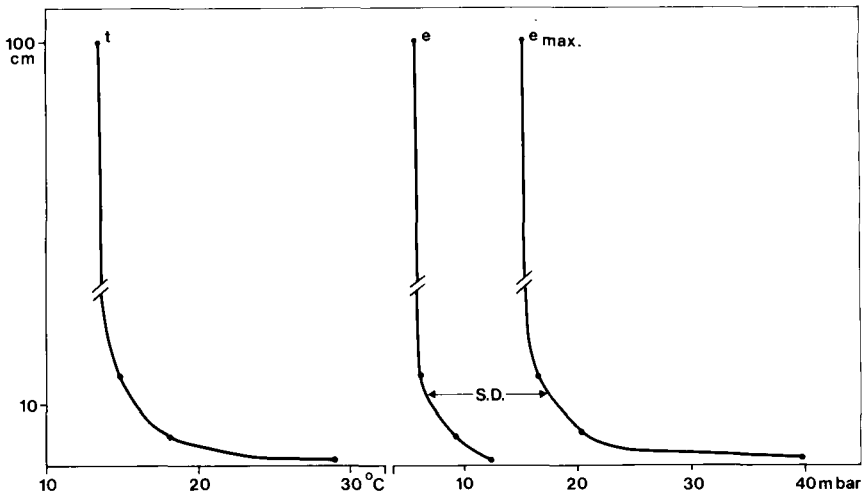
2.7 Het microklimaat in grasland

2.7.1 Microklimatologische graslandtypen

Grasland is een vegetatietype dat grote oppervlakten bedekt, hetzij als natuurlijke hetzij als antropogene vegetatie. Binnen deze groep vegetaties bestaan grote verschillen in structuur, hoogte en dichtheid en dus in de wijze waarop de invallende straling verwerkt wordt (Figuren 41 en 42). In het eerste geval gaat het om een dicht welig grasland met *Phleum pratense* van ca. 40 cm hoog. Van de zonnestraling bereikt slechts ongeveer 3% de bodem en bijna 80% wordt al in de bovenste 10 cm van de vegetatie geabsorbeerd. In het tweede geval betreft het een droog grasland met *Holcus lanatus* en *Anthoxanthum odoratum* met een hoogte van slechts 19 cm. Van de zonnestraling bereikt 42% de bodem. Bij het hogere dichte grasland ligt de hoogste temperatuur hal-



Figuur 41. Profielen van temperatuur, dampspanning, wind en straling in hoog dicht grasland, 13 mei 1980. Globale straling 836 W/m^2 .

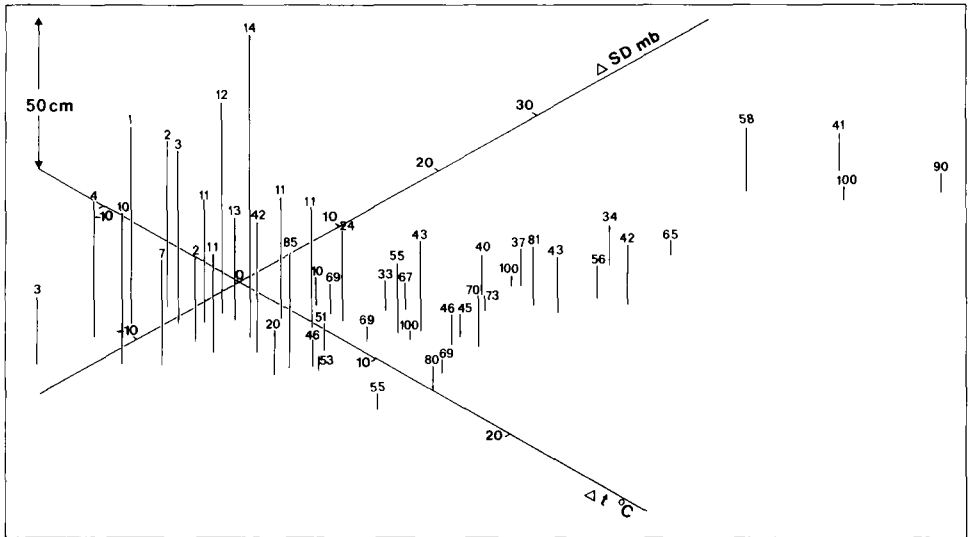


Figuur 42. Temperatuur- en dampspanningsprofielen in laag open grasland, 22 mei 1980. Globale straling 838 W/m^2 .

verwege de vegetatie, bij het lage open grasland onderin. De dampspanning is in beide gevallen het hoogst vlak boven de bodem, maar het verzadigingsdeficit is bij het hoge dichte grasland sterk verlaagd, bij het droge grasland juist sterk verhoogd, omdat hier door de hoge temperatuur de maximale dampspanning veel sterker toeneemt dan de werkelijke dampspanning.

Wanneer men snel veel graslanden wil karakteriseren, dan lijken de temperatuur en het verzadigingsdeficit vlak bij de grond de beste mogelijkheden te bieden. Hier zijn de verschillen tussen de vegetaties het grootst. We gingen hierbij uit van metingen op 1 cm hoogte met een miniatuurpsychrometer (zie 4.2.3). Uiteraard is door mos of strooisel een hoogte van 1 cm niet al te precies gedefinieerd. Ter wille van een overzicht is in Figuur 43 voor allerlei soorten grasland aangegeven hoe de temperatuur en het verzadigingsdeficit op 1 cm hoogte afwijken van de waarden op 1 m hoogte. Het gaat hier steeds om metingen rond het middaguur met zonnig weer en een stralingsintensiteit tussen 600 en 900 W/m^2 . De metingen werden steeds meer dan een etmaal na de laatste regenbui gedaan en niet na een periode van extreme droogte.

In eerste instantie is het diagram in vier sectoren te verdelen: koel-droog, koel-vochtig, warm-droog en warm-vochtig. Koel (warm) betekent dan dat de temperatuur in de vegetatie lager (hoger) is dan daarbuiten: Δt is negatief (positief). Vochtig betekent dat het verzadigingsdeficit in de vegetatie lager is dan daar buiten: ΔSD is negatief. De combinatie koel-droog komt niet voor, dan zou immers in de vegetatie de dampspanning lager moeten zijn dan in de lucht boven de vegetatie en dat komt bij een sterk positieve stralingsbalans niet voor. Anders gezegd: aangezien het gras en de bodem waterdamp afgeven, is in de vegetatie de dampspanning hoger dan daarbuiten en kan het verzadigingsdeficit alleen maar hoger zijn als ook de temperatuur hoger is dan daarbuiten.



Figuur 43. Waarden van ΔSD (in mbar) en Δt (in $^{\circ}C$) zoals deze gemeten werden in grasland. De basis van de verticale lijn geeft de gemeten waarden aan, de lengte, de hoogte van de vegetatie en het cijfer aan de bovenzijde de transmissie van het zonlicht.

De combinaties van Δt en ΔSD liggen in een vrij smal, langgerekt gebied, met andere woorden deze grootheden zijn vrij sterk gecorreleerd, zelfs bij het tamelijk heterogene materiaal waar we hier van uitgingen. Er is ook een duidelijk verband met de dichtheid en de hoogte van de vegetatie. In de eerste plaats is er gesloten hoog grasland. Hier is het verzadigingsdeficit steeds klein. De temperatuur kan iets beneden de luchttemperatuur liggen, maar alleen in grasland met een transmissie voor zonlicht van minder dan 3%. Dit grasland is gewoonlijk sterk bemest. In de iets minder intensief bemeste hooilanden met een hogere transmissie ligt de temperatuur altijd enige graden boven de luchttemperatuur.

Zoals te verwachten was, liggen de schrale droge graslanden in de sector warm-droog. Hier is de dampspanning wel steeds hoger dan in de vrije lucht maar het effect van de verhoogde temperatuur overheerst. Het gaat hier om grasland met soorten als *Festuca ovina*, *F. rubra*, *Anthoxantum odoratum*, *Luzula campestris*, e.a. (vegetatiekundig: *Lolio-Cynosuretum luzuletosum campestris*), maar veel belangrijker dan de soortensamenstelling is de hoogte en de dichtheid. Het zijn lage en vrij open vegetaties waarvan de oppervlakte van de bodem droog is, ook al hebben de bovenste centimeters van de bodem vaak een hoog watergehalte. De hoogste waarden van ΔSD worden gemeten op de echte droge zandgronden met een gering humusgehalte en een lage watercapaciteit (*Corynephorretalia*, *Festuco-Sedetalia*). Hier bereikt ΔSD waarden tot ruim 40 mbar en Δt ruim $20^{\circ}C$. De droge graslanden zijn kort na regen warm-vochtig, maar doorgaans na niet meer dan een etmaal met warm zonnig weer al weer warm-droog. Bij droog grasland op venige bodem kan het wat langer duren. Onder deze omstandigheden bereikte Δt $13^{\circ}C$ bij $\Delta SD = -4,7$ mbar.

De schrale natte hooilanden liggen, zolang de oppervlakte vochtig is, in de sector warm-vochtig. De temperaturen liggen hier hoger ($\Delta t = 5 - 8^\circ\text{C}$) dan in het gesloten grasland, zoals ook te verwachten was door de meer open structuur. Het verzadigingsdeficit is gereduceerd maar niet zo sterk als in het gesloten grasland (met ΔSD van $-3,6$ tot $-4,7$ mbar). Het betreft hier metingen in juni, de hoogte is dan 40 cm en de transmissie 42 – 88%. Pas later in de zomer sluit het gewas zich en is dan vergelijkbaar met het gesloten grasland.

Het is opmerkelijk dat zolang de structuur open is, het schrale natte grasland qua microklimaat vaak in het gebied van het droge grasland ligt. Dit is het geval zodra de moslaag (*Hypnum cupressiforme* of *Sphagnum*) aan de oppervlakte uitdroogt. Temperatuur en vochtigheid vlak boven de oppervlakte worden dus veel meer door de vegetatiestructuur en de toestand van de oppervlakte dan door de watervoorraad in de bodem bepaald.

De metingen van Figuur 43 werden, wat het verzadigingsdeficit van de vrije lucht betreft, onder sterk uiteenlopende omstandigheden gedaan. Ze laten wel zien hoe sterk het verzadigingsdeficit in de vegetatie was verlaagd of verhoogd maar niet hoe groot de werkelijke waarde daarvan was. De absolute waarde van SD in de vrije lucht bepaalt natuurlijk ook de mogelijke waarde van ΔSD in de vegetatie.

Figuur 44 geeft wat dit betreft meer informatie. Omdat het hier om gelijktijdig uitgevoerde metingen gaat, kon ook de werkelijke waarde van het verzadigingsdeficit (SD) en de verhoging van de dampspanning in de vegetatie ten opzichte van de vrije lucht (Δe) worden aangegeven. Verder is de hoogte van de vegetatie en de transmissie van het zonlicht af te lezen. De oorsprong van de assen Δt en ΔSD geeft de toestand van de lucht boven de vegetatie weer. De temperatuur is daar $18,7^\circ\text{C}$, de dampspanning 7,1 mbar, $e_{\text{max}} = 21,6$ mbar en $\text{SD} = 14,5$ mbar. De gestippelde kromme geeft weer hoe het verzadigingsdeficit van deze lucht zou veranderen als alleen de temperatuur zou veranderen en de dampspanning dezelfde bleef. Wordt bij voorbeeld de lucht met een dampspanning van 7,1 mbar verwarmd tot 33°C dan is $e_{\text{max}} = 50,3$ mbar en $\text{SD} = 43,2$ mbar. De afstand tot de gestippelde kromme geeft de waarde van Δe aan, bij punt (4) bij voorbeeld 12,7 mbar. De ruimte boven deze kromme is leeg: de dampspanning bij de grond kan bij een sterk positieve stralingsbalans niet lager zijn dan op 1 m hoogte. De dunne verticale zuilen geven de situatie weer in verschillende soorten grasland na een droge periode van een week.

In dicht hoog grasland (1) op natte bodem, enige dm boven het grondwater, is het verzadigingsdeficit slechts 1,2 mbar, de dampspanning is 11,1 mbar hoger dan in de vrije lucht. De twee metingen in nat schraal grasland geven een heel ander resultaat. Hier is de waarde van Δt 9,2 resp. $12,3^\circ\text{C}$ en het verzadigingsdeficit is 17,8 resp. 27,1 mbar. Het is het grote temperatuurverschil dat verantwoordelijk is voor deze enorme verschillen in verzadigingsdeficit met het gesloten grasland: de waarden van Δe en dus van de dampspanning verschillen niet zo veel.

Het koele vochtige grasland (1) ligt naast het natte schraalland, het is daaruit door zware bemesting en intensief gebruik ontstaan. Op beide percelen ligt het grondwater enige dm beneden het maaiveld en is de bodem vrijwel met water verzadigd. Het open schraalland heeft een moslaag die na een week zonder regen uitgedroogd is. Bij het dichte grasland is het de oppervlakte van het gewas die veel verdampt. Dit water wordt in de wortelzone aan de bodem onttrokken en de bodemoppervlakte is tegen verdam-

ping beschermd.

Onbemest hooiland (2) op een matig vochtige zavelbodem (25 vol.% water) ligt zowel wat hoogte en dichtheid als wat temperatuur en vochtigheid betreft tussen het schrale (3) en het bemeste natte grasland in.

Warmer en droger dan het schraalland is een lage begroeiing van *Festuca ovina* (4) op zandgrond, die nog duidelijk onder invloed van het capillaire water staat (40 vol.%). Nog warmer en droger is het echte droge grasland (5) op droge zandbodem (7 vol.%).

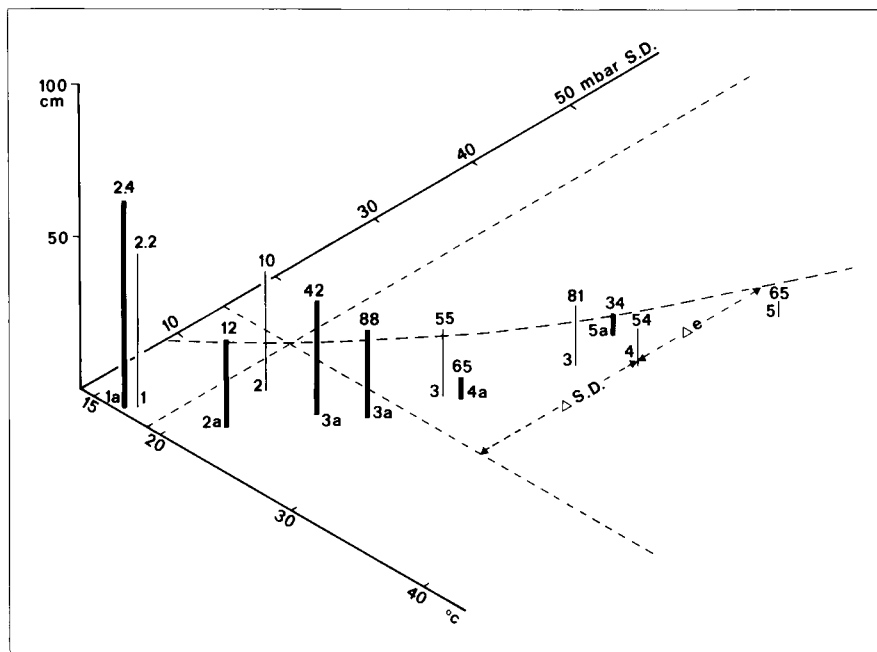
De metingen laten nog eens zien hoe het microklimaat, veel meer dan door het watergehalte van de bodem, door de hoogte, dichtheid en structuur van de vegetatie wordt bepaald. Ter vergelijking zijn (als dikke zuilen) metingen opgenomen die 36 uur na de laatste regenbui gedaan werden, overigens onder omstandigheden die slechts weinig verschillen van die bij de vorige serie metingen zodat we ze in het schema konden inpassen. In het welige grasland (1a) verandert, vergeleken met de droge periode, niet veel. De bodemoppervlakte was immers vochtig en is het nu ook, en in beide gevallen ligt de dampspanning dicht bij het verzadigingspunt. In het minder dichte hooiland (2a) is het verzadigingsdeficit nu geringer. De bodemoppervlakte was bij de eerste metingen vrijwel droog en is nu vochtig. Het natte schraalland (3a) is nu verschoven naar de warm-vochtige sector met temperaturen die ca. 8°C boven de luchttemperatuur liggen. Het verzadigingsdeficit is ongeveer gehalveerd maar nog altijd bijna het tienvoudige van dat in het dichte grasland. Zowel de begroeiing van *Festuca ovina* op vochtige zandgrond (4a) als het droge grasland (5a) drogen na regen snel op. Zij zijn nu minder warm en het verzadigingsdeficit is geringer dan na de droge periode, maar beide bevinden zich al weer in de warm-droge sector.

De metingen in grasland geven een goede algemene indruk welke combinaties van temperatuur en vochtigheid kunnen optreden in een lage vegetatie vlak bij de oppervlakte. Werkelijk zeer geringe waarden van het verzadigingsdeficit treden alleen op in een dichte vegetatie op een vochtige bodem die tot op de bodem goed 'gevuld' is met dicht bijeenstaande bladeren of stengels. Een open vegetatie kan, wanneer de bodem niet direct onder de invloed van capillair water staat, slechts korte tijd een vochtig microklimaat handhaven en we zagen dat zelfs een vrij dunne moslaag hier al een belangrijke barrière kan vormen als hij droog is. De vraag is nu hoe lang een gesloten vegetatie een vochtig microklimaat kan handhaven. Wat dit betreft beschikken we over metingen in grasland na een overwegend droge periode van ruim een maand.

Juli 1982 was zeer droog. Op 3 augustus werden metingen gedaan in gesloten graslanden met een hoogte tussen 25 en 70 cm, op bodems die buiten het bereik van het capillair opstijgende grondwater lagen. Van het zonlicht bereikte tussen 4 en 7% de bodem. Het verzadigingsdeficit was sterk gereduceerd en lag tussen 0,33 en 0,66 van de waarde boven de vegetatie. De laatste was hoog: tot 27 mbar. Een dergelijke dichte vegetatie kan dus, zolang de wortels over opneembaar water beschikken, een redelijk vochtig microklimaat handhaven.

2.7.2 Vegetatiemozaïek en temperatuurmozaïek in grasland

Alleen een zeer homogene vegetatie zoals een cultuurgrasland kan op een eenvoudige manier door profielen van temperatuur, dampspanning, wind en straling volledig ge-

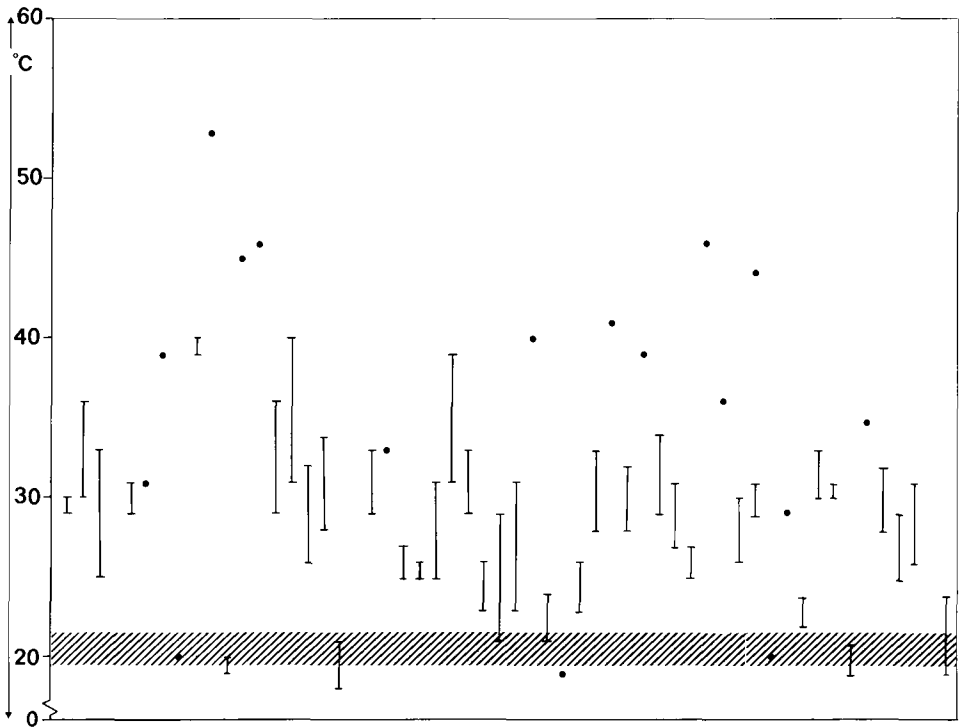


Figuur 44. Temperatuur en verzadigingsdeficit in verschillende typen grasland. Metingen bij ongeveer gelijke waarden van temperatuur en verzadigingsdeficit boven de vegetatie.

karakteriseerd worden. De pollenstructuur van vele typen halfnatuurlijk grasland bij voorbeeld, geeft aanleiding tot expositieverschillen die met sterke temperatuurverschillen tussen noord- en zuidzijde van elke pol gepaard kunnen gaan. Daarnaast zijn er de dode plekken die een wezenlijk bestanddeel vormen van iedere natuurlijke begroeiing. Tijdens de afbraakfase raken deze vaak begroeid met mossen of korstmossen. Het resultaat is steeds het ontstaan van warme en droge plekken. In een homogeen grasland treedt zo na enige jaren 'verwaarlozing' al een sterke diversiteit op.

Om te laten zien hoe groot de horizontale verschillen vaak op zeer korte afstand zijn, zouden we deze het liefst karakteriseren door een enkele gemakkelijk te meten grootte. De eenvoudigste manier is het meten van de effectieve stralingstemperatuur van bodem en vegetatie. Omdat warmte- en waterhuishouding zo sterk gekoppeld zijn, geeft een dergelijke meting ook een indruk van de vochtigheid in de vegetatie. Figuur 45 laat een transect zien door een graslandreservaat in Oostelijk Flevoland waarbij de enige beheersmaatregel bestond in maaien laat in de zomer. De metingen werden gedaan door steeds om de tien passen de oppervlaktetemperatuur van de vegetatie te meten waarbij het instrument een gezichtsveld van ca. 10 cm diameter had. De variatie van de temperatuur binnen een cirkel met een diameter van 1 m wordt door de lengte van de verticale strepen weergegeven. Kleine plekkjes met een sterk afwijkende temperatuur zijn door punten aangegeven.

Bij *Holcus lanatus*, *Phalaris arundinacea* of *Phragmites australis* verschillen de op-

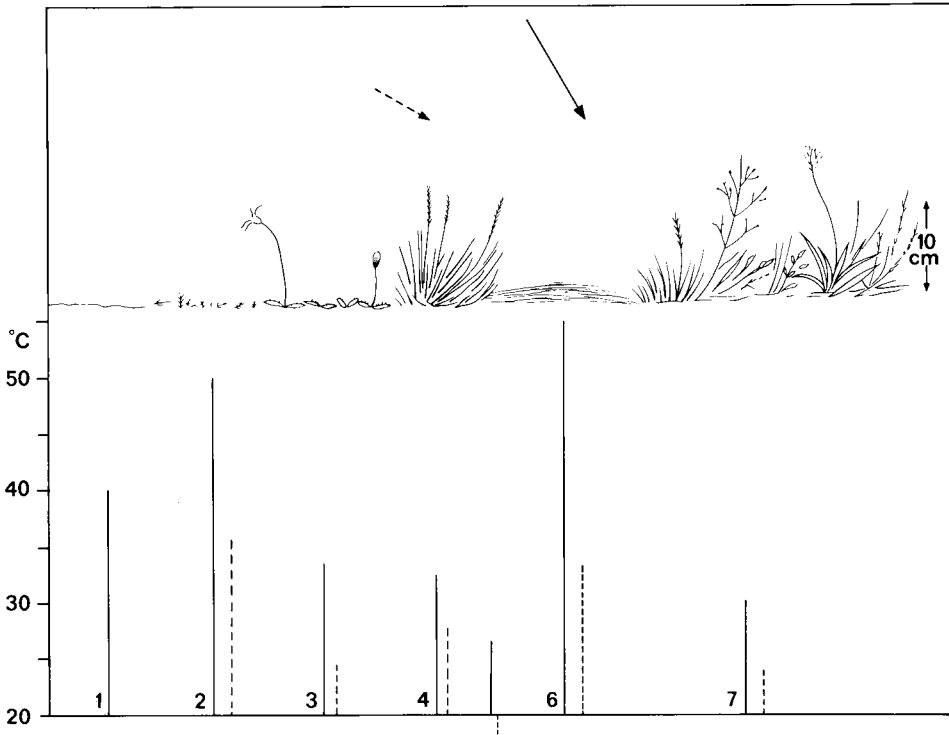


Figuur 45. Oppervlaktetemperaturen en hun spreiding, aangegeven door de lengte van de verticale lijn, op een transect door half-natuurlijk grasland. Gearceerd: de spreiding van de oppervlaktetemperatuur in aangrenzend intensief beheerd cultuurgrasland. Luchttemperatuur 20°C.

pervlaktetemperaturen slechts weinig van de luchttemperatuur: 1–2°C erboven of eronder. *Anthoxantum odoratum* is warmer, tot 10°C boven de luchttemperatuur. Bij *Festuca rubra* kunnen temperaturen tot meer dan 18°C boven de luchttemperatuur optreden. Waar dood gras of mos de bodem bedekt, liggen de temperaturen tot meer dan 30°C boven de luchttemperatuur. Ook bij bedekte hemel kan nog een vrij aanzienlijke temperatuurdifferentiatie blijven bestaan. We vonden bij een homogene Cumulostratus, waarbij de intensiteit van de zonnestraling slechts 315 W/m² was, oppervlaktetemperaturen tussen 14°C en 30°C bij een luchttemperatuur van 15,7°C.

Het is interessant dit verschralend grasland te vergelijken met zwaar bemest produktiegrasland op het aangrenzend perceel. Hier liggen de temperaturen niet meer dan 2°C boven of 1°C onder de luchttemperatuur. Door de cultuurmaatregelen wordt als het ware de vegetatie een geheel andere warmtehuishouding opgedrongen met als gevolg veel lagere temperaturen en een verlies aan diversiteit in het microklimaat.

Meer in detail is in Figuren 46 en 46a de vegetatiestructuur met de bijbehorende waarden van Δt geschetst voor droog grasland in de duinen en voor duinriet (*Calamagrostis epigeios*) in een laagte. Van links naar rechts (boven) zien we hoe Δt bij een kaal plekje zand 20°C bereikt en bij droog mos (*Polytrichum piliferum*) zelfs ruim 30°C.



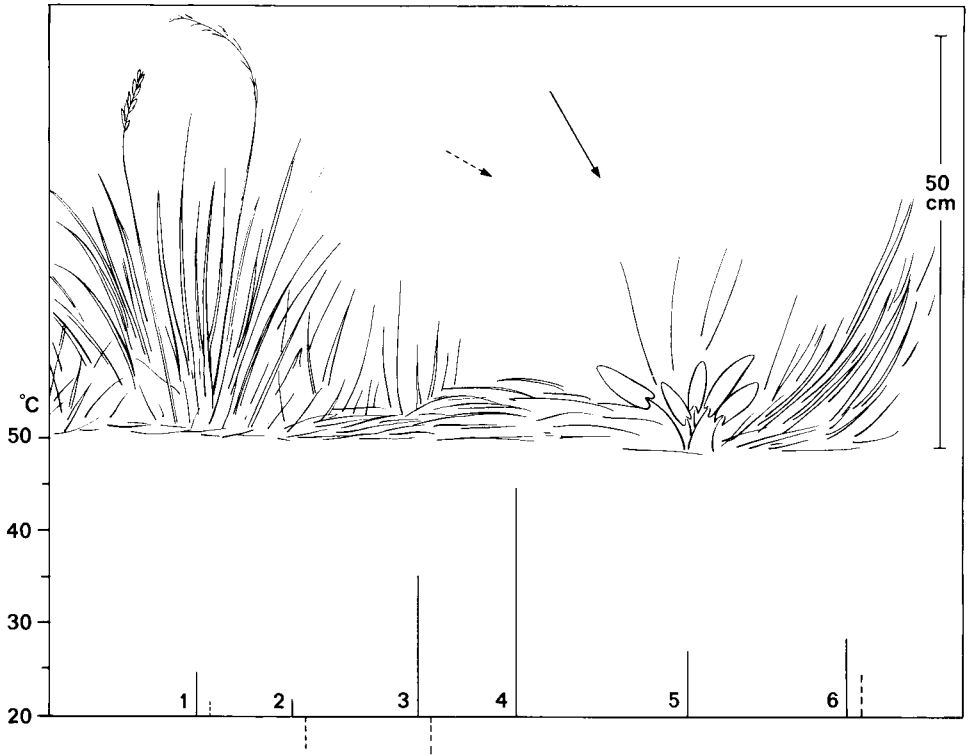
Figuur 46. Oppervlaktetemperaturen van droog duingrasland. De basislijn geeft de luchttemperatuur aan, de pijlen de stand van de zon en de intensiteit van de straling. Getrokken lijn: metingen bij hoge zonnestand, globale straling: 839 W/m^2 . Gebroken lijn: metingen bij lage zonnestand, globale straling: 419 W/m^2 . Naar Stoutjesdijk (1966).

Een plekje muizenootje (*Hieracium pilosella*) heeft een Δt van 15°C , evenals een polschapengras (*Festuca ovina*). Een plek halfverteerde grasresten heeft een temperatuur van 55°C en het reukgras daarnaast (*Anthoxantum odoratum*) nog geen 30°C . Een weelderige pol duinriet is slechts 4°C warmer dan de lucht. Het dode gras (4, onder) is door zijn lossere structuur niet zo warm als het compacte dode materiaal (6, boven). Bij een lagere zonnestand en stralingsintensiteit (september) blijven de verschillen duidelijk, ook zijn er nu in de schaduw van hoge graspollen duidelijke open-schaduw-effecten (zie 2.8.2).

2.8 Horizontale diversiteit van het microklimaat

2.8.1 Inleiding

We schonken tot nu toe vooral aandacht aan de verticale verschillen in het microklimaat. Horizontale verschillen kwamen ter sprake in 1.5.3 en 1.12-1.16. Micropatronen in het microklimaat binnen een vegetatietype kwamen ter sprake bij bossen (2.4.3 en



Figuur 46a. Als figuur 46 maar voor een hoge Calamagrostis-vegetatie. Naar Stoutjesdijk (1966).

2.4.4), bij graslanden (2.7) en heel in het bijzonder bij de jeneverbesstruwelen (2.6).

Verschillen op korte afstand in vegetatiestructuur en daarmee in microklimaat komen vooral in natuurlijke en halfnatuurlijke vegetaties voor. Men zou kunnen zeggen: de horizontale variatie is een van de belangrijkste verschillen tussen een natuurlijke vegetatie en een gekweekt gewas.

Een belangrijk aspect van de horizontale variatie waar wij tot nu toe weinig aandacht aan hebben besteed, is het effect van scherpe grenzen op plaatsen waar hoge aan lage vegetatie grenst. We zullen dit hieronder uitvoeriger bespreken.

2.8.2 De open schaduw, noordranden

'The cypresses cast a good shadow, cold as well water.'

G. Durrell 'My family and other animals'

Binnen de slagschaduw van een obstakel, zoals een heg of een rotspartij, bestaat er wat de stralingsbalans betreft een merkwaardige situatie. Aan de voet van een op het

Tabel 27. Energiebalans (W/m^2) in de open schaduw op 3 september 1980 om 12.00 h bij onbewolkt weer. De straling van 400-700 nm was 10,3% van die in open terrein. Oppervlaktetemperatuur $12,1^\circ\text{C}$, luchttemperatuur $17,6^\circ\text{C}$, natte-boltemperatuur $13,0^\circ\text{C}$.

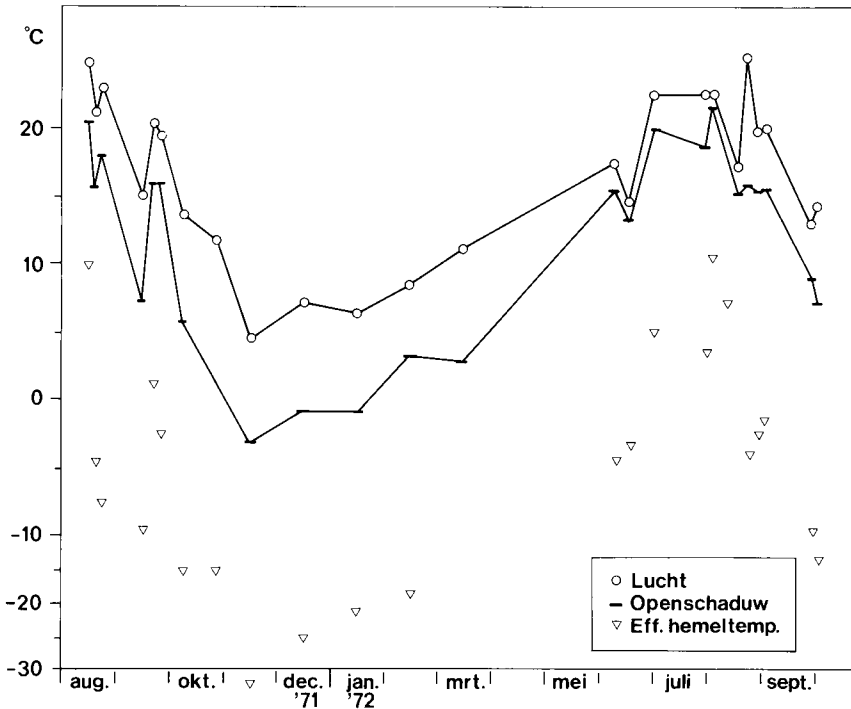
In		Uit	
Diffuse zonnestraling	62,9	Gereflecteerde zonnestraling	8,9
Warmtestraling van atmosfeer en omgeving	322,3	Warmtestraling oppervlak	374,6
		Verdamping minus warmte-opname uit de lucht	1,7
		Warmtestroom naar de bodem	0
Totaal	385,5		385,5

noorden gerichte ondoorlatende wand wordt rond het middaguur slechts diffuse zonnestraling, afkomstig van de noordelijke hemel, ontvangen. Deze levert bij een heldere atmosfeer slechts ongeveer een kwart van de totale diffuse zonnestraling en de laatste is vaak niet meer dan 20% van de globale straling (Tabel 1). De netto-uitstraling in de lange golflengten kan daardoor ongeveer even groot zijn als de ontvangen kortgolvlige straling, dat wil zeggen: het saldo op de stralingsbalans is ongeveer nul of zelfs zwak negatief.

Op enige afstand van de wand, maar nog binnen de slagschaduw, wordt wat meer diffuse zonnestraling ontvangen, maar minder warmtestraling: er is meer vrije hemel, maar minder straling van de wand, die warmer is dan de hemel. Bij een bosrand of heg wordt uiteraard ook nog door het bladerdak gefilterd zonlicht ontvangen.

Een concreet voorbeeld geeft Tabel 27. De nettostraling is hier praktisch nul, terwijl toch in de korte golflengten $62,9 \text{ W}/\text{m}^2$ wordt ontvangen. De warmtestroom in of uit de bodem is geringer dan de aanspreekgevoeligheid van het instrument ($2,5 \text{ W}/\text{m}^2$). Het natte oppervlak gebruikt voor verdamping warmte, die, gezien het feit dat door straling vrijwel geen energie wordt aangevoerd, aan de lucht wordt onttrokken. Het is dus te begrijpen dat de temperatuur dicht bij de natte-boltemperatuur ligt. De metingen zijn niet zo nauwkeurig dat het zin heeft te trachten dit kleine verschil te verklaren. De nettostraling kan ook midden op de dag zwak negatief zijn (Stoutjesdijk, 1974, 1977). De bodemoppervlakte is zelfs bij sterke globale straling kouder dan de lucht, in tegenstelling tot de meeste andere milieu's.

Een interessante situatie doet zich voor, als er overdag bij zonnig weer wolken overdrijven. Terwijl dan in het open veld en aan de zuidrand van een muur, heg of bos de temperatuur van bodem (en lucht) daalt, stijgt deze aan de noordzijde: de diffuse straling neemt namelijk toe en ook de atmosferische warmtestraling wolken hebben immers een veel hogere temperatuur dan de vrije hemelkoepel. De stralingsbalans in de open schaduw kan dan van negatief in positief omslaan. Hieruit volgt dat het typische open-schaduwklimaat in klimaten met veel bewolking, zoals in West-Schotland, de Faeröer en West-Noorwegen, zelden optreedt, en het meest geprononceerd is in het hooggebergte in continentale gebieden. Metingen uit Nederland laten zien hoe het open-schaduw effect het gehele jaar kan optreden (Figuur 47). Bij deze metingen, die alle omstreeks het midden van de dag werden uitgevoerd, was steeds dauw aanwezig.



Figuur 47. Oppervlaktetemperaturen in de open schaduw vergeleken met de luchttemperatuur op 1,50 m en de effectieve stralingstemperatuur van de hemel. Naar Stoutjesdijk (1974).

De temperatuurverschillen met de luchttemperatuur kunnen tot 10°C bedragen. Men is geneigd deze effecten met de situatie in het open veld in een heldere nacht te vergelijken, waar temperatuurverschillen van dezelfde grootte optreden, terwijl het nettoverlies aan straling veel groter is. Een belangrijk verschil is dat daar 's nachts veel energie geleverd wordt door de sterke dauwvorming, terwijl overdag juist energie aan het oppervlak onttrokken wordt door de verdamping. Bij de vergelijking gaat het dus niet alleen om de stralingsbalans, maar om de totale energiebalans.

In de open-schaduwsituatie is 's nachts de nettostraling sterk negatief. Zelfs wanneer overdag de nettostraling zwak positief is, is er over het etmaal gezien bij heldere hemel een duidelijk negatieve stralingsbalans. Men zou ook kunnen zeggen: naast de bijzondere stralingshuishouding overdag draagt het 's nachts opgebouwde koudere-reservoir er sterk toe bij om overdag een koel en vochtig microklimaat te handhaven. Een constant (zomer en winter) negatieve stralingsbalans zou theoretisch moeten leiden tot een temperatuurdaling tot die van de hemelkoepel. Dat dit niet gebeurt, komt doordat:

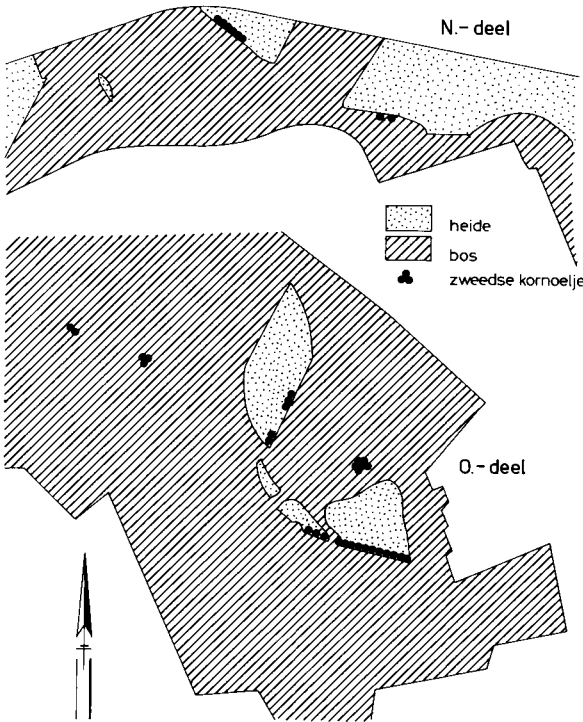
- de warmtestroom uit de bodem toeneemt
- bewolking en regen zorgen voor warmteaanvoer
- bij grote temperatuurverschillen met de omgeving convectieve warmteuitwisseling plaats vindt

– de wind een steeds belangrijkere nivellerende factor wordt.

Meer dan in de lage temperaturen ligt de biologische betekenis van de open schaduw waarschijnlijk in de hardnekkigheid waarmee dauw en rijp blijven liggen. Vooral in lange perioden van droogte in de nazomer en de herfst met heldere hemel en zwakke wind is het opmerkelijk hoe in bossen en onder struikgewas de mos- en strooisellaag volledig uitdrogen in sterk contrast met de open schaduw.

Zoals te verwachten was, is deze situatie voor veel mossen een optimaal milieu en sommige soorten schijnen een vrijwel exclusieve voorkeur voor deze situatie te hebben. In Nederland is o.a. etagemos (*Hylocomium splendens*) vrij typisch voor open schaduw. Volgens Vogelpoel (m.m.) zijn de fructificaties van gaffeltandmos (*Dicranum scoparium*) voor 90% gebonden aan deze biotoop (noordhellingen). In droge periodes in de herfst worden vruchtlichamen van paddestoelen alleen in parklandschappen gevonden, waar de open-schaduw situatie veel voorkomt. In jeneverbesstruwelen vindt men ze dan alleen aan de noordzijde van dichte struiken.

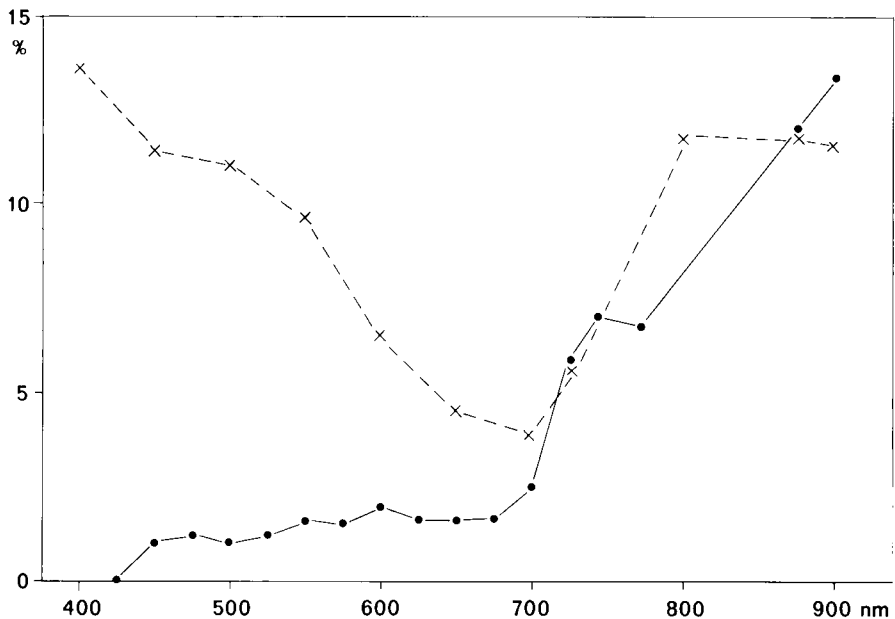
In Nederland is de Zweedse kornoelje (*Cornus suecica*) een zeer fraai voorbeeld van een open-schaduwplant. De grootste en helaas tegenwoordig enige vindplaats in Nederland zijn de Zeijer Strubben bij Vries. Deze plant komt daar vrijwel alleen voor aan noordwest-noord-noordostranden van het bos (zuidranden van met heide be-



Figuur 48. Verspreiding van de Zweedse kornoelje (*Cornus suecica*) in de Zeijer Strubben, gem. Vries (naar E. Stapelveld, ongepubliceerd).

groeide open plekken), massaal alleen in een smalle strook vanaf de bosrand tot waar het bos bij de hoogste zonnestand (juni) schaduw werpt op de open plek (Figuur 48, naar Stapelveld, 1956).

De noordzijde ontvangt niet alleen minder licht en vooral stralingswarmte, maar ook andersoortig licht: doordat kortgolvig licht sterker verstrooid wordt dan langgolvig, is bij heldere hemel het licht er ook meer blauw van kleur. Seybold (1936) sprak in deze situaties van 'Blauschatten'. Aan schilders en andere goede waarnemers was dit allang bekend. Dat diffuus hemellicht blauw is, is goed te zien aan schaduwen op een sneeuwdek bij helder weer. Bij een bosrand, zal er ook door dit bos gefilterd, groen-infrarood licht de noordzijde bereiken. Men kan dan van een blauwgroene schaduw spreken. Het fraaiste voorbeeld van een Blauschattenplant is *Letharia vulpina*, een knalgeel struikvormig korstmoss dat alleen op dennen (*Pinus sylvestris* en *P. cembra*) en lariks (*Larix europaea*) voorkomt in de droogste en zonnigste berggebieden: in Scandinavië alleen in Oost-Noorwegen, in de Alpen alleen in de Centrale Alpen (Wallis, Engadin, Aostadal) en daar alleen tussen 1700 en 2300 m, vooral op noordhellingen en wel op de noordzijde van bomen in lichte bossen of grenzend aan open plekken en dan alleen boven het winterse sneeuwniveau. De soort ontvangt dus geen direct zonlicht en altijd veel diffuus licht, dat hier zeer rijk is aan blauw en ultraviolet (weinig bewolking, grote hoogte, droge, niet stoffige atmosfeer). De stralingsbalans zal hier sterk negatief zijn en de temperatuur zeer laag. Merkwaardig is dat het genoemde licheen de complementaire kleur van het overheersende licht bezit, terwijl wij in Neder-



Figuur 49. Vergelijking spectrale samenstelling van de straling in open schaduw (onderbroken lijn) en onder meidoornstruweel (doorgetrokken lijn) als percentage van de vrije zonnestraling. Naar Stoutjesdijk (1974).

Tabel 28. Oppervlaktetemperatuur (°C) langs transect door kapvlakte. Metingen midden op de dag bij onbewolkt weer. sn: bodem met sneeuw bedekt.

Datum	Luchttemperatuur	Oppervlaktetemperatuur				
		in bos	open schaduw	in zon	rand buiten	rand binnen
1976-12-10	5,5	0	-3,5	0,5	2	9
1976-12-14	2,0	-2,0	-3,0	2,0	4,5	8,0
1976-12-23	3,7	-1,5	-3,5	-1,0	4,5	5,5
1976-01-10	-5,0	—	-15,0 (sn)	-10,0 (sn)	-8,0	-5,0
1976-01-30	-6,0	-9,0 (sn)	-12,0 (sn)	-9,5	-5,0	-5,0
1977-01-31	2,0	-1,0	-2,0	3,0	7,0	7,0
1976-02-20	14,1	6,5	4,0	13	17	20
1976-02-02	-1,6	-5,7	-11,5 (sn)	-5,5 (sn)	10	10
				3,0		
1976-03-03	6,9	1,5	-1,0	9,3	17	20
1976-03-22	3,2	2,0	0,5	13,0	16,0	25
1976-04-09	15,0	8,0	8,3	34,0	39,5	39,5

land in de open schaduw juist vaak blauwgroene planten aantreffen, zoals hondsdrif, maagdepalm en buidelmos (*Calypogeia*).

Figuur 49 laat zien, hoe de samenstelling van de zonnestraling is op een open-schaduwplek vergeleken met een situatie in open terrein en onder het bladerdak van een meidoornbosje: de samenstelling van de straling is sterk naar het blauw verschoven. Daarnaast was er vrij veel infrarood, ongetwijfeld omdat hier de open schaduw te danken was aan een meidoornbosje waarvan het bladerdak vrij veel infrarood doorliet. Wanneer de open schaduw veroorzaakt wordt door een muur of een rotswand, zal dit infrarood ontbreken. Wat ook opvalt, is het verschil in stralingsintensiteit tussen de open schaduw en het bosje. In het laatste ligt bij licht van 400–700 nm de relatieve intensiteit tussen 0 en 2%, in de open schaduw tussen 4 en 14%, met andere woorden de straling die voor de fotosynthese van belang is, is in de open schaduw ca. zevenmaal zo hoog en bij bewolking neemt ze nog verder toe (zie ook 1.4).

Het open-schaduw effect kan vooral bij wat lagere zonnestand op zeer kleine ruimtelijke schaal optreden overal waar lage plekken in een overigens hogere vegetatie voorkomen. Open plekken tussen graspollen blijven in de herfst zeer lang koel en bedauwd.

In de winter is het open-schaduw effect algemeen en door de lage zonnestanden over grote oppervlakten aanwezig. Hier vinden we dan zeer koude plekken, waarbij temperaturen van 10°C beneden de luchttemperatuur regelmatig optreden (Tabel 28). Bij onbewolkt weer in februari of begin maart kunnen plasjes (opnieuw) bevroren en de gehele dag bevroren blijven, ook al stijgt de luchttemperatuur overdag tot een graad of vijf boven nul. Hetzelfde geldt voor oppervlakkige bodemlagen (zie figuur 1).

2.8.3 Warme zomen, zuidranden

De tegenhanger van de open-schaduwsituatie vinden we aan de zuidzijde van bosranden, heggen en rotswanden of muren. Wat de warmtestraling betreft, is hier een duidelijke winst bij helder weer: de warmtestraling van de noordelijke helft van de koude hemelkoepel wordt vervangen door die van bij voorbeeld het bos, waarvan de temperatuur dicht bij de luchttemperatuur ligt. Dit is in de eerste plaats 's nachts van belang: de minimumtemperaturen zijn dan hoger dan in open terrein.

Wat de straling in de korte golflengten betreft, ligt de zaak gecompliceerder. Het bos onderschept de diffuse zonnestraling van de noordelijke hemel, maar reflecteert enige directe zonnestraling. Dit is doorgaans echter veel minder dan de onderschepte straling. Het effect is dat de totale hoeveelheid ontvangen straling nauwelijks verschilt van het open veld. We beschikken hier niet over uitvoerige metingen, maar aan de zuidrand van een grove-dennenbos werd gevonden dat de globale straling $40,5 \text{ W/m}^2$ geringer was, terwijl de ontvangen warmtestraling 52 W/m^2 meer bedroeg. Dit geldt uiteraard alleen voor de situatie op het midden van de dag. In de zomermaanden is er op onze breedte 's ochtends vroeg en 's avonds laat een verlies aan zonnestraling ten opzichte van het open veld. 's Nachts is er een duidelijke winst op de energiebalans, of beter gezegd, het verlies is geringer. Over het gehele etmaal compenseren de winst aan warmtestraling en het verlies aan zonnestraling elkaar ongeveer. In de winter, wanneer een zuidrand niet 's ochtends en 's avonds in de schaduw ligt en de totale hoeveelheid zonnestraling gering is, kunnen de nachtelijke verschillen echter veel uitmaken op de stralingsbalans over een etmaal en heeft de zuidrand over het etmaal dus een gunstiger balans dan het open veld. Ook bij gelijke stralingsbalans kan de zuidzijde warmer worden dan het open veld, omdat de wind er zwakker is. Bovendien zijn bodem en vegetatie er vaak anders (vergelijk 2.6), wat de zaak nog meer compliceert.

Voorbeelden uit de literatuur van verschillen in microklimaat tussen open terrein en bosrand lijden aan het euvel van al deze complicaties. Een voorbeeld van metingen, waarbij zo goed mogelijk getracht werd verschillen in bodem en vegetatie te elimineren, geeft Tabel 28. Hierbij werd de rand van een sparrenbos vergeleken met een recente kaalslag — omgeven door bos — zodat de bodembedekking overal uit hetzelfde pakket naalden bestond. Tussen het open terrein en de bosrand kwamen verschillen in oppervlaktetemperatuur tot 12°C voor, steeds op een horizontaal oppervlak gemeten. Ook bij een sneeuwdek waren duidelijke verschillen aanwezig. De grote tegenstelling met de open schaduw aan de zuidrand van de kapvlakte komt duidelijk naar voren. Waar mogelijk is onderscheid gemaakt tussen de binnenrand van het bos, waar overhangende takken meer dan een halve hemelkoepel afschermen, en de buitenrand, waar juist de helft afgeschermd werd. De temperatuurverschillen zijn groter dan uit de verschillen in energiebalans op het moment van de meting te verklaren is. De metingen werden steeds gedaan na heldere nachten met sterke rijpvorming op het open terrein en weinig of niet aan de bosrand. Aan de bosrand is de nachtelijke afkoeling minder sterk en dit werkt door in de temperaturen die overdag gemeten worden. Anders gezegd: men moet de energiebalans over het gehele etmaal bekijken.

Afgezien van de fundamentele verschillen in stralingshuishouding, die er hoofdzakelijk in het winterhalfjaar bestaan, zijn er nog een aantal bijkomende effecten. Vaak is bij voorbeeld de windsnelheid geringer, vooral bij noordelijke winden. Bij het gege-

ven voorbeeld kan dit, gezien de weersgesteldheid, nauwelijks een rol hebben gespeeld. Daarnaast is de bosrand droger dan het open terrein doordat de boomkruinen vooral lichte regenbuien effectief onderscheppen. De vegetatie is daardoor vaak ijl, terwijl droog strooisel de kale plekken bedekt. Hierdoor heeft een bosrand vaak een warm microklimaat vergeleken met de aangrenzende vegetatie.

We spraken hier steeds over bosranden met een scherpe, dus kunstmatige overgang tussen bos en lage vegetatie. Waar een meer natuurlijke overgang met mantel en zoom aanwezig is, is de bosrand qua microklimaat meer als een overgangsgebied tussen bos en open terrein te beschouwen (Dierschke, 1974).

Overdag wordt de winst aan warmtestraling bij een bosrand grotendeels teniet gedaan door het verlies aan diffuse zonnestraling. De situatie wordt echter heel anders bij een gesloten verticaal oppervlak dat door de zon verwarmd wordt en ook nog veel zonnestraling reflecteert. Vooral wanneer de zon laag staat, dus bijna loodrecht op het oppervlak schijnt, kunnen zo aan een voet van een schutting, een rietmat of een rotswand aanzienlijke stralingswinsten, langgolvig en kortgolvig, geboekt worden. Dit geldt ook op kleinere schaal, bij voorbeeld bij de voet van een dikke boomstam, maar ook op die voet (reflectie door de grond en straling van de grond). Begin maart bedroeg de stralingswinst voor een horizontaal oppervlak aan de voet van een verticale houten wand bij laagstaande zon 239 W/m^2 . Hoe groter de albedo van het reflecterende oppervlak is, des te meer gereflecteerde zonnestraling ontvangt de omgeving en des te minder extra warmtestraling, omdat de temperatuur van het reflecterende oppervlak minder stijgt. Welk van deze twee tegengestelde effecten het sterkst is, hangt uiteraard van de albedo van het ontvangende oppervlak af.

Mossen drogen aan de zuidzijde van een obstakel veel sneller uit dan aan de noordzijde en in verband daarmee werd door Barkman de hypothese gelanceerd dat mossen, in tegenstelling tot vaatplanten, aan de noordzijde wel eens over de hele dag genomen meer fotosynthetisch nuttig licht zouden kunnen ontvangen dan aan de zuidzijde. Experimenten door Jan Bouterse bevestigden dit. Een pol van het gaffeltandmos (*Dicranum scoparium*) werd in vieren gedeeld en de polletjes werden ingegraven aan de noord-, oost-, zuid- en westzijde van een dichte, geïsoleerd staande jeneverbesstruik. Het bleek nu dat op een zonnige dag de maximum lichtintensiteit aan de noordzijde 66% bedroeg van die aan de zuidzijde, maar dat toch het mos aan de noordzijde meer nuttig licht ontving. Deze zijde droogde namelijk in het geheel niet uit, terwijl bij voorbeeld op 14 juni 1974 het mospolletje aan de oostzijde om 7.21 h geheel uitdroogde, dat aan de zuidzijde om 7.55 h, en dat aan de westzijde om 12.18 h. De tot die tijdstippen (en, wat de noordzijde betreft, tot zonsondergang) ontvangen lichtsommen verhielden zich als volgt: o:z:w:n = 288:253:281:836. Tot het moment waarop het mos aan de zuidzijde uitdroogde, had de noordzijde slechts 33% ontvangen van de hoeveelheid licht aan de zuidzijde, maar aan het eind van de dag 3,3 maal zoveel als de zuidzijde tot 7.55 h. Hetzelfde geldt waarschijnlijk voor steile noord- en zuidhellingen. Mossen en lichenen op noordhellingen zijn dus in zekere zin meer 'lichtplanten' dan die op zuidhellingen.

2.8.4 Het microklimaat van open plekken

In natuurlijke bossen vormen open plekken een essentieel onderdeel van de vegeta-

tiestructuur. Zij hebben een geheel eigen microklimaat. Dit is van groot belang voor bosbouw en natuurbescherming, omdat de verjonging van de bomen vaak aan open plekken gebonden is en omdat het de voorkeurs habitat van allerlei planten en dieren is.

Bij zeer grote open plekken zoals bosweiden, kaalkapvlakten en stormrampvlakten zien wij uiteraard aan de noordzijde (dus aan de zuidrand van het bos) het typische microklimaat van warme zomen, aan de zuidzijde het koelvochtige microklimaat van de open schaduw. De westrand van de open plek is gekenmerkt door sterke windbeschutting en alleen ochtendzon, de oostrand door alleen middagzon. Aan alle randen van de open plek is de nachtelijke afkoeling groter dan in het bos, maar minder dan in het open veld (tegenstraling van het aangrenzende bos). Omdat in grote open plekken de wind in het centrum vrij spel heeft, zal het microklimaat hier vrijwel gelijk zijn aan het open veld, behalve kort na kaalkap of storm in een bos zonder dichte struiken en kruidlaag: door de kale humus zullen hier extremere temperaturen optreden dan in het open veld (weilanden of akkers). Toch is de windsterkte ook midden in een open plek waarvan de doorsnede 20 maal de boomhoogte bedraagt, nog altijd slechts 82% van die in het vrije veld (Flemming, 1968).

Zeer kleine open plekken hebben een microklimaat dat van het bos zelf weinig afwijkt, en dan nog vooral doordat er wat meer diffuus hemellicht is. Men bedenke echter dat hier het zenith open is en dat daar de hemelkoepel het koudst is. Plekken met $d/h < 0,7$ (d is de doorsnede van de open plek, h is de boomhoogte) ontvangen op onze breedtegraad in het geheel geen directe zonnestraling, die met $d/h = 1$ heel weinig. Het gevolg is dat de dag- en nachttemperaturen daar vrijwel niet verschillen van die in het bos zelf. Krečmer vond op een open plek in een dennenbos ($d/h = 0,66$) geen verschil in maximumtemperatuur, en minima die slechts $0,3^{\circ}\text{C}$ onder die in het bos lagen (heldere voorjaarsnachten). Wel hebben open plekken met $d/h = 1$ wat meer regen en dauw dan het bos. Open plekken, ontstaan door het omvallen van oude bomen, zoals in oerwouden regelmatig gebeurt, zullen althans in één richting, in het algemeen de verhouding 1 bezitten. Behalve de bovengenoemde kleine verschillen treedt hier nog een extra differentiatie op: de steile bovenzijde van de gekantelde wortelkruit ontvangt veel minder regen, die bovendien snel afvloeit. De overhangende onderzijde ontvangt in het geheel geen regen en weinig licht.

De hoeveelheid inkomende straling op vlakke grond bedraagt bij de d/h -waarden 1, 1,5 en 2 resp. 35, 46 en 64% van het vrije veld (Minckler, 1961), de hoeveelheid effectieve uitstraling (naar de vrije hemel) resp. 24, 42 en 55% (F. Lauscher fide Geiger, 1961). De niet-vrije hemel is daarvan het complement en de tegenstraling van de omringende bomen verhoudt zich dus als 76:58:45 bij deze toenemende d/h -waarden.

Het meest afwijkende microklimaat hebben open plekken met $d/h = 1,5 - 2$. Geiger (1941) maakte 7 cirkelronde kaalkaplekken in een gemengd bos, waarvan d/h varieerde van 0,5 tot 3,4. De hoogste maximumtemperaturen werden gemeten bij 1,5 en 1,8, meer dan 5°C hoger dan in het bos. Deze waarden waren zelfs hoger dan in het open veld. Er is nl. veel instraling, maar bovendien reflectie door de bosrand en weinig wind: de windsnelheid bij $d/h = 1,5$ bedraagt 20–28% van die in het vrije veld (Neustein, 1965).

Deze waarden gelden voor de zomer. Krečmer onderzocht kapplekken in grove dennenbossen met diameters van 0,7 tot 2 maal de boomhoogte. In de winter lagen in alle

open plekken de dag- en nachttemperaturen tot 1°C lager dan in het bos; er is dan door de lage zonnestand ook op de grotere plekken geen directe instraling. 's Nachts fungeert een open plek in principe als een 'Frostloch': de koude lucht die zich op het kroendak vormt, vloeit af naar de open plek, voorzover hij niet het bos in zakt. Ook is er geen wind die de koude lucht kan wegvoeren. Bij kleine open plekken wordt dit blijkbaar meer dan gecompenseerd door tegenstraling van de bomen en door zijdelings wegstromen van de koude lucht naar het warmere binnenste van het bos. Geiger (1960) schreef (p. 368): 'Vergroting van kapplekken brengt door de windstilte het gevaar van late nachtvorsten met zich mee. Pas als de open plek heel groot wordt, kan de wind er in vallen en het vorstgevaar verminderen.' Toch vond hij met toenemende diameter alleen maar steeds verder afnemende minimumtemperaturen, waarbij alleen de toenemende vrije hemel als verklaring kan dienen. Geiger deed zijn waarnemingen echter op windstille nachten. Het is waarschijnlijk dat in heldere nachten met enige wind de open plekken met $d/h = 2$ het koudst zijn. Kleinere zijn dan warmer door sterkere tegenstraling, grotere door meer wind.

Omdat regen vaak schuin valt, vangen de boomkronen een deel van de regen voor een open plek weg en in kleine open plekken ($d/h < 1$) is de neerslag dan ook geringer dan in het open veld. Maar bij middelgrote open plekken kan door luchtwervelingen juist meer regen de grond bereiken, tot 105% van de normale neerslag. Geiger (1941) vond bij d/h -waarden van 0,46, 1,47 en 3,36 resp. 87%, 105% en 102%. In veel sterkere mate geldt dit voor sneeuw. In open plekken kan de sneeuwdikte 167% bedragen van die in het bos. Deze blijft ook aanzienlijk langer liggen dan in het bos en het open veld (Krečmer). Slavík, Slavíková, en Jeník (1957; fide Geiger, 1960) vonden grote verschillen in neerslag tussen de oost- en westzijde van een open plek ($d/h = 1$). Aan de loefzijde (oost) was deze, mede door het van de kruiden afdruipeude regenwater, groter dan in het vrije veld.

Voor de potentiële evaporatie op 20 cm hoogte (Piche) vonden zij in deze open plek een zuidnoord-gradiënt van 80 naar 120% van de waarden in het bos zelf. Krečmer vond op de plekken waar $d/h = 2$'s zomers plaatselijk hogere waarden voor de potentiële evaporatie dan in het vrije veld, waarschijnlijk vanwege de hoge luchttemperatuur en het daardoor hogere verzadigingsdeficit van de lucht. De absolute vochtigheid op een open plek is door de transpiratie van het omringende bos echter hoger dan in het vrije veld en mede door de geringere windsterkte is daardoor de potentiële evaporatie over alle dagen genomen gemiddeld 90% van die van het vrije veld, aan de zonnige noordzijde oplopende tot 110% (Mitscherlich, 1971). 's Nachts vormt zich dauw op de open plekken, hoewel minder dan in het open veld, aan de randen minder dan in het midden en op de grootste open plek meer dan op de kleinste (Krečmer). Midden in de kleinste open plek en aan de zuidzijde van de grootste blijft de dauw langer liggen dan in het open veld.

Open plekken met $d/h = 1,5 - 2$ hebben dus, wat de temperatuur betreft, een continenter karakter dan het open veld, maar wat neerslag, luchtvochtigheid en evaporatie betreft, een meer oceanisch karakter.

Epifytische lichenen zijn in het algemeen lichtminnend en tevens vochtminnend. De combinatie zon en vocht is echter nogal tegenstrijdig. Vooral epifytische lichenen drogen in de zon zeer snel uit. Kleine tot middelgrote open plekken behoren tot de weinige habitats waar de combinatie zon en vocht geregeld voorkomt (ideaal zijn uiteraard

zonnige bomen in de buurt van watervallen). In Nederland, België en Noord-Frankrijk zijn open plekken in bossen het enige milieu waar men epifytische lichenen als *Hypogymnia physodes*, *Parmelia subrudecta*, *Ramalina farinacea* en *Cetraria glauca* fructificerend kon aantreffen. In Nederland is het de optimale habitat van *Chaenotheca melanophaea*, in Zuidwest-Frankrijk (Bordeaux-Arcachon) van *Graphis elegans* en *Graphina platycarpa* (Barkman, 1958).

Een bijzonder geval doet zich tenslotte waarschijnlijk voor bij kleine loofbosclaves in dicht naaldwoud. Verwacht mag worden dat deze zich 's zomers als loofbos gedragen (dus koel en vochtig met overwegend (groen en) infrarood licht), 's winters als open plek, dus zeer koud en met overwegend blauw licht. Een onderzoek naar het microklimaat en de vegetatie van deze habitat is nog nooit verricht, maar zou mogelijk zeer interessante resultaten kunnen opleveren. Het zijn in Nederland de plaatsen waar bladmossen de boomstammen tot de grootste hoogte bedekken.

3 *De biologische betekenis van het microklimaat voor plant en dier*

3.1 De betekenis van temperatuur en luchtvochtigheid voor levende organismen

3.1.1 Inleiding

'There is a well developed and readable scripture in this open book of nature but we are not yet able to read it fluently.'

H. Boyko (1962)

Warmte- en waterhuishouding van levende organismen zijn via de energiebalans sterk gekoppeld. Wat de lichaamstemperatuur betreft kunnen we onderscheid maken tussen poikilotherme ('koudbloedige') en homoiotherme ('warmbloedige') organismen. De eersten zijn voor hun temperatuur in hoge mate op de omgeving aangewezen. De energie die door de stofwisseling wordt geproduceerd is te gering om veel invloed te hebben.

Er zijn uitzonderingen. Sommige hommels en nachtvlinders produceren tijdens de vlucht genoeg warmte om de lichaamstemperatuur enige tientallen graden boven de luchttemperatuur te houden en ze warmen zich op door voor de vlucht enige tijd 'warm te draaien'. Bij de aronskelk en andere Araceae kan door ademhalingswarmte de temperatuur in de bloeikolf tot 12°C boven de luchttemperatuur liggen. Kolonievormende insecten zoals bijen en termieten kunnen collectief genoeg warmte produceren om de temperatuur in het volk aanzienlijk boven de omgevingstemperatuur te houden. Ze kunnen ook regulerend optreden door de ventilatie en de verdamping te regelen. In het algemeen echter wisselt de lichaamstemperatuur van poikilothermen sterk met die van de omgeving. Zij zijn dus niet 'koudbloedig' en hebben in de zon vaak een even hoge lichaamstemperatuur als de 'warmbloedigen'.

Homoiothermen kunnen, behalve tijdens een eventuele winterslaap, hun lichaamstemperatuur in hoge mate constant houden door de intensiteit van de stofwisseling en de warmteafgifte te reguleren. Luchttemperatuur, straling en wind hebben een belangrijke invloed op de vereiste stofwisselingsintensiteit en dus op de voedselbehoefte. Ter vermindering van te hoge temperaturen kunnen deze organismen de verdamping verhogen door zweetafscheiding door de huid (sommige zoogdieren) of door speekselafscheiding door de tong (zoogdieren en vogels).

Zoals men poikilotherme en homoiotherme organismen onderscheidt, zo kan men ook onderscheid maken tussen poikilohydrische en homoiohydrische, resp. met niet actief regelbaar, wisselend watergehalte en met wel actief regelbaar, meer constant wa-

tergehalte. De eerstgenoemden drogen snel uit tot een evenwicht met de luchtvochtigheid is bereikt. Als de lucht vochtiger wordt, kunnen zij, zij het vaak langzamer, waterdamp opnemen tot een nieuw evenwicht bereikt is. Voor hen is de ligging van dit evenwicht van belang en dat is afhankelijk van de relatieve vochtigheid. Voor organismen die nooit in contact staan met vloeibaar water is de RH zelfs de beslissende milieufactor. Voor de overige is de snelheid van uitdroging na een regenbui nog belangrijker en deze snelheid wordt geheel bepaald door het verzadigingsdeficit van de lucht (1.8 en 1.9). De homoiohydrische organismen drogen zelden geheel uit. Voor hen zijn alleen de factoren van belang die de snelheid van de transpiratie bepalen. Dat zijn het verzadigingsdeficit (bij de poikilothermen) en de absolute vochtigheid van de lucht (bij de homoiothermen).

Poikilohydrisch zijn vooral mossen, lichenen, luchtalgen en enkele hogere woestijnplanten (*Selaginella's*), alsmede een deel van de raderdiertjes (*Rotatoria*), mosbeertjes (*Tardigrada*) en rondwormen (*Nemathelminthes*). Bij andere diergroepen zijn cysten, larven en eieren vaak poikilohydrisch. Hun vochtgehalte wisselt sterk met het microweer. Het kan zeer lage waarden bereiken, zonder dat deze letaal zijn, bij lichenen bijvoorbeeld 5% van het drooggewicht (Lange, 1969) of zelfs 2% (Neubauer, 1938). De organismen in kwestie gaan dan over in een droogteslaap met een minimaal metabolisme. Actief zijn zij vaak nog in vrij droge toestand, b.v. *Ramalina maciformis*, een licheen uit de Negev-woestijn, is nog actief (positieve stofbalans) bij een vochtgehalte van 20% en in lucht met een RH van 80% (Lange, 1969).

Zij kunnen vaak waterdamp opnemen uit vrij droge lucht, de bovengenoemde *Ramalina* bij 10°C uit lucht van 80% (Lange, 1969), d.w.z. bij een SD van 2,4 mbar en een zuigspanning P van 280 bar. Sommige lichenen komen nooit in aanraking met regen of grondwater en verkrijgen al hun water in gasvorm uit de lucht (Barkman, 1958). Ook larven van de kleermot (*Tineola*), meelmijten (*Acarus*), larven van de meelworm (*Tenebrio*) en de sprinkhaan *Chortophaga* kunnen waterdamp uit de atmosfeer absorberen, de laatste nog bij 82% RH en de prepupae van de vlo *Xenopsylla brasiliensis* zelfs bij 45% RH (div. auteurs, fide Wigglesworth, 1953; Edney, 1957; Solomon, 1966).

Homoiohydrisch zijn de meeste overige organismen, zoals de meeste dieren (alle vertebraten) en bijna alle vaatplanten. Hun vochtgehalte is vrij constant, behalve onder extreme omstandigheden; die zijn dan echter meestal letaal. Sterke uitdroging is hier niet reversibel. Het protoplasma van alle planten en dieren bestaat voor 70–80% uit water, het watergehalte van insecten varieert van 50 tot 90%, van terrestrische vaatplanten in niet verwelkte toestand van 60 tot 95%, al naar de soort. Homoiohydrische organismen vullen hun watervoorraad geregeld aan (opname door de wortels, drinken en eten bij dieren) of zij maken enorme voorraden water en beperken de transpiratie ervan (cactussen, kameel), of zij zetten de transpiratie geheel stop door zich waterdicht in te kapselen. Soms ook beperken zij de waterexcretie (woestijnrat: sterk geconcentreerde urine).

Als de wateraanvoer blijvend stopt zijn deze organismen ten dode opgeschreven, zelfs als de relatieve vochtigheid van de lucht hoog is. Het verwelkingspunt, dat is het vochtgehalte waarbij de meeste vaatplanten geen water meer uit de bodem kunnen opnemen, ligt bij ongeveer 16 bar, d.w.z. bij een relatieve vochtigheid van de bodemlucht van nog bijna 99%. Hetzelfde geldt voor de atmosfeer. Dit betekent dat homoiohydrische planten in tegenstelling tot lichenen geen waterdamp uit de atmosfeer kunnen op-

nemen. Bij vaatplanten moet de wateropname gelijke tred houden met de verdamping, waarvan de snelheid vooral van het verzadigingsdeficit afhangt.

3.1.2 Verdamping en transpiratie

We zagen hierboven (1.8 en 1.9) reeds dat de verdamping van een nat oppervlak bepaald wordt door formules van het type 1.20 en 1.24. De diffusiecoëfficiënt D is omgekeerd evenredig met de luchtdruk. De dikte van de grenslaag d is omgekeerd evenredig met de wortel van de luchtdruk en met de wortel van de windsnelheid. Wij zagen ook dat bij de meeste hogere planten en dieren de transpiratie slechts over een klein deel van het oppervlak plaats vindt. Ook is de diffusieweerstand hier vaak groot: bij huidmondjes van bladeren en bij tracheeën van insecten zit de 'grenslaag' in het organisme en speelt de wind dus een heel geringe of geen rol. Anders gezegd: de diffusieweerstand binnen het organisme is equivalent aan die van een laminaire grenslaag die dik is ten opzichte van de grenslaag aan de buitenzijde. De dikte van de 'inwendige grenslaag' is onafhankelijk van de windsnelheid. Bij een bepaalde waarde van $(c_1 - c_2)$ of $(e_1 - e_2)$ is de transpiratie dus alleen evenredig met D , dus omgekeerd evenredig met de luchtdruk; bij een nat oppervlak speelt echter zowel D als d een rol en is de evaporatie dus omgekeerd evenredig met de wortel van de luchtdruk (1.8 en 1.9).

De evaporatie van een oppervlakkig uitgedroogde bodem wordt, evenals de transpiratie van hogere planten en dieren, ook door de weerstand van de inwendige grenslaag (in dit geval de bovenste bodemlaag) bepaald.

De transpiratie van dieren en hogere planten is ten dele een biologisch proces, dat door het organisme gereguleerd kan worden door veranderingen in de osmotische waarde (zuigspanning) van het celvocht en door openen en sluiten van huidmondjes, tracheeën en zweetklieren. Wij spreken van homoiohydrische organismen. Mossen, lichenen en overige poikilohydrische organismen bezitten deze regulatiemechanismen niet. Zij verdampen over hun gehele oppervlak. Mossen bewaren hun watervoorraad bovendien vooral 'uitwendig', n.l. in capillaire ruimten tussen bladeren en stengels. Planten en dieren, die hun watervoorraad niet zelf op peil kunnen houden, maar dank zij hun milieu (b.v. onder water, in de sproeiregen van watervallen, in zeer vochtige grotten) een constant watergehalte hebben, zijn niet echt homoiohydrisch.

Bij homoiohydrische organismen is de transpiratie altijd kleiner dan van een even groot wateroppervlak, o.a. door ondoorlatende pantsers, schilden, hoornhuid, cuticula etc., maar ook door een ruw of sterk behaard oppervlak, wat de wind remt en daarmee de transpiratie. Bij huisjesslakken is de transpiratie gelijk aan die van een vrij wateroppervlak, maar daar wordt de transpiratie gereduceerd door terugtrekking in het huisje en afsluiting van de opening door een operculum. Wel kan de transpiratie van een hectare bos vrijwel even groot zijn als de evaporatie van een hectare water, maar men moet dan bedenken dat het bladoppervlak vele malen het bodemoppervlak overtreft.

Alleen al op fysische gronden wordt de vochtigheid van de lucht en de beïnvloeding van de transpiratie door straling, luchttemperatuur en wind, door verschillende organismen geheel anders ervaren. Wat de verdamping betreft, zagen we dat deze evenredig was met de dampspanning (e_1) aan het verdampende oppervlak verminderd met de dampspanning in de lucht (e_2). Hierbij is e_1 alleen afhankelijk van de temperatuur van

het oppervlak. De verdamping is dus des te sterker naarmate de temperatuur van het verdampende oppervlak t_1 hoger is en de dampspanning e_2 lager. Wij kunnen nu drie gevallen onderscheiden:

1. t_1 en t_2 (de luchttemperatuur) zijn ongeveer gelijk. Dit zal zich voordoen bij poikilotherme dieren en poikilotherme (dus alle) planten, als zij niet aan directe zonnestraling zijn blootgesteld. (In feite is dit niet helemaal juist, omdat door de transpiratie t_1 iets onder t_2 zal blijven.) Nu is $e_1 = e_{\max 1} = e_{\max 2}$, dus $e_1 - e_2 = SD_2$. Met andere woorden de evaporatie hangt alleen af van het verzadigingsdeficit van de lucht. Ook het kleine temperatuurverschil $t_2 - t_1$ is namelijk afhankelijk van het verzadigingsdeficit.

2. t_1 is hoger dan t_2 door instraling. Dit zal gelden voor poikilotherme organismen in de zon, vooral voor zonnende reptielen en donker gekleurde insecten zoals mieren en bepaalde kevers, ook voor donkergroen tot zwart gekleurde mossen en lichenen, zoals wij die in het hooggebergte veel tegenkomen. De verdamping wordt hier vooral bepaald door de oppervlaktetemperatuur van het organisme (vooral bij een hoge transpiratieweerstand, zie 3.1.3), omdat $e_1 - e_2$ bij deze hoge waarde van e_1 door de waarde van e_2 weinig beïnvloed wordt. Dit geldt vooral bij lage luchttemperaturen omdat dan e_2 weinig kan variëren.

3. t_1 is constant en hoog: homoiotherme dieren. Hier is dus ook e_1 constant en de transpiratiesnelheid alleen afhankelijk (voor wat het microklimaat betreft) van de absolute luchtvochtigheid e_2 .

Hierdoor ervaren b.v. mens en plant bepaalde klimaten geheel verschillend, zoals reeds uitvoerig en helder betoogd werd door Szymkiewicz in een serie publikaties (1923 – 1930), die helaas weinig bekendheid genieten.

Een voorbeeld moge dit verduidelijken. Wij ervaren het klimaat van Djakarta als drukkend warm, dus vochtig, maar winterweer in Nederland als droog (gesprongen lippen). Voor planten is het net andersom. Dat wij toch nog in het tropisch oerwoud een weelde zien van hygrofiele, dunbladige mossen, struiken en lianen, komt door het zeer vochtige oecoklimaat in het bos. Want de epifytische orchideeën in de boomkronen zijn veel xeromorf gebouwd dan die lager op de stammen, en de hoogste bomen, die blootgesteld zijn aan de vrije atmosfeer, hebben dikke, leerachtige bladeren.

De verklaring is als volgt. Stel de temperatuur in Djakarta op 28°C , de RH op 85% (situatie a) en vergelijk hiermee een Nederlandse winterdag van 5°C en 95% (situatie b). Situatie a. Bij 28°C is $e_{\max} = 37,8$ mbar, dus $e_2 = 0,85 \cdot 37,8$ mbar = 32,1 mbar. Voor de plant geldt: $e_1 = 37,8$ mbar, dus $e_1 - e_2 = 5,7$ mbar. De menselijke huid heeft echter een temperatuur van 33°C , waarbij $e_{\max} = 50,1$ mbar dus $e_1 - e_2 = 18,0$ mbar. Situatie b. Bij 5°C is $e_{\max} = 8,6$ mbar, $e_2 = 0,95 \cdot 8,6$ mbar = 8,2 mbar. Voor de plant geldt: $e_1 - e_2 = 0,4$ mbar. Voor de mens geldt $e_1 - e_2 = 50,1$ mbar – 8,2 mbar = 41,9 mbar.

Hieruit volgt dat in situatie b de mens aan een bijna 2,5 maal snellere uitdroging is blootgesteld als in situatie a, de plant echter aan een 14 maal lagere. Dit geldt natuurlijk alleen in de schaduw of bij zwaar bewolkte lucht.

Keren wij terug naar de poikilo- en homoiohydrische organismen. De eerste zijn alleen actief als zij voldoende water bevatten. Wat de factor water betreft, zijn voor hen in het microklimaat derhalve vooral van belang de frequentie en duur van de regen- en mistperioden, alsmede de tijd gedurende welke zij na een bui nog vochtig blijven. En die hangt af van de transpiratiesnelheid, dus van het verzadigingsdeficit van de

lucht (want zij zijn alle tevens poikilotherm). Alleen voor enkelen onder hen zijn ook perioden met een hoge luchtvochtigheid (RH boven 80%) van belang, omdat zij daarbij in staat zijn waterdamp uit de lucht op te nemen en voor een aantal hygrofytische mossen zijn perioden met zeer lage RH van belang, omdat deze planten zelfs in latente droogtoestand schade kunnen ondervinden van een gering watergehalte en dit watergehalte bepaald wordt door de relatieve vochtigheid.

Voor homoiohydrische organismen is het SD alleen van beslissend belang voor de overleving als het waterverlies zo snel verloopt dat de wateropname het niet kan bijhouden (irreversibel verwelken van planten).

3.1.3 Warmte- en waterhuishouding van vaatplanten

Het levende organisme staat wat warmte- en waterhuishouding betreft in wisselwerking met zijn omgeving door dezelfde processen die we al bij de oppervlakte van de bodem hebben leren kennen. Het beste onderzocht zijn deze processen voor het groene blad. We zullen daarom onze beschouwingen hierop concentreren.

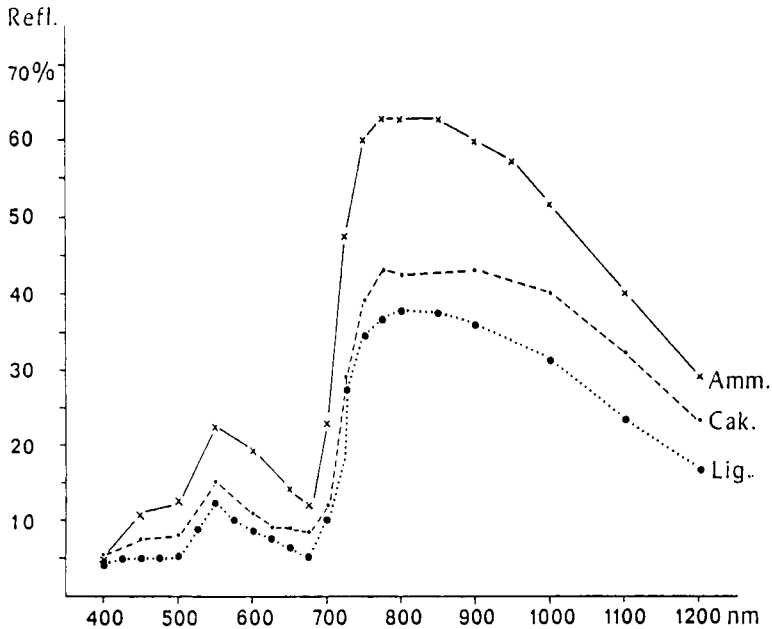
De situatie voor een blad is minder eenvoudig dan voor het aardoppervlak. Het belangrijkste verschil zit er in dat een blad aan twee zijden waterdamp afgeeft, warmte afgeeft en warmte opneemt en dat deze zijden verschillen in straling en in hun diffusieweerstand voor waterdamp. Bovendien laat een blad een aanzienlijke hoeveelheid van de ontvangen zonnestraling door. Lee (1978) vond voor de bladeren van 15 Amerikaanse boomsoorten dat van de totale zonnestraling gemiddeld 22,2% werd doorgelaten, 29,6% werd gereflecteerd en 48,2% werd geabsorbeerd. Als goede benadering kan aangenomen worden dat van de ontvangen zonnestraling door een mesofyl groen blad de helft wordt geabsorbeerd.

Zowel de reflectie als de transmissie van straling zijn sterk selectief wat de golflengte betreft. Tussen 400–700 nm is er een zwakke transmissie en ook een geringe reflectie, dus een sterke absorptie. Voor de golflengten groter dan 700 nm — die geen rol spelen bij de fotosynthese — is zowel de reflectie als de transmissie sterk.

Lee toonde ook aan dat er aanzienlijke verschillen tussen de soorten bestaan. Dit geldt ook voor Nederlandse planten. Figuur 50 geeft enige voorbeelden van de verschillen in reflectie bij strand- en duinplanten. Een relatief lage reflectie, zowel in het zichtbare gebied als in het nabije infrarood, vinden we bij liguster, een hoge bij bladeren van de helm (*Ammophila arenaria*). Dit laatste geldt ook voor andere kustplanten zoals de zeedistel (*Eryngium maritimum*), de zeewolfsmelk (*Euphorbia paralias*) en de zandhaver (*Elymus arenarius*).

Nog hogere waarden voor de reflectie worden bereikt door woestijnplanten (Billings en Morris, 1951). *Agave americana* reflecteert zelfs 80% bij een golflengte van 800 nm (Gates, 1980).

Sterke reflectie komt vooral voor bij dikke sclerofylle bladeren. Deze hebben een geringere transmissie, zodat de hoeveelheid geabsorbeerde straling niet altijd minder hoeft te zijn dan bij een dun blad dat minder sterk reflecteert. Bij bladeren van *Dudleya brittonii* die met een witte waslaag bedekt waren lag de reflectie over het gehele onderzochte golflengtegebied zeer hoog (290–400 nm: 70–80%; 400–700 nm: 60–70%; 700–1000 nm: 60–75%). Bij dezelfde plant komen bladeren zonder waslaag voor. Hier lag de reflectie veel lager (290–400 nm: 5–7%; 400–700 nm:



Figuur 50. Spectrale reflectiekrommen van bladeren van *Ammophila arenaria*, *Cakile maritima* en *Ligustrum vulgare*. Naar Stoutjesdijk (1972b).

7–30%; 700–1000 nm: 20–55%). In beide gevallen was de transmissie van de zeer dikke succulente bladeren zeer gering, zodat de absorptie vrijwel het complement van de reflectie was (Mulroy, 1979).

Wij willen nu de warmte- en waterhuishouding van een blad gaan uitwerken aan de hand van een voorbeeld. Aan een blad van de smalle weegbree (*Plantago lanceolata*) van 4 cm breed werd een serie metingen gedaan van de bladtemperatuur op het midden van het blad, waarbij ook de andere grootheden die van belang zijn voor de energiebalans, zo goed mogelijk bepaald werden. De temperatuur van het blad aan de plant werd vergeleken met die van een met vaseline besmeerd blad dat dus niet kon transpireren. Bij een luchttemperatuur van 24,0°C en een dampspanning van 14,1 mbar maten we een temperatuur van 25,5°C voor het transpirerende blad en van 34,2°C voor het met vaseline bedekte blad. De ontvangen zonnestraling was 866 W/m², de windsnelheid 15 cm/s.

Het valt al direct op dat het onbehandelde blad veel koeler is dan het niet transpirerende blad, met andere woorden een groot deel van de beschikbare energie wordt hier voor transpiratie gebruikt. We bekijken eerst de situatie voor het niet transpirerende blad aan de hand van de energiebalans, waarbij op basis van de gegevens van Lee e.a. aangenomen is dat de helft van de zonnestraling geabsorbeerd werd (Tabel 29).

De sluitpost op de energiebalans — waar dus alle fouten die we bij de meting van de andere grootheden gemaakt hebben in terecht komen — is de netto geabsorbeerde straling (R_{net}): 245 W/m², die hier dus geheel als voelbare warmte aan de lucht wordt

Tabel 29. Warmtehuishouding (W/m^2) *Plantago lanceolata*-blad. Lucht $24,0^\circ C$, natte-boltemperatuur $16,7^\circ C$, Δt transpirerend blad $1,5^\circ C$, Δt niet-transpirerend blad $10,2^\circ C$. De waarden zijn berekend per geprojecteerde eenheid van bladoppervlak.

In		Uit		
		Niet-transpirerend	Transpirerend	
Zonnestraling	454	Warmtestraling	1015	905
Warmtestraling hemel	338	Convectie en verdamping	245	355
Warmtestraling omgeving	468			
Totaal	1260	Totaal	1260	1260

afgegeven. Het warmteoverdrachtgetal van het blad is hier uit te berekenen volgens:

$$R_{net} = 2 \alpha \cdot \Delta t \quad (3.1)$$

waarbij de factor 2 te danken is aan het feit dat het blad aan twee zijden warmte aan de lucht afgeeft, terwijl we uitgaan van het geprojecteerde oppervlak. Voor $\Delta t = 10,2^\circ C$ en $R_{net} = 245 W/m^2$ (Tabel 29) komen we dus op $\alpha = 12 W/(m^2 \cdot K)$, dat is veel hoger dan we volgens de gegevens uit de technische literatuur zouden verwachten. Voor $l = 2$ cm, omdat op het midden van het blad gemeten werd, berekenen we: $\alpha = 5,9 W/(m^2 \cdot K)$ (vergelijking 1.11). Het is een algemeen verschijnsel dat bij bladeren hogere waarden van α gemeten worden dan de theorie doet verwachten (Grace, 1981). Dit zou kunnen liggen aan de turbulentie van de natuurlijke luchtstromingen en ook daaraan dat voor kleinere objecten α sterker toeneemt met afnemende l dan het genoemde verband met $\sqrt{u/d}$ doet verwachten (Gates en Papian, 1971; Sinclair, 1970).

Het valt op dat de waarde van Δt veel lager is dan wat onder vergelijkbare omstandigheden bij een bodemoppervlak gevonden werd. Dit is te begrijpen omdat in de eerste plaats een geringere fractie van de straling geabsorbeerd wordt. In de tweede plaats geeft het blad aan de onderzijde relatief gemakkelijker warmte af door convectie dan de bodemoppervlakte door geleiding.

Aangenomen dat het intacte blad evenveel zonne-energie absorbeert als het niet transpirerende blad, kunnen we nu ook de energiebalans voor het transpirerende blad opschrijven. Deze is, wat de inkomsten betreft, gelijk aan die van het met vaseline ingesmeerde blad. Bij de uitgaande energiestromen valt op dat het verlies door uitstraling veel geringer is door de lagere temperatuur, daardoor is de netto ontvangen stralingsenergie veel groter dan bij het vaselineblad. Uit het gemeten warmteoverdrachtgetal is te berekenen dat van de beschikbare energie $30,9 W/m^2$ als warmte aan de lucht wordt afgegeven en de rest (91,3%) dus voor transpiratie gebruikt wordt.

Door de transpiratie koelt het blad dus aanzienlijk af. De vraag kan gesteld worden hoe sterk deze koeling onder de gegeven omstandigheden zou kunnen zijn. De maximale waarde wordt gegeven door een nat oppervlak, bij voorbeeld een nat stuk filtreerpapier. Wanneer netto geen straling geabsorbeerd wordt is de temperatuur hiervan gelijk aan die van de natte bol van een ideale psychrometer. Wanneer er een aanzienlijke

hoeveelheid straling geabsorbeerd wordt valt de temperatuur natuurlijk hoger uit. Dat deze temperatuurverhoging van een nat of althans verdampend oppervlak kleiner is dan van een droog oppervlak onder dezelfde omstandigheden is duidelijk omdat de betreffende post op het energiebudget gedeeltelijk voor temperatuurverhoging, gedeeltelijk voor verdamping gebruikt wordt. In 1.10 werd al uiteengezet hoe de temperatuur van een nat oppervlak in de zon te berekenen is. De hoogste temperatuur die een blad onder de gegeven omstandigheden kan bereiken wordt gegeven door de temperatuur van een niet transpirerend blad.

Een blad verliest uiteraard minder water dan een vrij wateroppervlak van dezelfde temperatuur en onder dezelfde omstandigheden, maar reeds in het begin van deze eeuw wezen Brown en Escombe er op dat, hoewel de huidmondjes, die verantwoordelijk zijn voor het grootste deel van het waterverlies, slechts ca. 1% van de oppervlakte van het blad innemen, de transpiratie van een blad vaak slechts enkele malen geringer is dan van een vrij wateroppervlak onder dezelfde omstandigheden. Dit is het bekende randeffect van de huidmondjes (en van kleine openingen in een gesloten oppervlak in het algemeen). Als deze reductiefactor n genoemd wordt (Raschke, 1956; Stoutjesdijk, 1966, 1970), dan kan de energiebalans per oppervlakte-eenheid blad als volgt geschreven worden:

$$(1/n) \cdot (e_{bl} - e_l) \frac{2\alpha}{\gamma} + \Delta t_{bl} \cdot 2\alpha - R_{netb} = 0 \quad (3.2)$$

Hierbij geeft de eerste term van de vergelijking de hoeveelheid energie (per tijdseenheid) weer die voor verdamping wordt gebruikt (zie ook 1.10), de tweede term de hoeveelheid voelbare warmte die aan de lucht wordt afgegeven. Deze term kan ook negatief zijn. Voor de maximale dampspanning bij de temperatuur van het transpirerende blad is het symbool e_{bl} gebruikt, voor de dampspanning in de omringende lucht e_l , Δt_{bl} geldt voor het transpirerende blad. De factor 2 is te danken aan de tweezijdigheid van het blad. De factor $1/n$ is een gemiddelde waarde voor de boven- en de onderzijde van het blad. Uit bovenstaande vergelijking berekenden we zo:

$$n = \frac{e_{bl} - e_l}{(R_{netb}/2\alpha - \Delta t_{bl}) \cdot \gamma} \quad (3.3)$$

$R_{netb}/(2\alpha)$ heeft de dimensie °C. Invullen van $R_{netb} = 355 \text{ W/m}^2$ (tabel 29) en $\alpha = 12 \text{ W/(m}^2 \cdot \text{K)}$ geeft $R_{netb}/(2\alpha) = 14,8^\circ\text{C}$. Dus $n = (32,6 - 14,1)/(\gamma(14,8 - 1,5)) = 3,0$. We hebben hier n precies berekend. Dat kan omdat we over een volledige energiebalans beschikken. Alleen uit een meting van de temperaturen van een transpirerend blad en een niet transpirerend blad is echter al een vrij goede schatting van n te maken (Stoutjesdijk, 1970).

In tabel 30 zijn een aantal metingen van bladtemperaturen uit verschillende klimaatgebieden bijeen gebracht. Doorgaans zijn ook de waarden van n opgenomen. Voor niet transpirerende grote bladeren worden Δt -waarden tot meer dan 20°C gevonden, zoals bij *Musa acuminata* (banaan) in een open plek in het tropische bergbos. Hier werken de windstilte, de sterke zonnestraling en de grote afmetingen samen om een

Tabel 30. Bladtemperaturen en waarden van n van enige planten uit de tropen (bergland en laagland), uit het Nederlandse duinen- en kustgebied en van een woestijnsoort. Naar Stoutjesdijk (1970).

Plantesoort	Lucht-temp.	Natte bol temp.	Δt transp. blad	Δt niet transp. blad	n	Lokaliteit
<i>Musa acuminata</i>	19,6	17,3	11,6	21,4	5,0	Java, 1500 m
<i>Musa acuminata</i>	22,5	18,8	13,1	15,9	25,0	Java, 1500 m
<i>Rhododendron javanicum</i>	21,8	18,2	9,1	17,2	5,6	Java, 1500 m
<i>Polypodium feei</i>	22,7	20,3	10,8	11,1	182	Java, 1500 m
<i>Saccharum officinarum</i>	31,3	26,2	4,6	12,5	5,5	Java, laagland
<i>Saccharum officinarum</i>	31,7	25,4	1,6	9,8	5,2	Java, laagland
<i>Calotropis gigantea</i>	30,8	25,1	2,2	10,7	3,7	Java, laagland
<i>Calotropis gigantea</i>	33,6	21,9	-1,0	8,1	5,9	Java, laagland
<i>Rhamnus cathartica</i>	20,4	16,4	8,0	16,3	4,2	Nederland
<i>Salix cinerea</i>	20,4	16,4	5,7	13,2	2,6	Nederland
<i>Verbascum nigrum</i>	23,9	19,8	5,8	17,0	2,8	Nederland
<i>Cynoglossum officinale</i>	21,0	16,2	5,7	11,1	5,7	Nederland
<i>Eryngium maritimum</i>	18,0	14,4	5,9	13,6	3,2	Nederland
<i>Aster tripolium</i>	18,0	14,5	10,1	18,4	4,5	Nederland
<i>Phragmites australis</i>	23,0	16,9	1,0	7,6	3,5	Nederland
<i>Crataegus monogyna</i>	24,3	15,7	8,5	9,0	128	Nederland
<i>Ligustrum vulgare</i>	24,3	15,7	9,5	10,0	138	Nederland
<i>Hippophaë rhamnoides</i>	22,1	17,2	7,7	11,0	12,8	Nederland
<i>Convolvulus arvensis</i>	18,1	14,6	14,2	14,6	255	Nederland
<i>Citrullus colocynthis</i>	27,5	20,2	7,5	15,5	7,3	Zuid-Spanje
<i>Citrullus colocynthis</i>	50,0	24,0	-13,0	10,0	3,5	Sahara

maximale waarde te bereiken. Bij *Agave* worden bladtemperaturen bereikt tot 26°C boven de luchttemperatuur. Bij deze dikke succulente bladeren kan er een aanzienlijk temperatuurverschil bestaan tussen boven- en onderzijde van het blad, omdat het warmtetransport door het blad betrekkelijk gering is. Bij een dun blad is dit verschil te verwaarlozen (Pieters, 1972). Bij een dik blad wordt de bovenzijde warmer dan bij een dun blad, omdat minder warmte naar beneden wordt afgegeven. Boven- en onderzijde verschillen niet alleen in temperatuur door het verschil in netto instraling maar mogelijk ook omdat de onderzijde meer transpireert (meer huidmondjes).

De betekenis van de afmeting van bladeren voor de bladtemperatuur is te begrijpen uit het verband tussen afmeting en warmteoverdrachtgetal. Bij windstilte zou α maar weinig van de afmeting afhangen. Dit geldt echter alleen voor grotere objecten. Sinclair (1970) vond dat bij zeer kleine of smalle bladeren α juist sterk toeneemt bij afnemende grootte. Kleine afmetingen kunnen dus zeer gunstig werken waar door hoge stralingsintensiteit, hoge luchttemperatuur en watergebrek oververhitting zou kunnen optreden (Gauslaa, 1984). De gefafelde bladeren van de banaan zouden in dit opzicht

een functie kunnen hebben (Taylor en Sexton, 1972), maar hierbij is te bedenken dat op de natuurlijke standplaats op beschutte open plekken in het bos de bladeren heel blijven, terwijl in deze windstille situatie juist de kans op oververhitting het grootst is.

Behalve de afmeting heeft ook nog de oppervlaktestructuur invloed op de warmteoverdracht. Beharing van een blad creëert een stilstaande luchtlaag aan de oppervlakte terwijl in bepaalde gevallen toch nog veel straling kan doordringen tot aan de epidermis. Krog (1955) vond dat wilgenkatjes onder subarctische omstandigheden 15–25°C boven de luchttemperatuur (0°C) verwarmd konden worden. Hij toonde ook de belangrijke rol van de beharing aan door een katje te scheren. Dan was Δt slechts ongeveer de helft van die bij het behaarde katje. Werd een behaard katje met roet bedekt, dan lag de temperatuur tussen die van het onbehandelde katje en het geschoren katje. Door het roet wordt de absorptie van straling en de warmteoverdracht naar de buitenzijde van het katje verplaatst. Een zelfde effect als de haren bij de wilgenkatjes hebben de transparante bracteeën bij *Eriophorum vaginatum*. Men zou in beide gevallen van een broeikas effect kunnen spreken. Wuenscher (1970) vond bij *Verbascum thapsus* dat de haren op het blad een grote remmende invloed op warmteoverdracht en verdamping hebben. Daardoor kunnen hoge bladtemperaturen optreden. Bij eigen metingen vonden we bij deze plant bladtemperaturen tot 43°C bij een luchttemperatuur van 18°C. De invloed van de viltige beharing op de absorptie van zonnestraling is hier kennelijk van minder belang dan de invloed op warmteoverdracht en verdamping.

Beharing kan ook een heel ander effect hebben. De halfwoestijnplant *Encelia farinosa* vormt in het droge seizoen bladeren met een dikke laag witte, gedeeltelijk met lucht gevulde haren. In het natte seizoen zijn de bladeren zwak behaard. De absorptie door zwak en sterk behaarde bladeren ligt in het golflengtegebied 400–700 nm bij 81% resp. 29%; voor de totale zonnestraling bij 46% resp. 16% (Ehleringer en Björkman, 1980). Wij zagen dat kleine bladeren in de zon minder opgewarmd worden dan grote bladeren. Daardoor transpireren zij bij eenzelfde waarde van de inwendige weerstand ook minder (Stoutjesdijk, 1970; Givnish & Vermey, 1976).

Beschouwing van het mechanisme van de transpiratie maakt het ook mogelijk de invloed van de wind op de transpiratie en op de temperatuur van een transpirerend blad te schatten. De factor n kunnen we beschouwen als een weerstand tegen vochtverlies, waarbij dan de weerstand van een vrij wateroppervlak onder dezelfde condities de waarde 1 krijgt. Voor een blad ligt de weerstand gedeeltelijk in het blad, tussen de cellen van het bladmesofyl en in de openingen van de stomata, gedeeltelijk in de grenslaag om het blad. De laatste beheerst dus het transport vanaf de openingen van de stomata naar de vrije lucht. Deze weerstand is niet eenvoudig die van een vrij wateroppervlak, zoals wel gesuggereerd wordt. Het is de weerstand van een dunne membraan met poriën dat een wateroppervlak van een luchtoppervlak scheidt en deze weerstand is enige malen groter dan die van een vrij wateroppervlak.

Wanneer een blad een hoge n heeft zal het zwak transpireren en in de zon een temperatuur aannemen die aanzienlijk boven de luchttemperatuur ligt, dicht bij de temperatuur van een niet transpirerend blad. Neemt de windsterkte en dus α toe, dan kan de bladtemperatuur aanzienlijk dalen, maar de weerstand tegen waterverlies verandert weinig, omdat deze grotendeels in het blad ligt. Juist daarom zal de toch al geringe transpiratie afnemen, door de lagere temperatuur. Dan is $e_{bl} - e_l$ immers aanzienlijk sterker gedaald dan de totale weerstand. Bij een lagere waarde van n kan de transpira-

tie wel met de windsnelheid toenemen. Immers, door de lage n is de transpiratie ook zonder wind al sterker en de temperatuur van het blad dus lager dan bij een blad met hoge n . De afkoelende werking van de wind is dus geringer, maar het effect op de grenslaag is groter, omdat de dikte van het variabele deel ervan (de uitwendige grenslaag) relatief groot is.

Dit alles geldt voor grote bladeren. Kleine blaadjes zijn weinig warmer dan de lucht, maar hebben een dunnere uitwendige grenslaag. Deze factoren werken tegengesteld op de transpiratiesnelheid. Bij hoge n zal het kleine blad dus minder verdampen dan het grote blad, bij lage n mogelijk meer. Door de lagere temperatuur zal de invloed van de wind zich vooral doen gelden via de dikte van de uitwendige grenslaag en dan met name als de inwendige weerstand, dus n laag is. Het effect is gecompliceerd en niet zonder meer te voorspellen.

Het hele complex van interacties tussen luchttemperatuur, bladtemperatuur, wind, dampspanning en geabsorbeerde straling is voor een groot aantal gevallen doorgerekend door Gates en Papias (1971). Niet alleen grootte van het blad, stand ten opzichte van de zon, albedo en n spelen een rol, ook de weersomstandigheden (luchtvochtigheid, al of geen zon) bepalen welk effect de wind op de transpiratie zal hebben.

Uiteraard kan de luchtvochtigheid een sterke invloed hebben op de intensiteit van de transpiratie en zo op de bladtemperaturen. In droge lucht en bij een geringe transpiratieweerstand kan de bladtemperatuur aanzienlijk beneden de luchttemperatuur liggen. Lange (1959) vond dat bladeren van woestijnplanten in de zon temperaturen kunnen hebben die 13°C beneden de luchttemperatuur liggen en dat deze transpiratiekoeling van wezenlijke betekenis is bij het vermijden van letale temperaturen.

De temperatuur in bloemen kan aanzienlijk van de luchttemperatuur verschillen. Op het arctische Ellesmere Island (81°NB) zijn de bloemen van *Dryas integrifolia* steeds op de zon gericht. In het centrum van de bloem werden temperaturen tot 8°C boven de luchttemperatuur gemeten en insecten hierin bereiken temperaturen van meer dan 15°C boven de luchttemperatuur (Kevin, 1975). Deze verschillen daalden tot de helft of tweederde wanneer de bloemkroon verwijderd werd. Kevin hecht grote betekenis aan de parabolische vorm van de bloemkroon waardoor de zonnestraling in een brandpunt geconcentreerd zou worden. We vermoeden dat de parabolische vorm niet voldoende benaderd wordt en dat de reflectie te diffuus is om van een echte focussing te kunnen spreken. Er zal wel een zekere concentratie van de zonnestraling in het centrum van de bloem kunnen optreden; daarnaast heeft de bloemkroon een remmend effect op de luchtbeweging.

3.1.4 Warmte- en waterhuishouding van poikilotherme dieren

Men kan natuurlijk de warmte- en waterhuishouding van allerlei biologische objecten op dezelfde manier bekijken als dat hier voor een blad gedaan is. Wat de noodzaak van waterverlies betreft bestaan er grote verschillen. De groene plant moet voor de fotosynthese koolzuur onttrekken aan lucht met een CO_2 -gehalte van $0,03\%$. Het koolzuurgas volgt dezelfde weg als de waterdamp maar in omgekeerde richting. De intensiteit van de koolzuurassimilatie is daardoor sterk gekoppeld aan de intensiteit van de transpiratie. Beperking van het waterverlies leidt noodzakelijkerwijs tot beperking van de fotosynthese.

Waar alleen ademhaling optreedt (planten 's nachts, dieren), geldt dat ook voor de opname van zuurstof in het algemeen een zeker waterverlies op de koop toe genomen moet worden. Het grote verschil is echter dat het ademhalingsproces, dat van vergelijkbare sterkte is als de CO₂-assimilatie, maar tegengesteld gericht, O₂ kan onttrekken aan lucht met een zuurstofgehalte van 20%. De sterkte van het luchttransport en dus van het waterverlies kan derhalve gering zijn ten opzichte van een groene plant overdag, zonder dat dit tot beperking van de ademhalingsintensiteit hoeft te leiden. Bovendien kunnen dieren met een geringe transpiratieweerstand (en ook schimmels) leven in een milieu met een geringe stralingsintensiteit en daardoor vaak hoge luchtvochtigheid.

Voor slakken vond Machin (1964) dat de weke delen verdampen als een vrij wateroppervlak. Amfibieën hebben een vochtige huid en daardoor een sterke transpiratie. Een 'bullfrog' handhaafde in de zon (700 W/m²) bij een windsnelheid van 30 cm/s een temperatuur van slechts 3°C boven de luchttemperatuur en 10°C boven de natte-boltemperatuur (Tracy, 1975). Dit wijst erop dat een groot deel van de opgenomen energie via de verdamping werd afgevoerd. Deze dieren namen via de huid water op uit de vochtige ondergrond. Volgens Wygoda (1984) is de weerstand tegen waterverlies bij kikkers, uitgezonderd boomkikkers, nauwelijks groter dan bij een vrij wateroppervlak. Bij boomkikkers ligt de weerstand enige malen hoger.

In tabel 31 zijn voor een aantal arthropoden, waarvoor in de literatuur transpiratie-intensiteiten zijn opgegeven als functie van oppervlakte en verzadigingsdeficit, de waarden van *n* berekend. Dit is bij benadering mogelijk wanneer een plausibele waarde voor de warmteoverdrachtscoëfficiënt gevonden kan worden. In veel gevallen is de transpiratie zo gering dat ze slechts een geringe post op het energiebudget vormt. Veel insecten gedragen zich thermisch als een droog object, maar bij sterk transpirerende arthropoden zoals de strandpissebed *Ligia oceanica* kan de transpiratie ongetwijfeld een belangrijke invloed op de temperatuur hebben (Edney, 1957). Barton-Browne (1964) wijst erop dat de transpiratie via stigmata bij insecten veel overeenkomst vertoont met de transpiratie van een blad via de huidmondjes. Kleur en beharing kunnen hier sterk variëren en een grotere invloed op de energiehuishouding hebben.

Willmer en Unwin (1981) hebben temperaturen van insecten in de zon gemeten. Ze

Tabel 31. Waarden van *n* voor verschillende Arthropoden.

Soort	<i>n</i>
<i>Acarus siro</i> (Acaridae)	1175
<i>Tenebrio molitor</i> , larve (Coleopt.)	333
<i>Calliphora</i> sp. (Dipt.)	317
<i>Glossina</i> sp. (Dipt.)	999
<i>Periplaneta americana</i> (Orthopt.)	74
<i>Scolopendra</i> sp. (Centip.)	35
<i>Porcellio scaber</i> (Isopod.)	29
<i>Glomeris</i> sp. (Millip.)	12,5
<i>Philoscia</i> sp. (Isopod.)	7,7

vonden bij een stralingsintensiteit van $840-900 \text{ W/m}^2$ en zwakke wind voor grote insecten ($90-100 \text{ mg}$) $\Delta t = 10^\circ\text{C}$; voor kleinere insecten ($26-27 \text{ mg}$) 5°C . Voor de kleinste (3 mg) was er vrijwel geen verschil met de luchttemperatuur. De invloed van de afmeting is dus groot, in overeenstemming met wat Sinclair bij kleine bladeren vond.

Terwijl hier organismen vergeleken werden die zich in dezelfde situatie bevonden, kunnen we ook een ander aspect van de zaak bekijken, n.l. het verband tussen afmeting en de mogelijkheid om een plaats in te nemen in het veld van mogelijkheden dat het microklimaat biedt. Wat de temperatuur betreft hebben we gezien hoe sterk de temperatuur aan de oppervlakte kan verschillen van die op grotere hoogte en hoe sterk de gradiënten zijn in de eerste centimeters. Een organisme met afmetingen in de orde van een millimeter kan als het ware deel uitmaken van de oppervlakte en nauw gekoppeld zijn aan de temperatuur daarvan. Bij de genoemde stralingsintensiteiten kan de oppervlaktetemperatuur van de bodem gemakkelijk 40°C boven de luchttemperatuur liggen. Een klein mobiel organisme kan de mogelijkheden uitbuiten die de grenslaag biedt inzake kleinschalige verschillen in temperatuur en stralingshuishouding. Een groter organisme kan dit niet, maar heeft ten opzichte van de omringende lucht een grotere thermische zelfstandigheid doordat de warmteoverdrachtcoëfficiënt zoveel kleiner is. Daardoor en doordat het in het algemeen meer mobiel is, kan het ongunstige omstandigheden in de grenslaag beter ontwijken. Ook zijn de omstandigheden iets hoger boven de grond minder extreem. Maar grotere afmetingen betekenen in het algemeen een omgeving met sterkere luchtbeweging. Grotere afmetingen betekenen ook een grotere thermische traagheid. Grote reptielen kunnen alleen in warme streken een voldoende hoge lichaamstemperatuur bereiken.

Wat de vochtigheid betreft geldt voor de uitwendige grenslaag hetzelfde als wat gezegd werd over de temperatuur. Bij overdracht van waterdamp vanuit het organisme is echter dikwijls de inwendige weerstand belangrijker en niet gerelateerd aan de afmetingen (zie 1.6, 1.8 en 1.9). De afmeting speelt ook een belangrijke rol in verband met het feit dat hoge vochtigheden vooral in dichte vegetaties optreden, waarin een klein dier zich beter kan bewegen dan een groot. Tenslotte geldt dat grotere afmetingen voor de waterhuishouding een gunstigere verhouding tussen oppervlakte en inhoud opleveren en dat voor een klein organisme het gebruik van de thermische mogelijkheden die bij voorbeeld een warme droge grenslaag biedt hoge eisen stelt aan de waterhuishouding.

3.1.5 Warmte- en waterhuishouding van homoiotherme dieren

Bij homoiotherme dieren gaat het in essentie om een kern van levend weefsel die op een constante temperatuur wordt gehouden en die omgeven is door een laag isolerend materiaal. Als de lichaamstemperatuur t_b hoger is dan de temperatuur aan de buitenzijde van het haren- of verenkleed (t_o), dan is er een warmtestroom naar buiten. Het is de invloed van de omgevingsfactoren op deze warmtestroom waar het hier om gaat.

De energiebalans voor een stukje oppervlak ziet er als volgt uit:

$$R_{\text{net}} + \frac{\lambda}{d} (t_b - t_o) = \alpha(t_o - t_l) \quad (3.4)$$

Hierin is de R_{netl} de netto door het oppervlak geabsorbeerde straling. De tweede term is de gezochte warmtestroom, waarbij λ de warmtegeleidingscoëfficiënt van het haren- of verenkleed is en d de dikte. De term achter het gelijkteken is de warmteoverdracht aan de lucht waarbij t_l de luchttemperatuur is. Schrijven we $(t_o - t_l) = \Delta t$ dan is verg. 3.4 als volgt om te vormen:

$$R_{\text{netl}} - \alpha_{\text{str}} \Delta t + \alpha_{\text{gel}}(t_b - t_l - \Delta t) = \alpha \Delta t \quad (3.5)$$

Hierin is R_{netl} de nettostraling als het oppervlak de luchttemperatuur heeft en α_{str} geeft aan de toename van de warmtestraling voor iedere °C die het oppervlak warmer is dan de lucht (zie 1.9). Omdat het hier gaat om een grootte met dezelfde dimensie als een warmteoverdrachtcoëfficiënt ($\text{W}/(\text{m}^2 \cdot \text{K})$) schrijven we α_{str} . Evenzo duiden we λ/d aan als α_{gel} .

Uit verg. 3.5 is Δt op te lossen:

$$\Delta t = \frac{R_{\text{netl}} + \alpha_{\text{gel}}(t_b - t_l)}{\Sigma \alpha} \quad (3.6)$$

Hierin is $\Sigma \alpha = \alpha + \alpha_{\text{str}} + \alpha_{\text{gel}}$. We brengen nog even in herinnering dat voor de gezochte warmtestroom W geldt (verg. 3.4 en 3.5):

$$W = \alpha_{\text{gel}}(t_b - t_l - \Delta t) \quad (3.7)$$

Als we hierin de waarde van Δt uit verg. 3.6 invullen dan levert dit na enige omvorming op:

$$W = \frac{\alpha_{\text{gel}}}{\Sigma \alpha} \left\{ (t_b - t_l) \cdot (\alpha + \alpha_{\text{str}}) - R_{\text{netl}} \right\} \quad (3.8)$$

Deze uitdrukking laat enige belangrijke conclusies toe. Als α_{gel} zeer groot wordt — slechte isolatie — dan nadert de term voor de haak tot 1. Het extreme geval is dat van een koperen bol die op de temperatuur t_b gehouden wordt. De invloed van de wind op de warmte-afgifte (via α) is dan groot. Als de waarde van α_{gel} klein is, is de invloed van de wind op de warmte-afgifte klein. Als alle parameters dezelfde blijven en alleen α_{gel} varieert, dan blijft de relatieve invloed van R_{netl} dezelfde. Met andere woorden de procentuele besparing op het warmteverlies door het organisme door bij voorbeeld gebruik te maken van de zonnestraling blijft gelijk ongeacht of het haren- of verenkleed dik of dun is.

Ter illustratie van verg. 3.8 berekenen we de noodzakelijke stofwisselingsintensiteit voor een koolmees (lichaamstemperatuur 42°C) die overnacht in resp. het open veld en een dicht sparrebos. We nemen aan dat de mees 's nachts zijn kop tussen de veren steekt en dan bestaat uit een bolletje levend weefsel met een diameter van 3 cm, omgeven door veren zodat de buitendiameter 5,5 cm wordt. De oppervlakte van de bol is dan 95 cm². We nemen voor het warmtegeleidingsvermogen $\lambda = 0,04 \text{ W}/(\text{m} \cdot \text{K})$ (Evans

& Moen, 1975). De waarde van α_{gel} mogen we niet zonder meer gelijk stellen aan λ/d . Dat geldt alleen voor een vlakke wand en zou bij benadering juist zijn als de dikte van de isolerende laag gering was vergeleken met de diameter van de bol. Volgens de warmtetechnische literatuur geldt:

$$\alpha_{\text{gel}} = \frac{\lambda}{(r_u - r_i) \cdot (r_u/r_i)} \quad (3.9)$$

De straal van de buitenste bol is $r_u = 2,75$ cm en van de binnenste bol $r_i = 1,5$ cm. Op grond van bovengenoemde gegevens wordt $\alpha_{\text{gel}} = 1,75$ W/(m²·K). We vullen nu een aantal plausibele waarden in voor de omgevingsparameters. Voor het open veld: luchttemperatuur -5°C ; oppervlaktetemperatuur van de bodem -10°C ; $\alpha = 14$ W/(m²·K); $\alpha_{\text{str}} = 4,8$ W/(m²·K). Voor een horizontaal oppervlak dat naar beneden gericht is wordt $R_{\text{netl}} = -22$ W/m². Voor een horizontaal oppervlak dat naar boven gericht is (zie 1.5.2) is een plausibele waarde $R_{\text{netl}} = -110$ W/m². Voor de mees als geheel is als gemiddelde waarde $R_{\text{netl}} = -66$ W/m² een goede benadering. Voor het bos: luchttemperatuur -2°C (zie 2.4.1); $\alpha = 7$ W/(m²·K); $\alpha_{\text{str}} = 4,8$ W/(m²·K); $R_{\text{netl}} = 0$ W/m² (de omgeving heeft immers ongeveer de luchttemperatuur). Ingevuld in verg. 3.8 vinden we voor het open veld $W = 80,9$ W/m² en in het bos $W = 67,0$ W/m². Vergeleken bij het open veld geeft het bos dus een energiebesparing van 17%.

Het is interessant deze cijfers te vergelijken met de stofwisselingsintensiteit van een echte mees. Mertens en Gavrilloff (in: Pinowski en Kendeigh, 1977) geven voor de stofwisselingsintensiteit van een rustende mees in een neutrale stralingsomgeving bij een temperatuur van -2°C 0,50–0,71 W. Voor de modelmees (oppervlakte 95 cm²) zou dit 0,64 W zijn. Voor de mees in de afgesloten ruimte waar de stofwisselingsgegevens bepaald werden zal de waarde van α ook nog wat lager gelegen hebben (ca. 4,5 W/(m²·K)) dan de 7 W/(m²·K) die we voor het bos hebben aangenomen.

Het is ook instructief de parameters in verg. 3.8 te variëren en de invloed daarvan op W te bekijken. Zo heeft bij voorbeeld een afname van de dikte van het verenkleed tot 1 cm ($r_u = 2,5$ cm) slechts een vrij geringe invloed op de totale warmte-afgifte van de modelmees omdat met de afname van r_u α_{gel} wel afneemt maar ook de oppervlakte afneemt tot 78,5 cm² (verg. 3.9). Men kan ook de grootte van het dier variëren uitgaande van de veronderstelling dat de dikte van het verenkleed evenredig is met de diameter. Evenzo kan men verschillende waarden van α kiezen bij verschillende waarden van R_{netl} , positieve en negatieve. Men neme bij voorbeeld $\alpha = 7$ W/(m²·K) en $R_{\text{netl}} = 150$ W/m² (in de zon, uit de wind) en $\alpha = 20$ W/(m²·K) en $R_{\text{netl}} = 0$ W/m² (uit de zon, in de wind), beide bij een luchttemperatuur van 0°C . Het is duidelijk dat de eerste situatie een energiebesparing van enige tientallen procenten kan opleveren ten opzichte van de tweede. Dit kan zeker van groot belang zijn — soms zelfs van beslissende betekenis — maar er blijft een groot verschil met de koudbloedigen die geheel afhankelijk zijn van hun omgeving.

De invloed van de wind (via α) is gering in ons model. In werkelijke metingen is deze invloed veel groter (Evans & Moen, 1975, Mayer c.s., 1982), maar nog altijd klein vergeleken met een 'naakt' oppervlak. Dit wijst erop dat de wind wel enigszins in het verenpak binnendringt en de warme lucht eruit weg zuigt, anders gezegd: α_{gel} groter maakt.

We lieten nog een post op de energiebalans buiten beschouwing. Om de nodige energie te kunnen leveren is een bepaalde stofwisselingsintensiteit vereist. Daarvoor moet via de ademhaling een bepaalde hoeveelheid zuurstof worden opgenomen. Deze is weinig afhankelijk van wat er verbrand wordt: koolhydraat, eiwit of vet. Per gram gebruikte zuurstof wordt gemiddeld 15 kJ warmte geproduceerd. Een liter lucht bevat 0,29 g zuurstof. De ademplucht moet worden verwarmd tot lichaamstemperatuur en met waterdamp worden verzadigd. Zo is er een schatting te maken van de hoeveelheid warmteverlies die de ademhalingsintensiteit, nodig voor een bepaalde hoeveelheid stofwisselingsenergie, noodzakelijkerwijs ten minste met zich meebrengt. In dit geval is dit circa 5% van de geproduceerde energie, wat na te rekenen is met de gegevens uit Tabel 3 en 11. Onze schatting is in goede overeenstemming met gemeten waarden (Shilov, 1973; Evans & Moen, 1975).

Zo komen we op grond van een eenvoudig model tot een realistische schatting van de energiehuishouding van een warmbloedig dier en van de invloed van de omgevingsfactoren hierop. We kozen opzettelijk een geval waarbij de verdamping een geringe rol speelt in de energiehuishouding. Als het er om gaat overtollige warmte kwijt te raken kunnen hijgen (vogels en zoogdieren) en vochtverdamping via de huid (zoogdieren) een belangrijke component van de warmtebalans vormen. Porter en Gates (1969) en Monteith (1973) geven afleidingen die ook van verg. 3.1 uitgaan, maar we menen dat verg. 3.8 het verband tussen W en de omgevingsparameters op de meest doorzichtige manier weergeeft.

Porter en Gates en anderen (Gates, 1980) hebben voor verschillende warmbloedige diersoorten berekend bij welke combinaties van temperatuur, wind en straling zij hun lichaamstemperatuur constant kunnen houden, hierbij uitgaande van de minimale en de maximale waarde die de stofwisselingsintensiteit kan bereiken. Ze komen zo tot diagrammen die aangeven in welk deel van de driedimensionale klimaatruimte luchttemperatuur-wind-straling een dier zich kan handhaven.

3.2 Resistentie en preferentie

We komen nu tot de vraag hoe plant en dier gebruik maken van de mogelijkheden die het microklimaat biedt en hoe zij zijn aangepast aan de eisen die dit microklimaat aan de planten stelt. Het meest voor de hand liggende, bijna triviale geval is de betekenis van extremen, bij voorbeeld van maximum- en minimumtemperaturen in verband met letale temperaturen.

De hoogste temperaturen waaraan mossen en lichenen zijn blootgesteld, liggen ongetwijfeld dicht bij de hoogste gemeten bodemoppervlaktetemperaturen. Het gaat hier immers om uitgedroogde planten, die in fysische eigenschappen weinig van droge humus verschillen. Lange (1953, 1954, 1955) heeft de temperaturen bepaald die door allerlei mossen en lichenen in droge toestand nog verdragen worden. Soorten van hete droge standplaatsen, zoals *Cladonia pyxidata* en *Polytrichum piliferum*, verdroegen temperaturen van 90–100°C. Deze soorten zijn dus ruimschoots aangepast aan de eisen die de standplaats stelt.

Voor zaden geldt dit in nog sterkere mate, hier liggen de letale temperaturen doorgaans aanzienlijk boven 100°C (Levitt, 1972). We vonden dat zaden van *Erodium cicutarium* spp. *dunense* en *Phleum pratense* een behandeling van 2 h bij 110°C zonder

enige schade verdroegen.

De meeste diersoorten kennen deze gedehydrerde ruststadia niet. Wanneer dit wel het geval is, is de resistentie tegen hoge en lage temperaturen eveneens extreem. Zo verdraagt de larve van *Polypedilum vanderplanki*, een Afrikaanse mug, in uitgedroogde toestand temperaturen tussen -270 en 100°C , terwijl cysten van *Tylenchus (Nematoda)* zelfs 150°C verdragen. Meestal wordt extreme uitdroging niet verdragen en zijn de letale temperaturen veel minder extreem. De hoogste temperaturen die door insecten (imagines) verdragen worden liggen meestal tussen 40 en 50°C (Cloudsly-Thompson, 1964).

De eieren en larven van de schorskever *Ips typographicus* stierven bij temperaturen van $42-52^{\circ}\text{C}$, die optraden in het cambium van geveld dennestammen (Schwerdtfeger, 1963). Voor loopkevers liggen de letale temperaturen tussen 47 en 52°C (Thiele, 1977), voor de wolfsspinnen *Pirata piraticus* en *Lycosa pullata* bij resp. 35 en 43°C (Nørgaard, 1951).

Aan hogere planten zijn veel bepalingen gedaan van de resistentie tegen hoge temperaturen. Zo vond bij voorbeeld Lange (1959, 1961, 1963) dat de temperaturen waarbij de bladeren beschadigd werden voor een groot aantal groene planten bij $45-55^{\circ}\text{C}$ lagen. Voor woestijnplanten bleek soms de transpiratiekoeling essentieel. Kainmuller (1975) vond bij planten uit het hooggebergte dat in de zomer de letale temperaturen bij $50-60^{\circ}\text{C}$ lagen. In de winter nam de hiteresistentie soms zelfs nog wat toe, wel een bewijs hoezeer warmte- en kouderesistentie gekoppeld zijn (Levitt, 1972). Bij succulente planten kan de hiteresistentie zelfs nog hogere waarden bereiken. De bladeren van *Sempervivum arachnoideum* verdroegen temperaturen tot 64°C (Larcher, 1980). Gezien de sterkte van de zonnestraling in het hooggebergte en de levensvorm van de planten aldaar zijn er hoge bladtemperaturen te verwachten. Larcher (1977) vond temperaturen tot 55°C bij *Sempervivum*-soorten.

In de natuur zijn vrijwel nooit duidelijke gevallen van beschadiging door hoge temperaturen te vinden, hoewel de marge tussen de optredende temperaturen en de temperaturen die nog juist verdragen worden niet groot kan zijn. Een veel geciteerd voorbeeld is het optreden van Fussringelkrankheit waarbij kiemplanten van de grove den aan de voet beschadigd worden door hoge temperaturen (Münch, 1914). We hebben dit zelf nooit gezien. Uit de bosbouwkundige literatuur is bekend dat vrijstaande beuken met hun zeer dunne schors vaak aan de zuidzijde van de stam hiteschade onder vinden in hun cambium, met name aan de stamvoet en langs asfaltwegen die veel zonlicht reflecteren en ook zelf veel hitte uitstralen (Bernatzky, 1978). Deze vermeldt dat bij een luchttemperatuur van 32°C de temperatuur van het cambium aan de zuidzijde 53°C bedroeg, en als men de stam wit verfde, slechts 42°C . In de winter kunnen verschillen van 30°C optreden tussen het cambium aan de zuidzijde van de stam enerzijds en dat aan de noordzijde en de luchttemperatuur anderzijds. Het voorbijtrekken van een wolk kan dan binnen drie minuten een temperatuursverandering van 10°C veroorzaken. Deze snelle variaties zijn schadelijker dan hoge temperaturen alleen (Litzow & Pellet, 1983).

De rozetbladeren van *Hieracium pilosella* sterven vaak af na een langdurige hitteperiode. Het is dan echter niet duidelijk of hoge temperaturen of watergebrek de oorzaak zijn.

Aan de andere zijde van het veld van mogelijkheden staat de resistentie tegen lage

temperaturen. Onder de planten behoren de lichenen tot de meest kouderesistente organismen. Antarctische lichenen kunnen zelfs in natte toestand temperaturen van -196°C doorstaan (Lange & Kappen, 1972) en een mediterraan licheen, *Cladonia convoluta*, zelfs nog -50°C , veel lagere temperaturen dus dan op hun natuurlijke standplaatsen voorkomen (resp. -88°C en -10°C als absolute minima). Sommige arctische en antarctische lichenen kunnen nog actief fotosynthetiseren bij -24°C (Lange, 1963). Nog extremer is de koudetolerantie van cysten van aaltjes van het geslacht *Tylenchus* (*Nematoda*): -272°C . Ook de larven van de al eerder genoemde Afrikaanse mug *Polypedilum vanderplanki* verdragen nog -270°C .

Woudenberg (1969) heeft voor vruchtbomen een samenvatting van de literatuur gegeven. Globaal kan voor appel, peer, pruim, perzik en kers worden gezegd dat vorstschade optreedt bij de volgende temperaturen: knopstadium, -4°C ; bloem, -2 tot -3°C ; jonge vrucht, -1 tot -2°C . Voor wilde kruiden en grassen lijken de temperaturen die verdragen worden in het algemeen lager te liggen. Kainmüller (1975) geeft op dat bladeren van planten in het hooggebergte tijdens de vegetatieperiode bij -6 tot -8°C worden beschadigd.

Het laat zich aanzien dat in het laagland bij veel soorten het resistentieniveau ook in deze buurt ligt.

Reichelt (1954) constateerde in grasland na een week in mei met zware nachtvorsten (minima op 10 cm tot $-9,5^{\circ}\text{C}$) vorstschade aan de volgende grassen, gerangschikt volgens afnemende schade:

Bromus erectus (warmteminnend, koude mijdend, Zuid- en West-Europa)

Alopecurus pratensis

Anthoxantum odoratum

Dactylis glomerata

Bromus mollis (warmteminnend)

Arrhenaterum elatius (warmteminnend, niet hoog in gebergte)

Trisetum flavescens (montaan-subalpien)

Holcus lanatus

Festuca pratensis

Poa pratensis (tot ver in Noord-Europa en zelfs in Noord-Siberië)

Festuca rubra

In de duinen werd na een nacht (26–27 april 1959) met een minimumtemperatuur van $-8,8^{\circ}\text{C}$ op 10 cm hoogte vorstschade geconstateerd aan: *Bryonia dioica* (z), *Rosa spinosissima* (z), *Rumex acetosa*, *Sambucus nigra*, *Ligustrum vulgare* (z), *Eupatorium cannabinum*, *Valeriana dioica*, *Hippophae rhamnoides* en *Crataegus monogyna*. De soorten zijn weer gerangschikt volgens afnemende schade. De met (z) gemerkte soorten zijn vooral in Zuid- en Midden-Europa verbreid.

Soorten die regelmatig een duidelijke schade vertonen na zware nachtvorsten in het voorjaar zijn *Achillea millefolium*, *Holcus lanatus* en *Anthoxantum odoratum*. Bij riet komt op plaatsen waar het niet in het water groeit regelmatig nachtvorstschade aan de groeipunten voor. Op de heide trad na zware nachtvorsten (-10°C) in begin mei schade op aan *Sorbus aucuparia* en *Prunus serotina*. Einde mei, begin juni kan hier aan lage eikenstruiken zware nachtvorstschade optreden die pas weer hersteld wordt wanneer het Sint-Janslot uitloopt.

Het gaat in al deze gevallen om soorten met een groot herstelvermogen, waarbij over een langere periode het effect van de beschadiging niet groot lijkt te zijn. Dat op de natuurlijke standplaats de marge tussen de temperaturen die optreden en die welke nog juist worden verdragen, maar gering is, lijkt voor een aantal soorten wel waarschijnlijk. Inheemse soorten waarvoor nachtvorst een duidelijke beperkende factor voor de verspreiding lijkt te zijn zijn de gaspeldoorn (*Ulex europaeus*) en de adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*). In Drenthe sterft de gaspeldoorn 's winters vaak tot op de grond of helemaal af, in de duinen niet. Ook de brem (*Sarothamnus scoparius*) sterft in strenge winters vaak bovengronds af. De sterk nachtvorstgevoelige adelaarsvaren (*Pteridium aquilinum*), die op de Britse eilanden zeer agressief is, is hier beperkt tot groeiplaatsen die wat betreft nachtvorst gunstig liggen, op oost-, zuid- en westhellingen en dikwijls onder beschutting van bomen of dicht bij zee.

Als soorten die ook op de sterkst door nachtvorst getroffen standplaatsen geen schade vertonen, noemen we struikheide (*Calluna vulgaris*), bochtige smele (*Deschampsia flexuosa*) en kraaiheide (*Empetrum nigrum*).

De literatuur op het gebied van hitte- en kouderesistentie is zeer uitgebreid (Precht c.s., 1973; Levitt, 1972; Larcher, 1980). We hebben hier slechts enige voorbeelden gegeven die de relatie laten zien tussen het resistentieniveau en de extremen die op de natuurlijke standplaats optreden en alleen voor die gevallen waarbij verschillen in microklimaat een rol kunnen spelen. We merken nog op dat extreme temperaturen, zowel hoge als lage, nog dagenlang hun invloed kunnen doen gelden in de vorm van een sterk geremde fotosynthese, ook zonder dat zichtbare beschadigingen optreden.

De niet actieve stadia van insecten en andere Arthropoden zijn in de winter vaak zeer resistent tegen lage temperaturen, hoewel een extreme resistentie, zoals bij planten gevonden wordt, zelden voor schijnt te komen, en in het algemeen de marge tussen het resistentieniveau en de optredende temperaturen niet groot schijnt te zijn. Een gedeeltelijke beschadiging en een daarop volgend herstel is hier uiteraard niet mogelijk. Luff (1966) onderzocht de kouderesistentie bij drie keversoorten, zowel in het veld als in het laboratorium. Hij vond onder natuurlijke omstandigheden bij temperaturen tussen $-8,5$ en $-10,5^{\circ}\text{C}$ een sterfte van 100% bij de loopkevers *Dromius melanocephalus* en *D. linearis* en tussen 42 en 65% bij de kortschildkever *Stenus clavicorius*. Bij -5°C lag de sterfte voor alle drie de soorten bij circa 20%. Het beschermend effect van dichte pollen van *Dactylis glomerata*, waar in deze nachten de temperatuur niet beneden -4°C daalde, was zeer duidelijk. Slechts bij *D. melanocephalus* trad nog enige sterfte op bij temperaturen van -2 tot -4°C . De vorstresistentie van deze soorten in het laboratorium, lag enige graden lager dan in het veld. Het betrof hier bepalingen in de winter. In april lagen de letale temperaturen bij *S. clavicorius* bij $-5,8^{\circ}$ en bij *D. linearis* bij $-3,2^{\circ}\text{C}$, beide gemeten in het laboratorium. Voor de verspreiding buiten moeten lage minimumtemperaturen en de mogelijkheid deze te ontwijken dus wel van grote betekenis zijn.

Met betrekking tot de preferentie voor of een gunstige werking van hoge temperaturen zoals ze alleen in bepaalde situaties in het microklimaat te vinden zijn, zijn enige interessante voorbeelden te noemen. Dat de kieming van zaden vaak bevorderd wordt door een korte blootstelling aan een hoge temperatuur, het zogenaamde eesten, is al lang bekend. Grevillius (1928) beschrijft al hoe de kieming van heizaad wordt bevorderd door een korte behandeling bij een temperatuur van 70°C . Capon en Asdall

Tabel 32. Voorkeurstemperaturen van enige poikilotherme dieren. Voor zover niet anders vermeld, betreft het sprinkhanen.

<i>Chorthippus albomarginatus</i>	37,7 ¹
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>	38,9 ¹
<i>Glyptobothrus brunneus</i>	35,9 ¹
<i>Oedipoda coerulescens</i>	44,7 ²
Soorten (2) van vochtig grasland	41,7-42,0 ²
Soorten (11) van matig warme situaties	42,6-43,8 ²
Soorten (5) van droog grasland	43,5-45,8 ²
<i>Myrmeleon formicarius</i> , larve. (<i>Neuropt.</i>)	45,0 ²
<i>Cicindela hydrida</i> (<i>Col.</i>)	44,0 ²
<i>Phylan gibbus</i> (<i>Col.</i>)	38,0 ³
<i>Lacerta vivipara</i> (Hagedis)	37,5 ²
<i>Lacerta agilis</i> (Hagedis)	38,5 ²

¹ Bron: Gärdefors (1966)

² Bron: Herter (1962)

³ Bron: Van Heerdt (1956)

(1967) vonden dat verschillende woestijnplanten alleen goed kiemen na een behandeling bij 50°C.

Een duidelijke voorkeur voor hoge temperaturen vertonen veel bodemschimmels (microfungi) die zich het best ontwikkelen bij temperaturen van 40–50°C. Het lijkt goed mogelijk dat even onder het bodemoppervlak deze temperaturen regelmatig bereikt worden in combinatie met voldoende vochtigheid, vooral in organisch materiaal. Apinis (1965) vond deze schimmels vooral, en in alle ontwikkelingsstadia, in holle stengels van dode grassen. Het is ook van betekenis dat deze schimmels nog goed groeien bij een hoge zuigkracht (200–300 bar) dus bij een gering watergehalte van het substraat (Lynch & Poole, 1979).

Veel poikilotherme dieren hebben voorkeurstemperaturen van 30–40°C (Tabel 32), temperaturen die ver boven de heersende luchttemperatuur liggen. We vinden hier de beste voorbeelden van organismen waarvoor het bestaan van warme microklimaten een levensnoodzakelijkheid is. Door hun beweeglijkheid zijn ze in staat een dergelijke voorkeur duidelijk zichtbaar maken. Het zonnen van insecten en reptielen heeft al vroeg de aandacht getrokken. Heimans en Thijssen (1904) schrijven al in hun Wandelboekje (december): ‘Op den muur koesteren zich groote breede blauwe vliegen, de *Pollenia*’s’ en (maart) ‘nog trager sleept zich de adder naar den zuidkant van ’t bosch en rolt zich daar behaaglijk op’.

In enige gevallen is de functie van het zonnen op thermisch begunstigde plaatsen beter onderzocht. Mannelijke adders zoeken al in februari warme plaatsen op aan bosranden en dergelijke, waar ze zeer nauwkeurig een zó gunstige positie zoeken dat hun temperatuur, aan de oppervlakte van de slang gemeten, vrij precies 34°C bereikt, indien de luchttemperatuur, zonnestraling en wind dit mogelijk maken. Ze draperen hierbij hun kronkels zo gunstig mogelijk en maken zich plat in een positie zoveel mo-

gelijk loodrecht op de zonnestraling. Ze bereiken hierbij temperaturen die dikwijls 25°C boven de luchttemperatuur liggen en soms hoger zijn dan de oppervlaktetemperaturen in de onmiddellijke omgeving (Stoutjesdijk, 1977). Saint Girons (1975) liet adders muizen met een zendertje inslikken en vond zo, telemetrisch, dat de inwendige voorkeurstemperatuur 31,3–32,5°C bedroeg; het vrijwillig verdragen maximum was 33,2–33,9°C. Deze cijfers zijn in goede overeenstemming met de temperaturen die aan de buitenzijde van de adder met een stralingsthermometer werden gemeten.

Dit zonnen is van fundamentele betekenis voor de spermatogenese (Viitanen, 1967) en dat geldt ook voor vele andere reptielen (Dawson, 1975). Later zonnen ook de wijfjes, wat voor de ontwikkeling van de eieren bij deze ovovivipare dieren van betekenis is.

Het is duidelijk dat een gunstig microklimaat met beschutting tegen de wind, een 'warm' substraat (b.v. dennenaalden) en de vaardigheid van de dieren om een goede plek te kiezen hier samengaan. Later in het voorjaar kiezen de adders minder warme, bij voorbeeld gedeeltelijk beschaduwde, plaatsen waar ze ook weer hun voorkeurstemperatuur van circa 34°C bereiken.

Voor hagedissen geldt mutatis mutandis hetzelfde. *Lacerta agilis*, de zandhagedis, bereikte bij voorbeeld met zonnig winderig weer in februari (luchttemperatuur 8°C) op een van de weinige beschutte plekjes die in de omgeving te vinden waren, een temperatuur van 29°C.

Ook de verspreiding van deze warmteminnende dieren is een indicatie voor de betekenis van het zonnen in een gunstige situatie. *Lacerta agilis* komt in Engeland niet ten noorden van de Mersey voor, maar in het veel zonniger Scandinavië tot in Karelië (Jackson, 1978). Iets dergelijks geldt ook voor veel vlinders.

De hoge temperaturen die op zuidhellingen van mierenhopen bereikt worden, werden al genoemd. Vanaf het midden van februari ziet men hoe rode bosmieren (*Formica rufa* en *F. polyctena*) op de zuidhelling van het mierennest samenklonteren. Ze zoeken hiertoe, zo nodig, de meest gunstige plaatsen op, bij voorbeeld in gaten die de groene specht in de hoop gemaakt heeft. Hier zijn beschutting tegen de wind en de meest gunstige expositie te vinden. Doordat ze een gesloten laag vormen is hun temperatuur goed met een stralingsthermometer te meten. Ze bereikten temperaturen tussen 28 en 32°C, 15 tot 20°C boven de luchttemperatuur. Bij hogere temperaturen worden de mieren zo actief dat ze zich verspreiden. Hogere oppervlaktetemperaturen dan 42°C vermijden ze. Tijdens het zonnen komen allerlei fysiologische processen op gang (Kneitz, 1964; 1970). Deze zijn ook histologisch aantoonbaar.

Mieren kunnen ook als 'Wärmeträgerinnen' fungeren (Zahn, 1957). De warmte die zij bij het zonnen verzamelen geven ze weer af dieper in het nest. Dit klopt ook kwantitatief goed met de veldsituatie, gezien de aantallen mieren en hun temperatuur.

Rupsen van de parelmoervlinder *Euphydryas aurinia* overwinteren en zijn al vroeg in het voorjaar actief. Ze zoeken voedsel in dichte vegetatie en zonnen dan op warme plaatsen zoals dorre bladeren en dood gras. Ze kunnen daarbij temperaturen tot 30°C boven de luchttemperatuur bereiken. De voedselconversie is bij 35°C het best (Porter, 1982).

De harige rupsen van de veelvraatvlinder *Macrothylacia rubi* zonnen in november op zonnige beschutte plekken in de heide. Voor de verpopping hebben ze behoefte aan warmte. De pop kan in een langwerpige spinsel op en neer schuiven om de gunstigste

positie ten opzichte van de zon te kiezen (Vink). Wolfsspinnen (*Lycosidae*) zijn ook in februari al actief op gunstige plaatsen zoals de zuidzijde van dorre graspollen. Ze zonnen ook de eiercocon die ze steeds met zich meedragen. Brandt (1974) beschrijft hoe *Pardosa lugubris* zich steeds zo bewoog dat de eiercocon een temperatuur van 28–30°C had.

Solbreck (1976) beschrijft hoe de wants *Lygaeus equestris* voor zijn migratievluchten afhankelijk is van een vrij hoge starttemperatuur die bereikt wordt door zonnen op een geschikt oppervlak zoals een rieten dak. Bij een luchttemperatuur van circa 10°C werden zo lichaamstemperaturen van 40°C bereikt en de lichaamstemperatuur waarbij de vlucht begon lag boven 30°C. Korte perioden van zonneshijn waarin een hoog activiteitsniveau mogelijk is, zijn hier dus van beslissende betekenis. Hetzelfde geldt voor het vangen van een prooi door wolfsspinnen, insecten en reptielen (Avery c.s., 1982).

In veel gevallen is de mogelijkheid van het zoeken van de gunstigste situatie ook gebonden aan een ruimtelijke differentiatie van het microklimaat op kleine schaal waardoor het dier als in een temperatuurorgel de gunstigste positie kan innemen. Lensink (1963) bestudeerde gedrag en microverspreiding van drie sprinkhaansoorten in droge duinen van Voorne. De vegetatie bestond uit een kleinschalig mozaïek van zeven typen, die duidelijk in vegetatiestructuur en in microklimaat verschilden. In voorjaar en vroege zomer migreren de dieren van de open, warme, zonnige typen naar de dichtere, koelere, vochtigere typen, maar de wijfjes keren terug naar de eerstgenoemde plaatsen om eieren te leggen. In koele zomers blijven de dieren langer op de open, zonnige plekken. De hoogste populatiedichtheden vond hij, waar de geschikte microklimaten voor het leggen van de eieren en het uitkomen van de larven grenzen aan plekjes met het meest gunstige microklimaat voor het leven van larven en volwassen dieren.

Volwassen heidekevers (*Lochmaea suturalis*) gaan in het voorjaar massaal vliegen, maar alleen als de zon schijnt bij windstil weer en de gemiddelde dagtemperatuur (weerhut) boven de 16°C stijgt. Zodra er wolken voor de zon komen of er wind opsteekt, staken zij hun vlucht (Van Schaik, Zillesen & Brunsting, 1983). Het profiteren van gunstige situaties is ook gebonden aan de mogelijkheid ongunstige perioden als het ware over te slaan evenals lichenen en mossen dat doen met droge perioden.

Wat betreft de voorkeur voor bepaalde microklimaten ligt de situatie bij planten veel gecompliceerder dan bij dieren, doordat wortel en bovengrondse delen een geheel verschillend milieu bewonen. Door de onbeweeglijkheid kunnen planten ook niet selectief gebruik maken van bepaalde gunstige situaties. Daardoor kan de situatie in een bepaald stadium, bij voorbeeld de kieming, van doorslaggevende betekenis zijn voor het verdere leven, dus ook voor de habitat van de volwassen plant.

Temperatuurfluctuaties zijn met alle mogelijke variaties in amplitude en periode een wezenlijke eigenschap van het klimaat in het algemeen en van het microklimaat heel in het bijzonder. De betekenis van de dagelijkse gang van de temperatuur voor de kieming van zaden is door verschillende auteurs aangetoond. Bij veel leguminosen maakt een behandeling met wisselende temperaturen, waarbij het maximum hoog ligt (60°C), de zaadhuid permeabel, zodat kieming kan optreden (Williams & Elliott, 1960; Quinlivan, 1966; Baskin and Baskin, 1974). Zaad van *Lycopus europaeus* kiemt niet bij een constante temperatuur en zeer goed bij een sterk wisselende dag- en nachttemperatuur, vooral wanneer de dagtemperatuur boven 25°C ligt (Thompson, 1969).

Dit is in goede overeenstemming met de temperaturen die aan natte modder gemeten worden. Het kiemingspercentage van *Holcus lanatus* neemt in het donker sterk toe met de amplitude van de temperatuurfluctuaties (Thompson, zie Grime, 1979). In dicht grasland kiemt dit gras slecht, in open plekken goed. De temperatuurfluctuaties bij de grond zijn in dicht grasland veel kleiner dan in open grasland.

Vrijwel niets is bekend over de betekenis van kortere temperatuurfluctuaties, zoals ze vooral in de onderste luchtlagen en aan de oppervlakte voorkomen met een periode van bij voorbeeld een half uur. Ze treden op bij wisselende bewolking en zijn het sterkst waar bodem en organismen snel en sterk reageren op directe zonnestraling, d.w.z. als hun volumenwarmte en albedo klein zijn. Bij *Gryllus bimaculatus*, een mediterrane kakkerlak, was de populatiegroei, bepaald door ontwikkelingssnelheid en aantal gelegde eieren, het hoogst bij om de twee uur wisselende temperaturen. Er werd echter alleen een vergelijking gemaakt met wisselingen van langere duur (met hetzelfde gemiddelde) en met constante temperaturen (Behrens c.s., 1983).

Weinig is ook bekend over de betekenis van de snelle temperatuurwisselingen die door thermische convectie tot stand komen en die met een tijdschaal van seconden gemeten worden. In de medische fysiologie zijn er indicaties dat snelle temperatuurfluctuaties gepercipieerd worden (Wachter, 1976). Terwijl het bij de mens gaat om temperatuurschommelingen tot hoogstens $1^{\circ}\text{C}/\text{s}$, zijn dicht bij de grond, tot ongeveer 10 cm boven een warm oppervlak, temperatuurschommelingen van ca. $10^{\circ}\text{C}/\text{s}$ te meten. Meeldraden van planten en andere fijne organen, zoals sprietten van insecten, kunnen deze snelle temperatuurwisselingen ongetwijfeld goed volgen. Een indicatie voor de betekenis van korte temperatuurschokken levert het werk van Kappen & Zeidler (1977). Zij vonden dat een behandeling van 15 s bij 40°C letaal was voor bladeren van *Populus deltoides*, terwijl een verblijf van langere duur bij hogere temperaturen niet schadelijk was.

Van bepaalde sprinkhanen komt van de eieren 39% meer uit bij wisselende temperaturen, zoals die in de natuur voorkomen, dan bij constante, gemiddeld even hoge temperatuur in een broedstroof, zelfs als dit de optimumtemperatuur betreft (Parker, 1930). Voor andere diersoorten kan het effect van wisselende temperaturen echter nul of zelfs nadelig zijn (Schwerdtfeger, 1963). Eieren van de salamander *Amblystoma punctatum* ontwikkelen zich even snel bij wisseltemperaturen van 5°C en 21°C (periode 6 h) als bij een constante temperatuur van 13° , maar veel sneller als de periode $5^{\circ}\text{C}/21^{\circ}\text{C}$ 12 h of 24 h bedroeg (Buchanan, 1940).

Preferentie voor een hoge luchtvochtigheid is een zo algemeen geval van binding aan een bepaald microklimaat dat hier met enkele voorbeelden volstaan wordt. De pissebed *Porcellio scaber* is in evenwicht met een relatieve vochtigheid van circa 95% (Den Boer, 1961). Bij hogere vochtigheden neemt het dier water op. In heldere windstille nachten zoekt het hogere niveaus, bij voorbeeld boomstammen, op waar de lucht niet geheel met waterdamp is verzadigd. Hierdoor raakt het een teveel aan opgenomen water kwijt (Kuenen, 1974). Zeer subtiele reacties op de relatieve vochtigheid vertonen ook de verschillende rassen van *Anopheles maculipennis*. Binnen het traject van 95–100% RH hadden de drie rassen elk een duidelijk verschillende voorkeur (Hundertmark, 1939). Het gaat hier om verschillen zoals ze in een heldere windstille nacht voorkomen tussen de lucht in een bos en daarbuiten.

Uiteraard moeten temperatuur- en vochtpreferentie in hun onderlinge samenhang

worden bekeken om tot een biologisch zinvol beeld te komen. Thiele (1977) heeft dit gedaan voor een groot aantal loopkevers. Hij onderscheidt de volgende preferenties. *Koel-vochtig*. Deze soorten worden gevonden in bossen, vooral in het montane beukenbos. Als voorbeeld wordt genoemd *Molops piceus* met een voorkeurstemperatuur resp. RH van 16,6–17,8°C en 74–79%.

Koel-droog. Deze voorkeur wordt slechts bij één soort gevonden: *Agonum assimile* (7,8–12,5°C, 45–54% RH). Voor deze bossoort is de droogtepreferentie onverwacht, maar de temperatuurpreferentie overheerst.

Warm-vochtig. Hier worden soorten van het geslacht *Bembidion* genoemd. Dit zijn als het ware miniatuur *Cicindela*'s. Ze hebben een voorkeur voor zonnige, kale, vochtige rivieroeveren. De voorkeur is goed te begrijpen uit wat eerder gezegd werd over de temperatuur van een nat oppervlak in de zon.

Warm-droog. Vooral soorten van droog grasland. Als extreme waarde van de voorkeurstemperatuur wordt genoemd 40–50°C voor *Callister lunatis*.

Onder de onderzochte soorten zijn er ook vele met een weinig uitgesproken temperatuur- en vochtpreferentie.

3.3 Fenologische aspecten

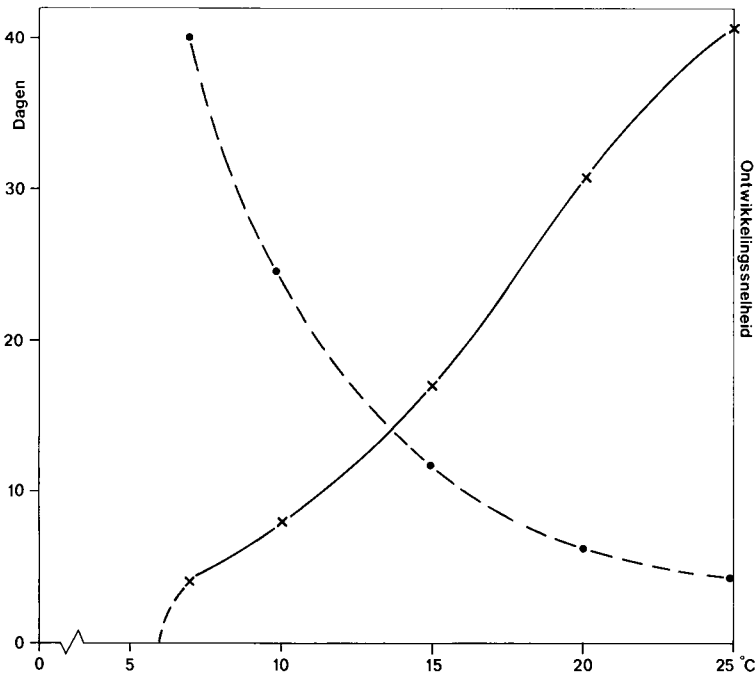
De betekenis van temperatuurverschillen in het microklimaat voor de ontwikkeling van planten en dieren wordt door allerlei fenologische gegevens geïllustreerd, zij het dat deze nog slechts fragmentarisch zijn. Onder het hoofdstuk expositie (1.16) gaven we al enige voorbeelden. In het algemeen kunnen microklimaatverschillen de spreiding in de tijd van de fenologische stadia aanzienlijk verhogen.

Bij de meidoorn (*Crataegus monogyna*) is de bloei veel vroeger bij op de grond liggende takken dan hoger aan de struik. Omgekeerd lopen eikenstruiken (*Quercus robur*) bovenaan eerder uit dan aan de takken vlakbij de grond en in het algemeen eerder op de 's nachts warme stuifzanden dan op de koude heide. Struikhei loopt op stuifzanden ook enige weken vroeger uit dan op de heide (Stoutjesdijk, 1959). De eiken op de heide lopen drie tot vier weken later uit dan elders. Dit schijnt gedeeltelijk genetisch bepaald te zijn want op stuifzanden lopen ze wel ongeveer veertien dagen eerder uit dan op de hei, maar zijn toch nog duidelijk verlaat vergeleken met bos- en laanbomen. Het kan echter ook een kwestie van bodemgesteldheid zijn. Bos- en laaggrond is vruchtbaarder dan stuifzand en heide en dat bevordert in het algemeen een vroege ontwikkeling.

Deze twee voorbeelden laten al zien dat waarschijnlijk in sommige gevallen de dagtemperaturen, in andere de nachttemperaturen bepalend zijn voor de ontwikkeling. Bij de tomaat wordt de groei hoofdzakelijk bepaald door de nachttemperatuur (Went, 1957). Mork (1941) daarentegen vond bij de spar dat de groei weliswaar 's nachts plaats vond, maar dat deze bepaald werd door de zes warmste uren overdag.

Er zijn ook gevallen bekend waarin binnen wijde grenzen de temperatuur helemaal geen invloed op de ontwikkeling heeft. Went (1957) vond bij voorbeeld dat de groei van de erwt tussen 4 en 20°C vrijwel onafhankelijk van de temperatuur is. Gezien het gedrag in het veld lijkt *Stellaria media* ook zo'n plant te zijn.

Groei en ontwikkeling beginnen echter in het algemeen bij een bepaalde temperatuur die afhankelijk is van de soort en de ontwikkelingsfase. Vanaf het ontwikkelings-



Figuur 51. De ontwikkelingsduur in dagen (onderbroken lijn) en relatieve ontwikkelingsnelheid (doorgetrokken lijn) voor de eieren van *Orthosia*-soorten (fruitmot) als functie van de temperatuur. Naar De Fluiter c.s. (1963).

nulpunt kan de snelheid van het groei- of ontwikkelingsproces sterk progressief met de temperatuur toenemen maar vaak is het verband ook goed door een rechte lijn te benaderen (Figuur 51). Bij de optimumtemperatuur is de snelheid van het proces maximaal en neemt dan bij verder toenemende temperatuur weer af. Het optimum kan vrij scherp zijn maar de ontwikkelingsnelheid kan ook over een breed temperatuurtraject weinig veranderen.

Het gaat hier om gecompliceerde processen die bepaald worden door een aantal elementaire processen elk met een eigen temperatuurafhankelijkheid (Went, 1944). In de gevallen waarbij de snelheid van een proces progressief met de temperatuur toeneemt, is een sterker effect van korte perioden van een verhoogde temperatuur te verwachten dan van eenzelfde maar gelijkmatige verhoging van de gemiddelde temperatuur. Dit was het geval in de experimenten van Dahl en Mork (1959) met de spar. Een afzonderlijke berekening van de groei voor kleine temperatuursintervallen gaf hier ook een beter resultaat dan het gebruik van een gemiddelde.

Wanneer de temperatuur fluctueert binnen een gebied waar de relatie met de groei lineair is, heeft een constante temperatuur hetzelfde effect als een wisselende temperatuur met hetzelfde gemiddelde. Dat dit geval zich werkelijk voordoet bewezen de experimenten van Arnold en Monteith (1974) over de groei van *Festuca ovina*. Hier was het verband tussen groei en temperatuur lineair van 5 tot 25°C. Bij vier andere grassen

Tabel 33. De temperatuur waarbij de ontwikkeling begint en de temperatuur waarbij 90% van de maximale ontwikkelingsnelheid bereikt wordt voor een aantal boomgaardvlin-ders.

Soort	Temperatuur voor begin	Temperatuur voor 90% max. ontwikkeling
<i>Adoxophyes reticulana</i> , ei	10,5	21
<i>A. reticulana</i> , larve	15	25
<i>Orthosia</i> sp., ei	6	22
<i>Orthosia</i> sp., larve	9	21
<i>Enarmonia pomonella</i> , ei	10	21
<i>Paniurna argyrana</i> , ei	10	19

vond Peacock (1976) tussen circa 0°C en 20°C ook ongeveer een lineair verband tussen groei en temperatuur.

Aan insecten zijn veel bepalingen gedaan over het verband tussen temperatuur en ontwikkelingssnelheid. Binnen een bepaald temperatuurtraject is het verband tussen ontwikkelingssnelheid en temperatuur vaak goed door een rechte lijn te benaderen, of door een sigmoïde kromme die niet sterk van een rechte lijn afwijkt (Thiele c.s., 1977; Joosse c.s., 1973; De Fluiter c.s., 1963, e.a.). Het traject tussen de drempelwaarde en de optimumtemperatuur is vaak zeer kort, voor insecten dikwijls niet meer dan 10°C (Tabel 33). Voor planten is de 'range' doorgaans aanzienlijk groter, zoals de gegevens over grassen laten zien. Dit houdt in dat kleine temperatuurverschillen al een groot effect kunnen hebben, vooral wanneer het ontwikkelingsnulpunt in het ene geval overschreden wordt en in het andere geval niet. Anderzijds zal het optimum al spoedig overschreden kunnen worden bij sterk verhoogde temperaturen, wanneer het gaat om niet of weinig beweeglijke ontwikkelingsstadia.

Dat de zaken ook nog ingewikkelder kunnen zijn bewees het werk van Richards (1957). Eieren van *Oncopeltus fasciatus*, een wants, ontwikkelden zich goed bij 17°C; de larven die er uit kwamen, ontwikkelden zich alleen tot volwassen insecten wanneer tijdens de ontwikkeling van het ei de temperatuur enige uren per dag boven 20°C gelegen had. De gemiddelde temperatuur kon dan onder 17°C liggen.

Over de betekenis van temperaturen onder het ontwikkelingsnulpunt is nog weinig bekend. In de experimenten van Richards verhinderde een dagenlang verblijf bij temperaturen onder de drempelwaarde een goede ontwikkeling bij hogere temperaturen daarna. Meer algemeen schijnt het geval te zijn waarbij het effect van temperaturen onder de drempelwaarde op nul gesteld kan worden. Dan kan ontwikkeling optreden bij wisselende temperaturen, ook als het gemiddelde onder de ontwikkelingsdrempel ligt (Behrens c.s., 1983).

In de fenologie wordt veelal gewerkt met graaddagen, dat wil zeggen met de som van de gemiddelde etmaaltemperaturen van het macroklimaat over een tijdvak, gerekend vanaf een bepaalde basistemperatuur, het ontwikkelingsnulpunt. Dit geeft in te

genstelling met wat men uit het bovenstaande zou verwachten vaak verrassend goede resultaten.

Bovendien is het moeilijk te begrijpen hoe de luchttemperatuur op 2 m als enige meteorologische parameter bruikbare waarden kan leveren omdat de temperatuur van het levende organisme zo sterk van de luchttemperatuur kan afwijken. Mogelijk is dit te danken aan de omstandigheid dat veel fenologische waarnemingen aan bomen en struiken gedaan worden, waar de temperatuurverschillen tussen het percipiërend orgaan en de lucht maar klein zijn. Overigens kunnen andere klimaatfactoren de correlatie verstoren: zowel Mork (1941) als Caprio (1974) vonden dat de graaddagenmethode niet bruikbaar was wanneer gebieden met verschillende hoeveelheden zonneschijn vergeleken werden. Caprio ging daarom uit van een z.g. heliothermische index waarbij het aantal zonneschijnuren in rekening werd gebracht.

Lauscher (1953) vermeldt een geval dat hiermee verwant is. De nonvlinder *Ocneria monacha* trad zeer talrijk op wanneer in de kritische periode in het voorjaar het aantal zonneschijnuren buitengewoon hoog was. De eieren op de dennestammen ontwikkelen zich dan, vooral aan bosranden, ongewoon snel vergeleken met die van de parasiet die zich in de bodem ontwikkelt.

Lauscher c.s. (1955) wijzen erop dat in Noorwegen de bloeitijden in de jaren 1928–1952 voor bomen wat vervoegd waren vergeleken met de periode 1897–1926 en voor kruiden wat verlaat. Ze suggereren dat dit verschil aan microklimaat effecten te danken zou kunnen zijn. Men zou kunnen denken aan zachter en meer bewolkt weer, waardoor de kruiden ten opzichte van de bomen in temperatuur dalen.

3.4 De invloed van het microklimaat op textuur en structuur van de vegetatie

3.4.1 Inleiding

In de voorgaande paragrafen van dit hoofdstuk is steeds gesproken over de invloed van het microklimaat op afzonderlijke organismen. Daarbij viel de nadruk op de fysiologie en op het gedrag (ethologie, fenologie) van de organismen. Morfologische aanpassingen, zoals grootte, vorm, dikte, alsmede aard van het oppervlak (behering, veren) kwamen slechts hier en daar ter sprake.

Wij willen nu de relaties bespreken met de levensgemeenschap als geheel. Daarbij zijn twee aspecten te onderscheiden: de floristisch-faunistische samenstelling en de structuur. Dat het microklimaat grote invloed heeft op de soortensamenstelling van biocoenosen, is overbekend. Het zou het kader van dit boek verre te buiten gaan om die relaties hier te behandelen. De soortensamenstelling beïnvloedt echter ook omgekeerd het microklimaat, want de individuen van elke soort hebben een bepaalde architectuur, die de structuur van de biocoenose mede bepaalt en daardoor (zie 2.3) ook het microklimaat. Wij zeggen: mede bepalen, want niet in elke levensgemeenschap hebben de individuen van een soort dezelfde grootte of zelfs maar dezelfde groeivorm of levensvorm. Verder zijn de aantalsverhoudingen der soorten en hun onderlinge rangschikking (in verticale en horizontale zin) van essentieel belang voor de structuur van de levensgemeenschap. Wij kunnen dus ook deze lange en ingewikkelde weg kortsluiten en direct de vraag stellen naar de relatie tussen microklimaat en structuur van de biocoenose. Dat daarbij de kip-ei-kwestie een nog grotere rol speelt dan bij de

relatie tussen microklimaat en soortensamenstelling zal zonder meer duidelijk zijn.

De structuur van een levensgemeenschap wordt (behalve bij koraalriffen, oesterbanken, termietenheuvels en nog enkele uitzonderingen) vrijwel geheel door de vegetatie bepaald. Niet alleen vormt zij 90% van de bovengrondse biomassa, maar zij vormt door haar onbeweeglijkheid ook het vaste stramien, waarbinnen de mobiele dieren zich moeten bewegen. Wij beperken ons daarom verder tot de vegetatie. Daarbij onderscheiden wij structuur in engere zin en textuur (Barkman, 1979).

Textuur is de som van alle morfologische kenmerken van de vegetatie, inclusief hun frequenties en aandeel in de biomassa, los van de soortensamenstelling en ongeacht hun onderlinge rangschikking in ruimte en tijd. Structuur is de rangschikking van de textuurelementen in ruimte (verticale gelaagdheid, horizontale patronen) en tijd (dagen seizoenperiodiciteit).

Van de textuurkenmerken behandelen wij de bladgrootte, de bladconsistentie en de bladinclinatie. Deze parameters verdeelt men daartoe in klassen en de percentages van de verschillende klassen van een parameter vormen een z.g. spectrum.

Er is nog zo weinig structuuronderzoek op fytoceenoseniveau in relatie tot het microklimaat gepubliceerd, dat wij slechts enkele voorbeelden kunnen geven. Men beschouwe deze paragraaf dus niet als een volledige en systematische behandeling van het onderwerp, maar als een stimulans tot onderzoek.

3.4.2 Bladgrootte

Wij zagen reeds eerder dat de bladgrootte een maat is voor de opwarming door de zon, dat de bladgrootte via de grootte van zonne- en schaduwplekken gerelateerd is aan de maximaal mogelijk LAI of hoeveelheid bladoppervlak per m² terrein, en tenslotte dat de bladgrootte de structuur van het strooisel bepaalt, o.a. de mate van verstikking van bodemcryptogamen en het scheppen van vochtige luchtholten in het strooisel. Omgekeerd wordt de bladgrootte o.a. door het (micro)klimaat bepaald. Aangezien bij grote bladeren de aanvoerweg van water door de dunne bladnerven naar de bladrand lang is, dreigt bij een hoog verzadigingsdeficit verwelking op te treden.

De gemiddelde bladgrootte van vegetaties is positief gecorreleerd met de voedselrijkdom en de vochtigheid van de bodem en eveneens met temperatuur en vochtigheid van het (micro)klimaat. De grootste bladeren vinden wij in warm-vochtige (equatoriale) gebieden. Werger c.s. (n.p.) vond dat in de Alpen de gemiddelde bladgrootte van *Homogyne alpina* in dezelfde habitat van 2200 naar 2600 m zeehoogte afnam van 4,9 tot 3,6 cm²; bij *Arnica montana* nam de bladgrootte van 1900 tot 2450 m zelfs af van 30,1 tot 12,6 cm². Daarbij bedenke men overigens, dat weliswaar de temperatuur met de zeehoogte afneemt, maar desondanks, zeker boven 2000 m, de potentiële transpiratie toeneemt, door sterkere zonnestraling, geringere luchtdruk, geringere absolute vochtigheid en meer wind.

In het microklimaat werken temperatuur en vochtigheid tegengesteld op de verdamping. In een koel, droog bos zijn de bladeren van de kruiden gemiddeld kleiner dan van de bomen, in een koel, nat bos gemiddeld groter. In een droog, heet grasland zijn de bladeren kleiner dan in een droog, koeler bos ernaast.

Op het zeer zonnige en winderige eiland Öland (Zuidoost-Zweden) heeft op de droge vlakke kalkrotsen een successie plaats van een lage open vegetatie van vooral succu-

Tabel 34. Alvarvegetatie op Öland (Zuidoost-Zweden, juni 1978).

Klimaatfactoren	Pioniervegetatie (<i>Sedum</i>)	Climaxstruweel (<i>Juniperus</i>)	
Max. temp. op 0 cm (°C)	44,5	21,2	
Min. temp. op 0 cm (°C)	2,0	6,4	
Temperatuuramplitude (°C)	42,5	14,8	
Max. verzadigingsdeficit op 0 cm (mbar)	73,2	3,6	
Bladverdeling			
Bladtype	grootte	%	%
bryofyl	< 4 mm ²	50	16
leptofyl	4-20 mm ²	16	14
nanofyl	0,2-2 cm ²	24	26
microfyl	2-20 cm ²	11	35
mesofyl	20-100 cm ²	0	9

lenten (*Sedum*-soorten) naar een schaduwrijk jeneverbesstruweel. Het verschil in microklimaat tussen de open *Sedum*-pioniervegetatie en het jeneverbesstruweel is enorm. Zelfs op enkele koele, winderige dagen in juni 1978 werden grote verschillen gemeten (Tabel 34). Er is bij deze successie dus sprake van een duidelijke verschuiving naar grotere bladeren en een milder microklimaat. De grotere bladeren zijn vooral gerelateerd aan een lager SD.

In 1980 werden in Drenthe in juni 20 verschillende (nog ongemaaide) wegbermen vergeleken, die sterk verschilden in aantal uren potentiële zonneshijning (hemelafdekking), en wel van 0,5 tot 15 h/d in de maanden mei en juli. Tot 10 h/d is er weinig correlatie is met de bladgrootte, daarboven neemt het percentage kleine blaadjes plotseling toe (tabel 35).

De 20 opnamen waren steeds in paren of drietallen gemaakt en wel elk paar langs dezelfde weg, maar met verschillend microklimaat. Zij waren in aantal ongeveer gelijk verdeeld over vier standplaatsen:

zonnig (z);

droge schaduw (d): landwegen met rijen bomen in het open veld, dus droog en wind-

Tabel 35. Wegbermen in Drenthe. Verband tussen sclerofyllie-index (verhouding tussen droge en verse biomassa), bladgrootte en potentiële zonneshijnduur (uren per dag in juni en juli).

Aantal opnamen	2	4	5	2	4	3
Zonneshijnduur per opname (h)	0,5	2-3,5	4-5	6,5-9	11,5-12,5	14
Aandeel (Sub)sclerofylle bladeren (%)	0	0	0,8	0,2	4,6	25,1
Sclerofyllie-index	0,15	0,19	0,20	0,22	0,23	0,1
Bladeren < 2 cm ² (%)	9	2,7	3,7	1,5	20	47

Tabel 36. Wegbermen in Drenthe. Bladgroottespectra in relatie tot microklimaat.

Bladgrootteklasse	Blad-grootte	Zon (z)	Droge schaduw (d)	Dichte schaduw (s)	Open schaduw (o)
Bryofyl	< 4 mm ²	0,2	—	0,1	—
Leptofyl	4-20 mm ²	0,5	—	—	—
Nanofyl s.s.	20-60 mm ²	5	—	0,1	—
Subnanofyl	60-200 mm ²	22	0,1	10	3
Microfyl s.s.	2-6 cm ²	39	54	46	21
Submicrofyl	6-20 cm ²	23	42	31	53
Mesofyl	20-100 cm ²	11	4	13	22
Macrofyl	100-500 cm ²	0,1	—	0,6	—

geëxponeerd;

dichte schaduw (s): wegen door bossen;

open schaduw (o): wegbermen aan de noordrand van bossen.

De verdeling der bladgrootten over deze vier typen blijkt uit tabel 36. Er is in de reeks z-d-s-o een verschuiving naar grotere bladeren. Dat o in deze reeks aan het eind staat, behoeft niet te verbazen: ofschoon er aan de rand meer (diffuus) licht en meer wind is dan in een bos, is de noordrand toch vochtiger. Immers er valt meer regen, er is meer dauw en doordat het er kouder is, is er minder evapotranspiratie.

3.4.3 Bladconsistentie

Wij kunnen naast normale (orthofylle) bladeren ook vliesdunne (malacofylle), harde leerachtige (sclerofylle) en dikke sappige (succulente) bladeren onderscheiden. Met behulp van de parameters bladoppervlak, bladdikte, vers gewicht en droog gewicht zijn deze typen ook te kwantificeren. Sclerofyllie treedt vooral op in koude en droge klimaten en bij stikstof- en fosfaatgebrek. In de alpiene zone neemt de sclerofyllie met de zeehoogte toe (kouder, droger), bij de hierboven genoemde *Homogyne* van 0,84 tot 1,12 (2200 naar 2600 m), bij *Arnica* van 0,45 naar 0,64 (1900 naar 2450 m). Deze waarden, ontleend aan Werger c.s. (n.p) hebben betrekking op het bladgewicht (droog), gedeeld door het bladoppervlak. Op dezelfde zeehoogte neemt de sclerofyllie met afnemende duur van de sneeuwbedekking toe, d.w.z. met toenemende droogte en vorst, en wel van 0,20 in het *Salicetum herbaceae* (9–10 maanden met sneeuw bedekt) naar 0,40 in het *Caricetum firmæ* (5 maanden met sneeuw bedekt) (Pümpel, 1977).

In bossen neemt de sclerofyllie van de kruidlaag af van de winter naar de zomer. Werger c.s. (n.p.) vonden in een eiken-haagbeukenbos in Zuid-Limburg een afname van 0,18 (27 februari) tot 0,10 (22 juni).

In het eerder genoemde wegbermenonderzoek nam de sclerofyllie-index (hier gedefinieerd als de verhouding droge/verse biomassa) toe van 0,15 naar 0,37 bij toenemende zonneschijnduur (van 0,5 naar 15 h/d in mei en juli). Ook het percentage sclerofylle blaadjes nam zeer sterk toe. Beide parameters namen vooral toe in het zonnigste deel van het traject (tabel 35). In het voorbeeld van Öland daalde het percentage sclerofylle

planten in de successie van pionier naar climax van 26 naar 14%.

Succulente vegetaties vinden wij vooral in droog-hete klimaten en bij overmaat aan zout. De succulentie neemt toe met de droogte, behalve als vaak nachtvorsten (temperaturen op 10 cm beneden -4°C) optreden.

Bij *Homogyne* nam de succulentie van 2200 naar 2600 m toe van 2,8 tot 3,7 (Werger, n.p.), maar Pümpel (1977) vond geen verband met de duur van de sneeuwbedekking en Werger (n.p.) vond geen duidelijke trend in een loofbos van winter naar zomer. Op de Bemeler Berg vonden Werger c.s. (n.p.) de hoogste succulentiegraad (0,90–0,97) op de plekken met de droogste bodem; op iets minder droge plekken was deze 0,74 en op het vochtige colluvium aan de voet van de helling 0,54. Maar in de wegbermen in Drenthe was de succulentiegraad positief gecorreleerd met de bodemvochtigheid en was er geen correlatie met de droogte van het microklimaat (zonnenschijnduur).

3.4.4 Bladinclinatie

Wij hebben gezien dat de bladinclinatie (de hoek met het horizontale vlak) de verticale verdeling van het invallende zonlicht sterk beïnvloedt. Omgekeerd kan de inclinatie als een aanpassing aan het microklimaat gezien worden. Door de stand van zijn bladeren in de ruimte kan een plant (c.q. fytoceenose) zijn hoeveelheid licht (straling), zijn temperatuur en zijn transpiratie in belangrijke mate regelen. Horizontale bladeren vangen veel licht op. Zij overheersen op plaatsen met weinig licht (schaduw of kort vegetatie-seizoen). Hoog in de Alpen heeft de vegetatie met het kortste vegetatie-seizoen (*Salicetum herbaceae*, 2–3,5 maanden sneeuwvrij) de laagste inclinatie ($24,3^{\circ}$, Pümpel, 1977). Het *Caricetum cuvulae* (3,5–5 maanden sneeuwvrij) heeft een gemiddelde inclinatie van $45,2^{\circ}$. Verder nam in alle vegetaties de inclinatie met de hoogte boven de grond toe, wat dus duidelijk parallel loopt met de hoeveelheid licht. Dit verschijnsel is algemeen.

In Nederlandse graslanden hebben de hoge grassen meestal steile bladeren, terwijl horizontale bladeren als van madeliefje, pinksterbloem, biggekruid, grote weegbree, witte en rode klaver alleen onderin de grasmat voorkomen. In een elzenbroekbos in Drenthe was de gemiddelde bladinclinatie van het kronendak 23° , van de kruidlaag 5° . Zelfs aan één plant zien wij de bladinclinatie langs de stengel naar boven vaak toenemen, bij voorbeeld bij pinksterbloem, diverse havikskruiden, rietorchis, enz.

Wij onderscheiden de volgende bladinclinatietypen:

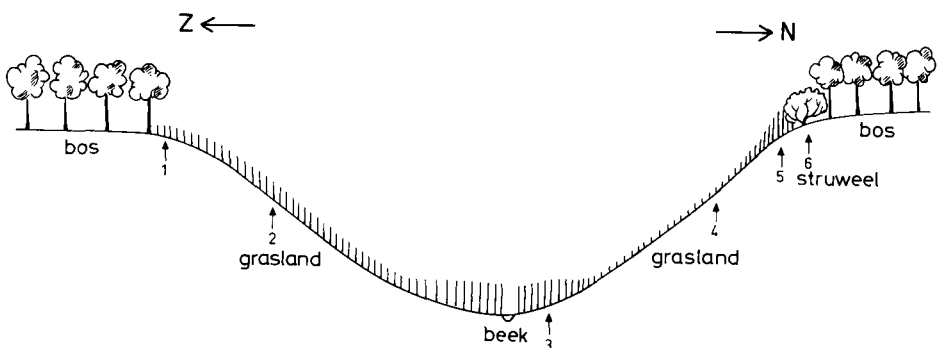
e (erect):	bladeren vrijwel verticaal, 60° tot 90° ;
ep (erectopatent):	inclinatie 30° tot 70° ;
pa (patent):	inclinatie 10° tot 40° ;
h (horizontaal):	inclinatie -20° tot 20° ;
d (decumbent):	bladeren schuin hangend, inclinatie -50° tot 0° ;
pe (pendent):	bladeren steil hangend, inclinatie -90° tot -40° ;
Bijzondere gevallen zijn:	
sf (sferisch):	alle inclinaties tussen -90° en $+90^{\circ}$;
hs (hemisferisch):	alle inclinaties tussen 0° en $+90^{\circ}$;
sp (spreidend):	onderste helft ep, bovenste h;
r (recurvaat):	onderste helft h, bovenste pe;
ar (arcuaat):	onderste helft ep, bovenste d-pe.

Tabel 37. Wegbermen Drenthe. Bladinclinatiespectra in relatie tot microklimaat.

Bladinclinatietype	Zon	Droog	Dicht	Open
Erect	38	8	2	2
Erectopatent	30	51	25	14
Hemisferisch	16	1	—	—
Patent	6	1	13	23
Spreidend	4	3	6	1
Arcuaat	3	7	30	2
Horizontaal	3	33	20	40
Recurvaat	—	1	—	—
Decumbent	1	6	4	18
Pendent	—	6	—	—

Tabel 37 geeft de procentuele verdeling van deze typen weer over de vier typen wegberm. In de zon komen overwegend steil omhoog staande bladeren voor, in droge schaduw ook veel horizontale, in open schaduw vooral horizontale. Decumbente bladeren vindt men vooral hier; dit is een algemeen verschijnsel aan bosranden. Arcuate bladeren zijn het meest frequent in dichte schaduw. Ook dit is overigens vrij algemeen (denk aan bosplanten als *Digitalis*, *Orchis purpurea* en *Carex sylvatica* en aan schaduwgrassen zoals *Milium* en *Melica*. Maar ook op (zonnige) natte plaatsen komt het arcuate type veel voor, o.a. bij riet, hennegras (*Calamagrostis canescens*) en vele zegge-soorten, zoals cyperzegge, hangende zegge, stijve zegge en pluimzegge. Wat de eventuele functionele betekenis van dit bladtype in verband met schaduw en vocht is, is nog niet duidelijk.

In de Spessart (Zuid-Duitsland) hebben wij met Wageningse studenten een noord-zuidlopend transect opgenomen dwars over een oost-west lopend beekdal met hooiland op de hellingen en bos op de plateaus. Het transect (Figuur 52) omvatte van zuid



Figuur 52. Schematisch noord-zuidtransect door een oost-west verlopend dal in de Spessart (West-Duitsland). De nummers hebben betrekking op plaatsen waar de vegetatiestructuur geanalyseerd is.

Tabel 38. Transect beekdal Spessart (Duitsland). Bladinclinatietypen (in %) in relatie tot expositie en bosrandinvloed.

Opnamenummer	S2	S7	S10	S1	S8	S9
Expositie	N	N	—	Z	Z	Z
Helling terrein	7°	15°	0°	15°	5°	5°
Bladtype						
Erect	12	45	—	42	15	—
Erectopatent	44	19	5	22	19	4
Hemisferisch	—	5	—	27	52	—
Patent	1	4	10	1	1	3
Arcuaat	14	1	66	—	5	1
Horizontaal	6	15	17	8	8	24
Decumbent	12	9	2	—	1	40
Pendent	—	—	—	—	—	29
Sferisch	10	2	—	—	—	—

naar noord de volgende vegetatietypen;

S2: schaduwrijk hooiland aan noordrand bos: *Arrhenateretum* met bosanemonen, pinksterbloem, kruipende boterbloem en vogelwikke.

S7: zonnig hooiland op noordhelling: *Arrhenateretum typicum* zonder genoemde planten.

S10: natte kruidenvegetatie in beekdal met dominantie van herts-munt: *Junc-Menthetum longifoliae*.

S1: droog hooiland op zuidhelling: *Arrhenateretum brometosum*.

S8: hoge kruidenzoom met agrimonie, marjolein, etc.: *Trifolion medii*.

S9: sleedoornstruweel (mantel van aangrenzend bos).

In de open schaduw (Tabel 38, S2) zijn lagere bladinclinaties (ep) talrijker dan in de volle zon (S7 en S1: vooral e). In het natte dal overheersen weer de arcuate bladeren, in de zoom hemisferische bladeren en in de mantel decumbente samen met horizontale en pendente bladeren, zoals aan bosranden gebruikelijk is.

4 *Het onderzoek van het microklimaat*

4.1 Methoden van onderzoek

4.1.1 Objecten van onderzoek

Wij dienen het microklimaat vooral dan te onderzoeken als het sterk afwijkt van het macroklimaat en als het een belangrijke factor lijkt te zijn voor de lokale verspreiding van plantesoorten of gezelschappen en voor de overlevingskansen van populaties. Men moet daarom leren de veldsituatie op het oog te beoordelen. Afwijkende microklimaten ontwikkelen zich vooral bij helder, droog weer (veel instraling overdag, sterke netto uitstraling 's nachts) en weinig wind. Aan zeekusten en op bergtoppen en bergpassen (veel wind) is het microklimaat dus niet sterk gedifferentieerd en hetzelfde geldt voor extreem oceanische klimaten met veel bewolking. Convexe landschapsvormen hebben minder sterk ontwikkelde microklimaten dan concave en tot de laatste behoren niet alleen kommen en dalen, maar ook kleine open plekken in bossen. De meest extreme microklimaten ontwikkelen zich dus op beschutte, lage, maar open plekken in continentale gebieden.

Wat betreft de vegetatie, is het duidelijk dat mossen en lichenen op de grond meer aan extreme klimaatsomstandigheden zijn blootgesteld dan kruiden en dwergstruiken en deze meer dan struiken en bomen, die niet alleen hoger zijn, maar meestal ook dieper wortelen. Anderzijds mogen wij niet vergeten dat in een zich natuurlijk verjongende vegetatie alle soorten tijdens hun levenscyclus de kritieke niveaus vlak boven en onder de grond moeten passeren.

Het microklimaat is als primaire factor van minder belang als andere milieufactoren overheersen en beperkend zijn. Op slikken en schorren zijn zoutgehalte, redoxpotentiaal en overspoelingsduur de belangrijkste factoren die de ruimtelijke verdeling van plantengemeenschappen bepalen, niet het microklimaat. Het onderzoek hiervan heeft dus voor deze vraagstelling geen zin, wel uiteraard voor de vraag hoe de vegetatie via het microklimaat ondergroei en fauna beïnvloedt.

Als wij vegetatiegradiënten willen begrijpen, is microklimaatonderzoek vooral van belang als het gaat om verschillen in bodemreliëf en in fysische bodemeigenschappen: albedo, warmtecapaciteit en warmtegeleidingsvermogen, eigenschappen die op hun beurt hoofdzakelijk worden bepaald door grondsoort, humusgehalte, kalkgehalte en grondwaterstand.

Gaat het om verschillen in ondergroei, dan zijn vooral structurele verschillen in de hogere vegetatielagen en hun invloed op het microklimaat van belang, bij voorbeeld bij een gradiënt hooiland, zoom, mantel, bos of bij een mozaïek van heide, gras, mosvegetatie en kale grond. Overigens speelt juist hier de vraag een rol: wat was er het

eerst, een verschil in vegetatie of een verschil in microklimaat? En als het laatste het geval is, kan de vraag worden gesteld of het verschil in vegetatie dat daarvan het gevolg was, de oorspronkelijke microklimaatverschillen genivelleerd of juist geaccentueerd heeft. In deze situaties kan het nuttig zijn om bij wijze van experiment in elk vegetatietype een stuk bodem kaal te maken en dit 'blanco' microklimaat te vergelijken met dat van de bijbehorende vegetatie ernaast en van de andere blanco's.

In de nu volgende paragrafen is er van uitgegaan dat men geïnteresseerd is in de typische verschillen in microklimaat van verschillende habitats. Bij een andere vraagstelling behoren uiteraard andere methodieken.

4.1.2 Keuze van meetpunten, plaats en aantal

De fijnheid van ons raster van meetpunten dient aangepast te zijn aan de fijnheid van het vegetatiepatroon dat wij willen bestuderen. Voor elk element (vegetatietype) uit dit patroon dienen wij een aantal meetpunten te installeren. Het exacte aantal punten hangt geheel af van de ruimtelijke variabiliteit van het microklimaat binnen dat type en de gewenste statistische nauwkeurigheid en dient feitelijk in elk voorkomend geval empirisch te worden vastgesteld. Hiervoor zijn geen vaste regels vooraf te geven. Maar het is wel goed enige algemene richtlijnen in acht te nemen:

1. Een minimum van drie punten per type is altijd nodig om enig inzicht in de significantie van de verkregen resultaten te kunnen verkrijgen.
2. Als het niet gaat om een concreet transect maar om het microklimaat van abstracte vegetatietypen, dan dient men per type zo groot mogelijke concrete bestanden (fyto-coenosen) te zoeken en de meetpunten daarbinnen zo centraal mogelijk te kiezen. Daar is namelijk het randeffect het geringst en het microklimaat voor dat type het meest karakteristiek ontwikkeld. Omdat wind lucht van andere vochtigheid of temperatuur uit naburige, andersoortige vegetatie kan aanvoeren en er bij de grond sterke windremming heerst, geldt als grove vuistregel dat men om randinvloeden te elimineren het microklimaat van een bepaalde vegetatie bij windstil weer moet meten tot een hoogte boven de grond (resp. boven de dichte vegetatie) die maximaal bij windstil weer 0,1–0,05 bedraagt van de diameter van de betreffende homogene plek vegetatie, bij zeer winderig weer slechts 0,01–0,005. Ook wat microklimaat betreft, kunnen fyto-coenosen dus fragmentair ontwikkeld zijn.
3. Als in een (ogenschijnlijk) homogene vegetatie toch abiotische verschillen waar te nemen zijn, bij voorbeeld bultjes en kommetjes in het terrein, dan neme men deze apart op.
4. Is aan de eerste drie voorwaarden voldaan, dan kieze men de meetpunten verder het liefst volgens toeval (random).

Zijn de meetpunten geïnstalleerd dan worden zij op een terreinschetsje ingetekend en wordt hierop (en in het veld) ook een looproute uitgestippeld. Men volge steeds dezelfde route om de vegetatie zo min mogelijk te beschadigen en steeds in dezelfde richting om gelijke tijdsintervallen tussen de opeenvolgende metingen per punt te krijgen. De route moet uiteraard zo kort mogelijk zijn (sneller waarnemen, minder schade aan de vegetatie), maar wel is het zaak om elk meetpunt vanuit het noordoosten te benaderen en weer in dezelfde richting te verlaten. Er ontstaat dan namelijk slechts één looppaadje naar een meetpunt en wel een dat een compromis is tussen noord en oost, dat wil

zeggen de richtingen tegengesteld aan waar de meeste zoninstraling invalt (zuid) en de meeste wind vandaan komt (west). Dit om te voorkomen dat het microklimaat te zeer door wind of zon in een eerst dichte vegetatie wordt verstoord. Men markere de route zeer duidelijk met paaltjes en pijltjes met lichtgevende verf, in verband met nachtelijke waarnemingen. Per meetpunt notere men de aanwezige vegetatie en bepale men met de horizontoscoop de hemelafdekking en het potentiële aantal uren zonneshijn.

4.1.3 Tijd van meting

In feite moet men gedurende het hele vegetatie seizoen meten. In een altijd groene vegetatie, zoals een hoogveen, een heide, een weiland, een jeneverbessruweel, een hulstbos, een naaldbos, dus gedurende het gehele jaar, bij winterannuellen alleen in het winterhalfjaar, bij mossen- en lichenevegetaties vooral in dat seizoen (dan zijn deze organismen namelijk het meest actief), bij paddestoelen vooral in zomer en herfst, in andere gevallen alleen in het zomerhalfjaar.

Men mete minimaal gedurende één dag per seizoen (kwartaal). Beter is het eens per twee maanden of per maand te meten. Als men 'objectief' wil werken, dan zou men op een vaste dag in de maand of op een random dag kunnen meten. Dit is niet praktisch, want bij regenweer of zware bewolking vindt men geen verschillen, behalve in lichtintensiteit, wind en hoeveelheid neerslag op bodemniveau. Voor de biologisch zo belangrijke extremen in het microklimaat wachte men per seizoen (resp. maand) een heldere, windstille dag af. Om de maximale dagelijkse evaporatie per biotoop te leren kennen, moet men bovendien op winderige warme dagen meten en speciaal daar waar de wind een rol kan spelen, ook op bedekte dagen met veel wind (de verschillen in microklimaat zijn dan alleen aan de wind te wijten en de windinvloed is dus beter te beoordelen). Zeer ongeschikt voor vergelijkende metingen zijn dagen met sterk wisselende bewolking. Ook als men een volledig beeld van het gemiddelde microklimaat wil krijgen, is het niet nodig om elke dag te meten. Men kan bepaalde weertypen onderscheiden en uit de langjarige macroklimaatgegevens van het dichtstbijzijnde weerstation afleiden wat de frequentie van elk dezer weertypen per seizoen op de meetplek is. Het is dan voldoende bij elk type per seizoen een etmaal lang te meten (Wilmers, 1968). Ook hier geldt weer: hoe meer inzicht in de situatie, des te meer kan men zich beperken.

Deze opmerkingen gelden voor incidentele metingen door de waarnemer zelf. Bij automatische continu werkende instrumenten gelden zij uiteraard niet, maar hier moet men vaak achteraf toch een selectie maken uit de onoverzienbare massa gegevens. Ook gelden bovenstaande opmerkingen niet voor sommerend werkende meetapparatuur, zoals regenmeters, Piche-evaporimeters, schoepenanemometers ('windmolentjes'), temperatuursommeters of elektrische lichtsommeters, en ook niet voor minimum- en maximumthermometers. Hier worden geen dagen 'overgeslagen', maar toch hangen de verkregen resultaten af van de frequentie waarmee men de instrumenten afleest.

Ook het uur van meting op de dag is van belang. Bij constant weer (instralingstype) worden de maxima van temperatuur en verzadigingsdeficit meestal bereikt ongeveer een uur na de hoogste zonnestand, dus om 13.00 h zonnetijd (houd rekening met lokale afwijking van de officiële Middeneuropese tijd en met zomertijd). Temperatuur- en

deficitminima worden meestal vlak voor zonsopgang bereikt. Om een grof beeld van de dagelijkse gang der weerfactoren te krijgen, dient men op het laatstgenoemde tijdstip te meten, alsook om 8.00 h, 13.00 h en 18.00 h natuurtijd. Maar het is veel beter gedurende een etmaal elk uur te meten. Samen met de hierboven genoemde continu werkende instrumenten geeft dit een goed beeld van het microklimaat van die dag.

De ervaring leert dat als men alle belangrijke microklimaatfactoren wil meten en de meetpunten niet te ver uit elkaar liggen (binnen een straal van 100 m), men met een groep van zes waarnemers elk uur op 16–20 punten metingen kan verrichten. Deelt men de waarnemers in drie ploegen van elk 8 uur in, dan zijn voor een onderzoek van een etmaal dus achttien deelnemers vereist.

Zeer aan te bevelen is om, naast dit onderzoek op weinig meetpunten, ook een meer extensief 'simultaanonderzoek' op vele punten te verrichten. Dit kan dan het beste gebeuren om 13.00 h natuurtijd, als de ruimtelijke verschillen het grootst zijn en de verandering in de tijd het geringst. Tegenwoordig beschikken wij over zeer snel werkende instrumenten voor meting van oppervlaktetemperatuur (stralingsthermometer), lichtintensiteit (fotocellen), windsnelheid (hete-draadwindmeter), luchtvochtigheid en bodemvochtigheid. Hiermede is het voor één persoon mogelijk om met een instrument 100–200 waarnemingen per uur te verrichten. Aangezien in het algemeen gesproken het microklimaat zowel in de tijd als in de ruimte sterk varieert, is de combinatie van de tijdsintensieve en de ruimteintensieve methode ideaal.

Bij automatische, zelfregistrerende meetapparatuur heeft men het voordeel dat men veel frequenter (bij voorbeeld elke 5 minuten) kan meten en dat men het microklimaat niet telkens verstoort, wat onherroepelijk gebeurt bij aflezen met de hand en het oog: elke waarnemer is een warmte en waterdamp producerend, windremmend en schaduwwerpend object dat, en dit is het voornaamste, de vegetatie plattrapt. Maar de automatische apparatuur heeft ook grote nadelen: behalve de hoge kosten bestaat, als men er niet bij gaat zitten, het gevaar voor beschadiging en diefstal of voor technische defecten waardoor uren en dagen van kostbare waarnemingen verloren kunnen gaan, zonder dat men het weet. En men is zeer gebonden aan een beperkt gebied en een niet zeer groot aantal meetpunten. Juist de ruimte-intensieve methode met honderd metingen in een uur over enkele hectaren is hier technisch onmogelijk, zeker als men de volgende dag diezelfde methode in een geheel ander terrein wil toepassen. Ten slotte merken we op dat een goed inzicht in wat er gebeurt toch alleen maar verkregen wordt door een direct contact met het weergebeuren in het veld.

Ten aanzien van de duur moet nog worden opgemerkt dat het niet altijd zinvol is de hele dag door te gaan met meten. Voor vaatplanten die in principe door kunnen gaan met de fotosynthese zolang het licht is en in elk geval met ademhaling en transpiratie, zelfs als de huidmondjes gesloten zijn (cuticulaire transpiratie), heeft het wel zin om dit te doen. Mossen en lichenen echter kunnen geen water uit de bodem opnemen, verdampen over hun gehele oppervlak, hebben geen weinig doorlatende cuticula en geen regelbare stomata. Zij zijn dus poikilohydrisch en drogen bij warm zonnig weer snel uit. Daarbij gaan zij over in een soort 'droogteslaap', waarbij geen transpiratie meer plaatsvindt en een uiterst geringe fotosynthese en ademhaling. Het heeft dus geen zin daarna nog de factor licht te meten.

4.1.4 Meethoogte boven de grond

Elke biotoop heeft bij elk weertype en elk uur van de dag een karakteristiek verticaal microklimaatprofiel, zowel boven als onder de grond. Als het ons niet om een enkele plantesoort gaat, die in een bepaald niveau leeft, maar om de hele vegetatie, dan dienen wij ook het hele microklimaatprofiel te kennen, althans het type waartoe de verticale curve behoort alsmede de kardinale punten: plaats van de maxima en minima en hun waarden. Hieruit volgt dat het bij vergelijking van verschillende plantengemeenschappen wel erg mooi lijkt om steeds op dezelfde hoogte boven de grond te meten, maar ook dat dit geen enkele zin heeft. Om de vorm van de profielen te bepalen, moeten wij op verschillende hoogte meten, waaronder in elk geval ter hoogte van het vegetatieoppervlak ter plaatse.

4.1.5 Keuze van parameters

Het spreekt vanzelf dat men bij bolgewassen en winterkale loofbomen niet de lichtintensiteit in de winter hoeft te meten en voor heterotrofe organismen zoals paddestoelen behoeft men deze factor helemaal niet te onderzoeken. Evenmin onderzoekt men de luchtvochtigheid voor ondergedoken waterplanten of de temperatuur op 50 cm diepte voor een vegetatie waarvan de wortels slechts tot 20 cm reiken. Dit klinkt allemaal heel triviaal, zelfs banaal, maar toch kan er niet genoeg op dit soort fouten worden gewezen.

Als men als planten- of dierenoecoloog het microklimaat onderzoekt, moet men dit vanuit de wereld van de plant respectievelijk de vegetatie respectievelijk het dier doen. Men moet enerzijds microklimatologisch leren denken, begrijpen waarom het microklimaat ergens zo is als het is en het enigszins kunnen voorspellen aan de hand van reliëf, grondsoort, bodemvochtigheid en vegetatiestructuur. Anderzijds moet men biologisch blijven denken, als men een zinvol oecologisch onderzoek wil entameren. Daaraan ontbreekt het echter heel vaak. Dat geldt zowel voor het macroklimaat als voor het microklimaat. Het heeft natuurlijk geen zin om klakkeloos allerlei micrometeorologische grootheden in de vegetatie te gaan meten omdat men er toevallig de geschikte instrumenten voor heeft. Inzicht en gezond verstand zijn belangrijker dan de meest geraffineerde instrumenten en computers. Als dit ergens geldt dan zeker hier. Aan de andere kant kan het juist bij incidentele metingen van belang zijn zich een zo duidelijk mogelijk beeld te vormen van wat er zich afspeelt en dan moet men vaak allerlei factoren meten waarin men vanuit de biologische gezichtshoek niet primair geïnteresseerd is. Hoe beter men de micrometeorologische processen begrijpt, met zoveel te meer zekerheid kan men zijn altijd beperkte waarnemingen extrapoleren.

4.1.6 Wijze van meten

Elke meting beïnvloedt het microklimaat. Reeds het installeren van instrumenten verstoort het lichtelijk. Bij elk bezoek wordt het microklimaat opnieuw tijdelijk verstoord. Het is daarom goed de volgende punten voor ogen te houden.

1. Men nadere de meetpunten steeds van dezelfde kant, bij voorkeur vanuit het noordoosten.

2. Open vegetaties aan bosranden mete men vanuit het bos, om zo min mogelijk extra schaduw te werpen en wind te remmen.
3. Men mete steeds tegen de zon en tegen de wind in.
4. Bij elektrische instrumenten is het van belang de sensor of voeler met een vrij lang snoer met de galvanometer te verbinden zodat men op afstand kan meten. Het snoer moet echter niet zo lang zijn dat de weerstand ervan of inductiestromen storend kunnen gaan werken. Ook neemt dan de kans op draadbreek, verstoring door konijnen of reeën en erover struikelen van waarnemers toe.
5. Als men elk uur een ronde doet langs vaste meetpunten, mete men eerst die grootheden waarbij zo min mogelijk verstoring optreedt, dus bij voorbeeld eerst de nettostraling en de oppervlaktetemperatuur met de Heimann-stralingsthermometer (geen verstoring), dan de luchtvochtigheid (Vaisala) en windsterkte (hete draadanemometer), dan pas, indien men niet over een Vaisala beschikt, de luchtvochtigheid met de Ultrakust of Assmann (verstoring door aanzuiging) en ten slotte de lichtintensiteit. De belangrijkste verstoring is de mechanische bij het inbrengen van een meetinstrument in de vegetatie.

Een belangrijk punt is de traagheid van sommige instrumenten. Een kwikthermometer heeft een insteltijd van enige minuten. Om snel enige tientallen metingen te doen op verschillende punten zijn ze ongeschikt. Instrumenten kunnen echter ook te snel zijn. Zeer fijne puntvormige thermokoppels, gekoppeld aan gevoelige galvanometers, geven een vaak zo onrustig schommelende uitslag dat deze niet meer is af te lezen. En het is ook de vraag of wij de temperatuurschommelingen per seconde wel willen weten. Want ook de bodem, planten en dieren hebben een zekere traagheid. Men is echter vaak gedwongen tot het gebruik van een snel meetinstrument omdat een trager instrument een te grote 'stralingsfout' heeft: een volumineuze sensor heeft niet alleen een grote traagheid, maar zal in de zon ook boven de te meten luchttemperatuur opwarmen, omdat de warmteoverdrachtscoëfficiënt kleiner is dan bij een fijne sensor.

Het is een voor de hand liggende gedachte, als het om een bepaald organisme gaat, elk meetinstrument qua stralingsfout, afmeting en traagheid aan te passen aan het levende object dat wij in zijn natuurlijke omgeving willen bestuderen. Wat betreft de temperatuur is dit soms nog wel te realiseren door eenvoudig naaldvormige thermokoppels in de plant of in het dier te steken. Ook kan men sensoren construeren die in hun fysische eigenschappen het te onderzoeken levende object sterk benaderen (zie 4.2.7). Het is echter niet mogelijk bij veelsoortige vegetaties de instrumenten aan elke soort aan te passen. Wij moeten dus een tussenweg vinden, en dat niet alleen om zuiver technische redenen, tussen meting van puur fundamentele fysische grootheden zoals stralingsbalans, waterbalans en mate van uitwisseling van luchtmassa's van bepaalde temperatuur en vochtgehalte enerzijds, en zeer specifiek biologische waarden van microklimatologische factoren anderzijds. Een wat minder specifieke karakteristiek van het microklimaat heeft het voordeel dat men ook kan berekenen wat het effect ervan zal zijn op nieuwe soorten die zich op deze plek gaan vestigen, soorten met een andere grootte, traagheid, albedo, etc. Een ander voordeel is dat men enig inzicht heeft in de te verwachten effecten van een verandering in het abiotische milieu of de vegetatiestructuur op het microklimaat. En ook al zouden we alleen geïnteresseerd zijn in de temperatuur van een plant of dier, dan zullen we deze toch moeten meten in relatie tot de omgevingsparameters om causale verbanden te kunnen leggen.

4.2 Instrumenten en onderzoekstechniek

4.2.1 Algemene opmerkingen

Voordat we overgaan tot de bespreking van de meetinstrumenten voor de afzonderlijke grootheden nog enige algemene opmerkingen. Het is altijd goed zich te realiseren hoe een meetinstrument werkt en welke foutenbronnen er bij optreden. Bovendien draagt enig inzicht in de meetmethode dikwijls bij tot het begrip van het wezen van het verschijnsel, vooral bij moeilijke zaken zoals warmtestraling.

Waar mogelijk moet men regelmatig de calibratie (ijking) van de instrumenten controleren. Soms is dat eenvoudig, bij voorbeeld bij kwikthermometers of elektrische thermometers, door ze te vergelijken met een geijkte thermometer. Als dit niet mogelijk is en men beschikt over meerdere instrumenten, kan men in ieder geval de instrumenten onderling ijken.

Voor vrijwel alle grootheden kunnen we gebruik maken van methoden die de te meten grootheid vertalen in een elektrisch signaal. Dit heeft het grote voordeel dat aflezing op afstand kan gebeuren en dat voor allerlei verschillende grootheden slechts één afleesinstrument gebruikt hoeft te worden. Digitale meters zijn te verkiezen boven analoge (wijzerinstrumenten). Bij analoge meters valt het gebied waarover men wil meten vaak buiten de schaal, wanneer de gevoeligheid van het instrument hoog is. Een digitale meter daarentegen kan bij voorbeeld spanningswaarden tussen -10 mV en $+10$ mV aanwijzen met een gevoeligheid van $2\mu\text{V}$. De voelers moeten bestand zijn tegen continue opstelling in weer en wind. Deze eis van robuustheid is vaak moeilijk te combineren met andere eisen.

Het geven van uitvoerige aanwijzingen op dit punt ligt buiten het bestek van dit boek. Wel kunnen we zeggen dat de mogelijkheid om gegevens in het veld te registreren steeds beter worden. De ouderwetse analoge recorder die resultaten van meerdere voelers grafisch weergeeft als een puntenzwerm, was erg moeilijk in het gebruik en ook eigenlijk niet geschikt voor veldwerk. Hij is opgevolgd door de 'datalogger', die gegevens op magneetband opslaat en dikwijls tevens getallen op een papierstrook afdrukt. Dit instrument biedt veel meer mogelijkheden maar is evenmin gemaakt voor veldwerk. Pas in de laatste jaren komen er kleine, betrekkelijk goedkope instrumenten van dit type op de markt, die ontworpen zijn voor gebruik in het veld en die vrij veel mogelijkheden bieden voor het verwerken van allerlei soorten signalen.

4.2.2 Temperatuurmeting

Vloeistofthermometers Voor allerlei temperatuurmetingen is de gewone kwikthermometer nog altijd een zeer bruikbaar instrument. Door zijn eenvoud kan er weinig mis gaan met de aanwijzing en de nauwkeurigheid waarmee hij zijn eigen temperatuur aangeeft, is groot. Men kan hem bovendien in iets gewijzigde vorm ook gebruiken om maximumtemperaturen te meten. Door zijn breekbaarheid is hij echter voor meting in harde bodems ongeschikt. Bovendien heeft hij door de omvang van het kwikreservoir een vrij grote traagheid en geeft hij dikwijls niet de temperatuur aan die men wil meten: niet alleen heeft hij een aanzienlijke stralingsfout, maar het is ook niet mogelijk er b.v. de temperatuur op 2 mm boven de grond mee te meten. Daarbij komt de

onmogelijkheid metingen op afstand te doen en het instrument zelfregistrerend te maken. Al deze bezwaren gelden ook voor de alcoholthermometer die bovendien iets minder nauwkeurig is en soms door luchtbellens afwijkingen geeft. Men kan deze echter als minimumthermometer gebruiken, zij het alleen in horizontale positie.

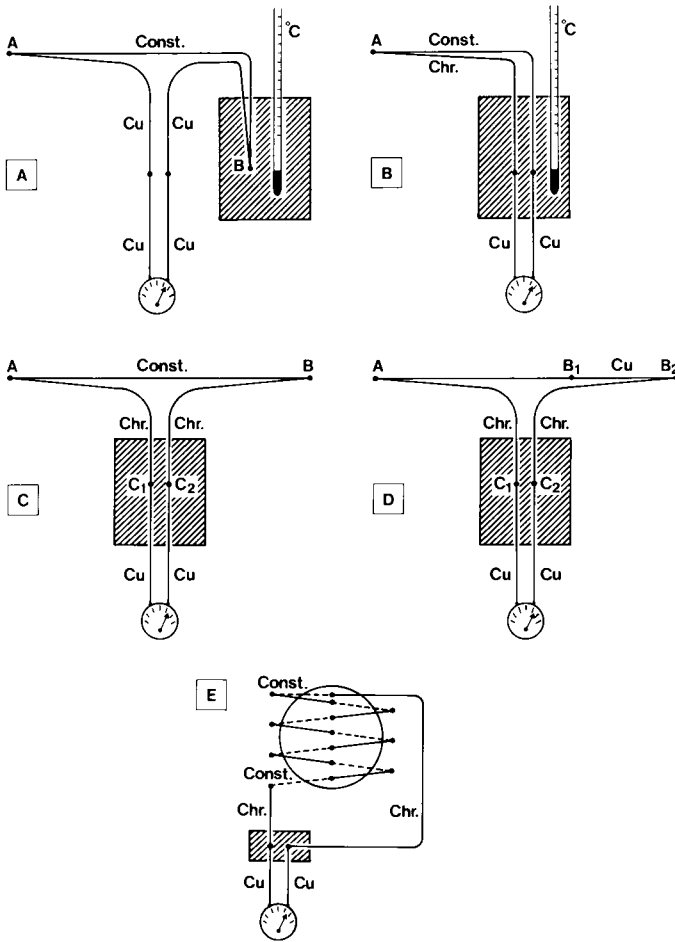
Thermo-elementen Een methode die zeer veel vrijheid biedt wat betreft de afmetingen en de vorm van de voeler, is de meting met thermo-elementen, ook vaak thermokoppels genoemd. Waar twee verschillende metalen met elkaar in contact komen, ontstaat een potentiaalsprong waarvan de grootte afhankelijk is van de temperatuur. Bij de metalen die gewoonlijk in elektrische schakelingen gecombineerd worden, zoals koper met zilver, goud of messing, is deze potentiaalsprong gering maar nog groot genoeg om er bij zeer nauwkeurige metingen als storende factor rekening mee te houden. Voor temperatuurmeting gebruikt men speciale legeringen waarbij het thermo-elektrisch effect sterk is.

Figuur 53a illustreert het principe van het meten met een thermo-element. Als A en B op dezelfde temperatuur zijn, is de potentiaalsprong Cu-Constantaan bij A even groot als de potentiaalsprong Constantaan-Cu bij B, maar ze zijn van tegengesteld teken en het meetinstrument geeft een nettospanning nul aan. Als A en B van temperatuur verschillen, is de netto potentiaalsprong niet meer nul maar evenredig met het temperatuurverschil. Men kan zo het temperatuurverschil tussen A en B meten. Voor de gebruikte combinatie Cu-Constantaan bedraagt de opgewekte spanning circa $40 \mu\text{V}/^\circ\text{C}$.

Het thermo-element is dus van nature zeer geschikt voor het meten van temperatuurverschillen. Wil men de absolute temperatuur weten dan kan men een van de laspunten op een bekende temperatuur brengen. Men brengt bij voorbeeld het ene laspunt in een thermosfles met water waarvan de temperatuur gemeten wordt met een kwikthermometer. Als het water ongeveer de luchttemperatuur heeft, verloopt de temperatuur zeer weinig. Men kan ook de referentielas in smeltend ijs plaatsen, maar het heeft voordelen om het temperatuurverschil tussen de meetlas en de referentielas zo gering mogelijk te houden. Een bepaalde procentuele fout in de ijkfactor heeft minder invloed naarmate dit temperatuurverschil geringer is. Waar een thermosfles lastig is, kan men ook de referentielas en de thermometer in een geïsoleerd blok metaal onderbrengen, bij voorbeeld een koperen cilinder van 5 cm diameter en regelmatig bij iedere meting de temperatuur aflezen.

Figuur 53 toont nog andere mogelijkheden. Bij Chromel en Constantaan, die beide thermo-elektrisch van koper verschillen, kan de schakeling volgens figuur 53b worden gevolgd. Een andere mogelijkheid is 53c mits de lassen C1 en C3 op dezelfde temperatuur worden gehouden, die niet bekend hoeft te zijn. Deze constructie is vooral bruikbaar wanneer het gaat om temperatuurverschillen. Als (Figuur 53d) bij de meetlas de betreffende thermokoppeldraden niet direct worden verbonden, maar via een metaaldraad van willekeurige eigenschappen, is het resultaat hetzelfde als wanneer de draden direct aan elkaar waren gelast, mits B1 en B2 dezelfde temperatuur hebben. Het materiaal waarmee men twee draden aan elkaar last of soldeert, doet er dus ook niet toe.

Thermokoppeldraad is in allerlei diameters verkrijgbaar van enkele millimeters tot enkele honderdste millimeters. Dikker draad met een geschikte isolatie wordt meestal gepaard geleverd zoals Cu-Constantaan ($40 \mu\text{V}/^\circ\text{C}$), Chromel-Constantaan (60



Figuur 53. Thermoëlektrische schakelingen.

- A. Voor de combinatie koper (Cu)-constantaan. De las A meet de temperatuur ten opzichte van de referentielas B waarvan de temperatuur bekend is. Gearceerd: metalen blok of thermosfles.
- B. Voor constantaan en chromel. De overgangen naar koper hebben beide de referentietemperatuur.
- C. Schakeling om temperatuurverschillen te meten.
- D. Als B_1 en B_2 dezelfde temperatuur hebben is de aard van het tussengeschakelde materiaal onbelangrijk.
- E. De schakeling voor een thermozuil om straling te meten. Alleen de lassen binnen de cirkel ontvangen de te meten straling. De twee overgangen Chromel-Cu worden op dezelfde temperatuur gehouden (gearceerd).

$\mu V/^\circ C$) en Chromel-Alumel ($40 \mu V/^\circ C$). Met een digitale Voltmeter met een gevoeligheid van $1 \mu V$ is zo gemakkelijk een gevoeligheid van $0,1^\circ C$ te halen waarbij de storende thermospanningen in schakelaar en pluggen nog geen rol spelen.

Uitgaande van een temperatuur van de referentielas van 0°C is de opgewekte thermospanning niet geheel recht evenredig met het temperatuurverschil. Hiermee is dus rekening te houden, door ijking of gebruik makend van de tabellen die de fabrikant verstrekt. Ook kunnen kleine verschillen bestaan tussen materiaal van verschillende partijen of herkomst. IJking is dus aan te bevelen voor nauwkeurig werk, vooral wanneer het temperatuurverschil tussen referentielas en meetlas wat groter is.

Er bestaan instrumenten waarbij de temperatuur van de referentielas elektronisch in rekening wordt gebracht en waarbij de temperatuur direct af te lezen is. Voor recorders en dataloggers is dit een zeer goed systeem, maar waar dit aanleiding geeft tot lange leidingen van het vrij dure thermokoppeldraad is een referentielas, bij voorbeeld diep in de bodem, vaak toch aan te raden.

Voor mobiele metingen is het vaak gemakkelijker slechts een meetinstrument te gebruiken waarop voelers voor allerlei grootheden kunnen worden aangesloten en de thermometer voor de referentielas(sen) voor lief te nemen. Tegenwoordig zijn voor verschillende typen thermokoppels ook elektronische koude-lascompensatoren verkrijgbaar in de vorm van een klein IC dat in het circuit kan worden opgenomen. Men kan dan de temperatuur van het object direct aflezen.

Thermo-elementen zijn gemakkelijk in serie te schakelen tot een thermozuil (Figuur 53e) die geschikt is voor het meten van kleine temperatuurverschillen en voor stralingsmeting. Ook is een dergelijke schakeling geschikt om een gemiddelde temperatuur over een grotere ruimte te meten.

Thermokoppels hebben als voordelen dat zij goedkoop en gemakkelijk te maken zijn, op afstand kunnen meten en op registratieapparatuur kunnen worden aangesloten. Als de contactpunten klein zijn, is bovendien de stralingsfout zeer gering. Daardoor is echter ook de traagheid klein, waardoor aflezing bij snel wisselende temperatuur (bij voorbeeld dicht bij een door de zon sterk verhitte bodem) zeer moeilijk wordt. Er zijn echter digitale meetinstrumenten waarbij de aanwijzing maximaal eenmaal per seconde wisselt. Een ander nadeel van thermokoppels kan zijn dat men puntmetingen doet, die vaak niet representatief zijn voor het object of het hoogteniveau boven de grond waarvan men de temperatuur wil weten.

Weerstandsthermometers en halfgeleiders De weerstand van zuivere metalen neemt toe met de temperatuur, voor platina met circa $0,4\%/^{\circ}\text{C}$. Hierop berust het principe van de weerstandsthermometer. Deze heeft meestal de vorm van een cilindertje van enige mm diameter waarop platinadraad is gewonden met een weerstand van $100\ \Omega$ bij 0°C (pt 100). De weerstand wordt meestal gemeten met een brugschakeling. Ze worden met geringe tolerantie geleverd en zijn zonder individuele ijking geschikt voor metingen met een nauwkeurigheid van $0,1^{\circ}\text{C}$. Deze afleesnauwkeurigheid houdt echter geen rekening met stralingsfouten. Hoe dikker de platinadraad, des te groter de stralingsfout (hogere temperatuur dan de lucht, bij directe blootstelling aan de zon). Dit is door zeer dun draad (diameter $10\ \mu\text{m}$) te ondervangen omdat daarbij door de hoge warmteoverdrachtscoëfficiënt de stralingsfout gering is. Dit soort draad is echter zo breekbaar dat het in het veld niet te gebruiken is. In plaats daarvan wordt door ons $30\ \mu\text{m}$ dik platinadraad van 40 cm lengte gebruikt, dat zigzag gespannen is over een raam van 4×4 cm. Dit draad heeft een stralingsfout van maximaal $0,3^{\circ}\text{C}$. Het voordeel boven een om een cilinder gewikkelde draad is dat men in een plat vlak meet, wat dicht bij

de grond, bij een steen, boomschors of bladoppervlak essentieel is. Ook kan de stralingsfout van het raampje zich door het geringe contact nauwelijks aan de platina-draad mededelen wat bij de cilinder wel het geval is.

Voordelen boven thermokoppels zijn de vlakmeting (representatiever) en de geringere schommelingen (betere afleesbaarheid). Een nadeel is de grotere kwetsbaarheid. Ook is het apparaat bij een zeer oneffen substraat niet bruikbaar, als wij op een bepaalde zeer korte afstand van dit substraat willen meten. In zeer dicht grasland is het evenmin bruikbaar.

Weerstandsthermometers met een negatieve temperatuurscoëfficiënt, NTC weerstanden of thermistors, worden gemaakt van gesinterde metaaloxiden. De weerstand neemt hier af met ongeveer 4% per graad temperatuurstijging. Ze worden gemaakt in de vorm van plaatjes, staafjes en bolletjes. De minimumafmeting is ongeveer 1 mm. In een speciale uitvoering zijn onderling identieke thermistors te leveren die zonder ijking een meting met een nauwkeurigheid van 0,2°C mogelijk maken.

Tenslotte wordt bij de temperatuurmeting gebruik gemaakt van halfgeleiderdiodes. Als er een stroom loopt door een dergelijke halfgeleider is de spanning daarover temperatuurafhankelijk met een hoge lineariteit. Het spanningsverschil per °C ligt boven 1 mV.

De thermistors en diodes hebben een grotere stralingsfout dan de platinadraadsensoren. Alle hier genoemde weerstands- en halfgeleiderthermometers hebben geen referentietemperatuur nodig; de 'output' ligt hoger dan bij thermo-elementen en neemt toe in de volgorde waarin ze hier genoemd zijn. Ze vragen een minder gevoelig meetinstrument, wat bij registratie en speciale toepassingen voordelen kan bieden. Ze hebben daarentegen weer een nauwkeurige spanningsbron nodig. Ze zijn qua bouw en afmeting minder gemakkelijk aan allerlei situaties aan te passen.

Luchttemperatuur Voor het meten van de luchttemperatuur gebruikt men in de klassieke (macro)meteorologie kwikthermometers. Wordt een dergelijke thermometer in de zon geplaatst dan wijst hij een temperatuur aan die soms tot 15°C boven de luchttemperatuur kan liggen. Omgekeerd kan de aanwijzing in een heldere nacht te laag zijn.

Voor metingen op enige hoogte boven het aardoppervlak is deze 'stralingsfout' te vermijden door de thermometer en andere instrumenten in een witte en goed geventileerde weerhut te plaatsen. De standaardopstelling van deze hut is op 1,50 m hoogte boven kortgeknipt gras.

In een andere en kleinere uitvoering worden weerhutjes in de officiële weerdienst gebruikt voor de meting van de minimumtemperatuur op 10 cm hoogte. Overdag zijn ze alleen geschikt om temperaturen hoger boven de grond te meten, bij voorbeeld in een bos (Kramer c.s., 1954). Voor het meten van minimumtemperaturen zal men voor biologisch werk de voorkeur geven aan een vrij opgestelde thermometer omdat deze de temperatuur van de vegetatie 's nachts zeer goed benadert. Gebruik van de hutjes is alleen aan te raden wanneer men een vergelijking wil maken met de metingen die het K.N.M.I. uitvoert.

Een andere methode is de geventileerde thermometer, waarbij lucht langs de thermometer wordt gezogen, terwijl deze door een dubbele vernikkelde cilinder tegen stralingsinvloeden is beschermd. Dit principe wordt in de bekende Assmann-

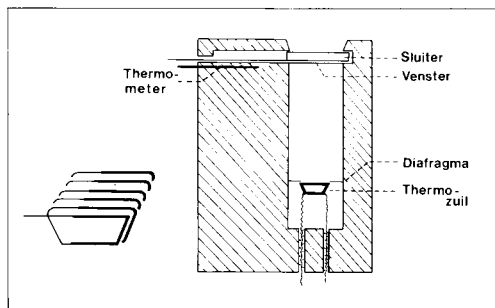
psychrometer toegepast waarmee tegelijk de luchtvochtigheid wordt gemeten (zie 4.2.3). Dit is op zich een nauwkeurig instrument. Een groot nadeel is echter de grote traagheid: men moet steeds enige minuten wachten voor men een aflezing kan doen. Bij metingen in de vegetatie bestaat het risico dat de te meten situatie verstoord wordt door de ventilatie en meer nog door het aflezen van het instrument. Ook komt de lucht bij metingen dicht bij de oppervlakte gemiddeld van een hoger niveau dan waarop de aanzuigopening is geplaatst. Hoe dichter bij de oppervlakte hoe minder beweeglijk de lucht (Nyberg, 1938).

De eisen die de micrometeorologie stelt, maken het dikwijls noodzakelijk te meten met een kleine, zoveel mogelijk vrij geplaatste voeler, waarbij metingen op een zekere afstand kunnen worden gedaan. De stralingsfout van een voeler wordt kleiner naarmate de afmetingen geringer zijn omdat de warmteoverdrachtcoëfficiënt dan groter is. Bij een thermo-element uit draad met een diameter van 0,06 mm bleef de stralingsfout beneden $0,5^{\circ}\text{C}$ (Stoutjesdijk, 1961; Fritschen & Gay, 1979), bij 0,03 mm beneden $0,3^{\circ}\text{C}$.

Zelfs bij wat grotere voelers kan de stralingsfout meestal binnen aanvaardbare grenzen worden gehouden door een klein aluminium schermpje dat alleen de directe zonnestraling afschermt. Vlak bij een door de zon bestraald oppervlak is dit alleen voor kortstondige metingen bruikbaar. Bij permanente opstelling is een groter scherm nodig waardoor de verstoring van het microklimaat te groot wordt.

Oppervlaktetemperatuur Gezien de sterke gradiënten, zowel in de onderste luchtlagen als in de bovenste lagen van het materiaal, kunnen metingen met een kwikthermometer slechts een benaderde, te lage, waarde geven voor de temperatuur van een door de zon sterk verhit bodemoppervlak. De beste benadering geeft een kwikthermometer wanneer de bol zich juist onder de oppervlakte bevindt. Beter is een thermo-element van dun draad, maar vooral bij materiaal met een slechte warmtegeleidbaarheid kunnen nog aanzienlijke fouten optreden. Vaartaja (1949) vond dat de fout gering gehouden kan worden door de thermokoppeldraden zo dun mogelijk te maken en ze over enige centimeters langs de oppervlakte te leiden.

Bladtemperaturen kan men meten met een fijn thermo-element, liefst in de vorm van een dun bandje (0,02 mm) van platgewalst draad. Hiermee zijn goede metingen te doen, maar het vereist grote zorgvuldigheid om een goed contact met het blad te



Figuur 54. Constructie van een eenvoudige stralingsthermometer. Naar Stoutjesdijk (1966).

bewerkstelligen (Pieters en Schurer, 1973). Bij bladeren die behaard zijn of een onregelmatige oppervlaktestructuur hebben, is een goede meting vrijwel onmogelijk.

De beste methode is de meting met een stralingsthermometer. Het principe hiervan is te begrijpen aan de hand van Figuur 54. Op de bodem van een cilindrisch gat in een koperen blok bevindt zich een thermoziiltje als stralingsdetector. Aan de bovenzijde kan het gat worden afgesloten met een sluiters (temperatuur T_2). Als de sluiters open is en het instrument gericht op een zwart oppervlak met temperatuur T_1 , dan ontvangt de thermoziil van dit oppervlak aan warmtestraling: $C_1 \cdot T_1^4$, waarbij C_1 een evenredigheidsfactor is die afhangt van de openingshoek van het instrument. Als D_1 resp. D_2 de output in μV van de thermoziil is met de sluiters open resp. dicht, geldt:

$$D_1 - D_2 = C_1 \cdot C_2 \cdot (\sigma T_1^4 - \sigma T_2^4) \quad (4.1)$$

waarbij C_2 ook een evenredigheidsfactor is, afhankelijk van de gevoeligheid van het instrument. De sluiters heeft de temperatuur van het koperen blok die wordt gemeten met een thermometer (thermokoppel). Daardoor is T_1 te berekenen. Een complicatie ontstaat wanneer het object niet alleen warmtestraling uitzendt, maar ook zonnestraling reflecteert. Een glazen sluiters laat de zonnestraling door en in het ideale geval zou de sensor met de sluiters open of dicht evenveel zonnestraling ontvangen. Een andere oplossing is de sensor wit te maken. Dan wordt de zonnestraling niet, de warmtestraling wel opgenomen. Omdat geen van beide methoden perfect werkt, is het het beste ze in combinatie toe te passen (Stoutjesdijk, 1965; 1974). Het koperen blok met de thermoziil is zo goed mogelijk geïsoleerd van de omgeving, en een dun polyethyleen venster (0,02 mm) juist onder de sluiters verhindert storende luchtstoringen, zonder warmte- of zonnestraling tegen te houden.

Een meting bestaat dus uit een aflezing met de sluiters open en een met de sluiters dicht en een aflezing van de thermokoppelslag.

De stralingsthermometers uit de handel werken volgens hetzelfde principe, alleen vindt het openen en sluiten met hoge frequentie plaats, waardoor een wisselstroomsignaal ontstaat. Ze hebben meestal een germaniumlens die de warmtestraling concentreert en filters die het zichtbare licht tegenhouden en de doorgelaten warmtestraling tot een bepaald golflengtegebied beperken. Zij laten een directe aflezing van de temperatuur toe en men kan er zeer snel mee werken, ook omdat de insteltijd te verwaarlozen is. De nieuwste typen zijn voorzien van een vizier (zoekerlens) en zijn in staat de temperatuur van een object met een doorsnede van 2 mm te meten.

Ook het meten met een stralingsthermometer is echter niet geheel zonder problemen. In de lucht tussen het doel en het instrument vindt emissie en absorptie van warmtestraling plaats. Bij een meting op een meter afstand kan de fout tot $1^\circ C$ bedragen als de luchttemperatuur $10^\circ C$ van de oppervlaktetemperatuur verschilt. Dit geldt voor het eerste type stralingsthermometer. Waar de gevoeligheid beperkt is tot de golflengteband $8-12 \mu m$, waarin de atmosfeer vrijwel geheel transparant is, doet dit probleem zich niet voor, maar een dergelijk instrument is natuurlijk niet geschikt om de warmtestraling van de atmosfeer te meten.

Een ander probleem doet zich voor wanneer het te meten oppervlak niet 'zwart' is. Als de emissiefactor σ kleiner is dan 1, treedt er een reflectie van warmtestraling uit de omgeving op die complementair is aan de emissie. Als de omgevingstemperatuur

Δt verschilt van de oppervlaktemperatuur, is de fout in eerste benadering $(1 - \sigma) \cdot \Delta t$. Met de omgevingstemperatuur wordt uiteraard bedoeld de gemiddelde stralingstemperatuur van de omgeving voor zover die door het oppervlak 'gezien' wordt. Een grote fout kan in het volgende geval optreden. Kwartz heeft een lage emissie en dus een sterke reflectie in het golflengtegebied $8 - 12 \mu\text{m}$. Dit is het golflengtegebied waarin een heldere atmosfeer bijna geen warmtestraling produceert. Meet men nu met een instrument dat in dit golflengtegebied gevoelig is, zoals gebruikelijk is bij de handelsinstrumenten, dan kan een aanzienlijke fout ontstaan (Büttner en Kern, 1965). De koude hemelkoepel wordt als het ware in het oppervlak gereflecteerd. Voor een instrument dat over het gehele spectrum gevoelig is, is de fout veel geringer (Stoutjesdijk, 1974).

4.2.3 Meting van de luchtvochtigheid

Voor het meten van de luchtvochtigheid bestaan tal van methoden waarvoor we verwijzen naar Sonntag (1966–1968), Fritschen and Gay (1979) en Schurer (1981). Een zeer fundamentele methode is die van de bepaling van het dauwpunt, ze is echter voor ons doel meestal te gecompliceerd.

Nauwkeurig en algemeen toepasbaar is de psychrometer-methode, waarin uitgegaan wordt van het temperatuurverschil tussen een droge thermometer die de luchttemperatuur aangeeft en eenzelfde thermometer met een nat kousje erover heen. Deze koelt dan af door verdamping. In het ideale geval, waarin geen warmte aangevoerd wordt door straling of geleiding, ontstaat een evenwichtstoestand waarbij de via de verdamping als latente warmte afgevoerde energie gecompenseerd wordt door de voelbare warmte die uit de lucht wordt opgenomen.

Omdat het transport in beide gevallen door dezelfde grenslaag plaats vindt, zij het in tegengestelde richting, kunnen we schrijven (zie 1.8 en 1.9):

$$\frac{\alpha}{\gamma} (e_n - e_l) = \alpha(t_l - t_n) \tag{4.2}$$

Hierin is de e_n de maximale dampspanning bij de temperatuur van het natte oppervlak, e_l de dampspanning van de lucht, t_l en t_n zijn respectievelijk de luchttemperatuur en de natte- boltemperatuur. De symbolen α en γ staan weer voor warmteoverdrachtgetal en psychrometerconstante.

Uit vergel. 4.2 volgt:

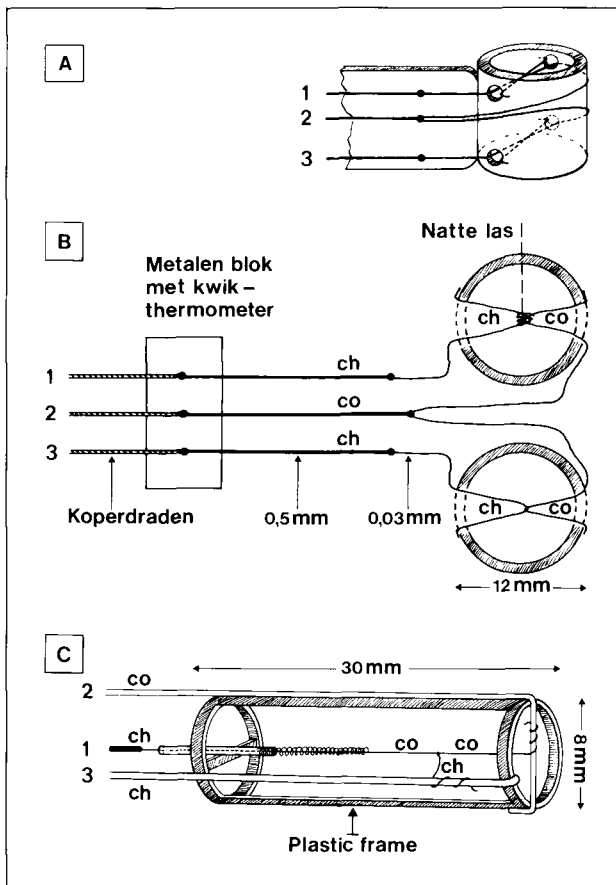
$$e_l = e_n - \gamma(t_l - t_n) \tag{4.3}$$

Hieruit volgt dat de aanwijzing van een ideale psychrometer onafhankelijk is van α en dus van de windsnelheid. De sterkte van de verdamping neemt wel toe met de windsnelheid, maar de hoeveelheid warmte die aan de lucht onttrokken wordt neemt evenredig toe, zodat de bereikte evenwichtstemperatuur dezelfde is.

De ideale situatie doet zich meestal in de praktijk niet voor: de natte thermometer is altijd kouder dan de voorwerpen in de omgeving waardoor ze meer warmtestraling ontvangt dan ze uitstraalt. Ook is er geleiding van warmte door de thermometerbuis naar de koudere bol. De invloeden van straling en geleiding worden geringer naarmate

α groter wordt (zie 1.9). Bij de Assmann-psychrometer wordt daarvoor een ventilatie met een windsnelheid van enige m/s toegepast en worden de beide kwikreservoirs tegen zonnestraling beschermd door dubbele vernikkelde buizen.

Een grotere waarde van α is ook te verkrijgen door de natte thermometer zo klein mogelijk te maken. Tegenwoordig bestaan er geventileerde psychrometers met een elektrische aandrijving en kleine elektrische thermometers die aanzienlijk sneller zijn. Bedraagt bij de Assmann de insteltijd ongeveer 5 min, hier is deze ongeveer 20 s. Daardoor wordt bovendien het risico verminderd van het aanzuigen van lucht van andere temperatuur en vochtigheid. Ook zijn droge- en natte-boltemperatuur, dampspanning, relatieve vochtigheid en dauwpunt direct digitaal af te lezen, maar de laatste drie grootheden kan men beter zelf uitrekenen: de aflezing kost te veel tijd, waardoor het microklimaat verstoord wordt en de batterijen snel uitgeput raken.



Figuur 55. Psychrometers met thermokoppels. Schets van de constructie (A) en de elektrische schakeling (B) en schakelschema van een miniatuurpsychrometer (C). Bij C zijn de draden aan weerszijden van de natte las omwield met dun katoendraad dat water opneemt uit een capillair.

Nog veel sneller werken psychrometers met zeer fijne natte en droge thermokoppels. Men omwikkelt het natte thermokoppel met een dunne katoenen draad als kousje. Als het thermokoppeldraad voldoende dun is en het omwoelde gedeelte voldoende lang, wordt de fout door geleiding ook klein (Powell, 1936). Dank zij de geringe afmetingen is α zo groot dat geen kunstmatige ventilatie nodig is. In Figuur 55 zijn twee uitvoeringen van een thermo-elementpsychrometer geschetst. Het type c, maar dan met draad van 0,06 mm diameter en tweemaal zo grote afmetingen werkte bijna als een ideale psychrometer (Stoutjesdijk, 1961). Reeds een zeer geringe luchtbeweging was voldoende om het verschil tussen droge en natte boltemperatuur maximaal te maken. In volledig stagnerende lucht lag het verschil nog dicht bij het maximale. Voor een dergelijke psychrometer kan bij zwakke luchtbeweging, zoals meestal ook in de vegetatie wel aanwezig is, voor het berekenen van de dampspanning uit de droge- en natte-boltemperatuur een waarde van γ gebruikt worden die geldt voor een laminaire grenslaag, circa 0,57 mbar/°C (Van der Held, 1937).

Voor de Assmann-psychrometer is de algemeen gebruikte waarde $\gamma = 0,66$ mbar/°C. De opgegeven waarden van γ gelden voor een luchtdruk van 1000 mbar en de waarde van γ is evenredig met de luchtdruk. Het gebruik van een hogere waarde van γ bij de Assmann-psychrometer hangt samen met het feit dat hier de natte-boltemperatuur hoger ligt, niet omdat deze fundamenteel anders functioneert, maar doordat geleiding en straling toch nog een vrij grote rol blijven spelen. Bij de meeste geventileerde psychrometers ligt γ iets lager (Schurer, 1981). Bij de kleine uitvoering (Figuur 55c) van de hierboven beschreven psychrometer lag de natte-boltemperatuur wat hoger dan bij de grote (Tabel 39). Hier speelde kennelijk de warmtegeleiding door de draden al een rol.

Figuur 55 laat een constructie zien, waarbij de droge en de natte las ondergebracht zijn in een perspex cilindertje van 12 mm lengte en 10 mm inwendige diameter. Draden van chromel en constantaan zijn in een v-vorm gebogen en in elkaar gehaakt. Bij het solderen van de natte las mag alleen het contactpuntje met tin worden bedekt. Het kousje is een knoopje in een dun katoenen draadje dat een druppel water van 1,5 mm diameter kan vasthouden. De schakeling van beide typen psychrometers wordt duidelijk uit Figuur 55b. In het circuit 1-3 wordt het temperatuurverschil tussen droge en natte bol gemeten, de beide overgangen chromel-koper zijn in hetzelfde metalen blok ondergebracht waarin ook de referentielas constantaan-chromel en een thermometer

Tabel 39. Verschil tussen droge- en natte-boltemperatuur voor verschillende typen psychrometers. Luchttemperatuur 22°C. De letters A en C verwijzen naar figuur 55.

Type psychrometer	Temperatuurverschil (°C)	
	met ventilatie	zonder ventilatie
Assmann-psychrometer	11,4	
Thermokoppelpsychrometer A	10,8	10,8
Thermokoppelpsychrometer C	klein type	11,3
	groot type	11,8

zijn geplaatst. Het temperatuurverschil met de referentielas wordt gemeten in het circuit 2–3. Deze 'druppelpsychrometer' geeft lagere waarden van het psychrometrisch verschil dan de beide andere, zoals ook te verwachten was, maar is vrijwel geheel ongevoelig voor de luchtbeweging (Tabel 39).

De druppelpsychrometer is zeer geschikt voor metingen in dichte vegetatie en bleek in het gebruik weinig gevoelig voor mechanische beschadiging. Dit type psychrometer vraagt echter veel zorg bij de vervaardiging. De andere typen waarbij de draden aan weerszijden van de las met katoendraad omwoeld zijn, zijn veel gemakkelijker te maken en goed reproduceerbaar. Het katoendraad moet zo dun mogelijk zijn en zorgvuldig ontvet worden met wetting agent, een oppervlaktespanningsverlagend middel. Bij metingen bij temperaturen rond het vriespunt moet men er op letten of het water op de natte bol bevroren is of niet. Ijs heeft een lagere dampspanning dan water van dezelfde temperatuur en water kan tot ettelijke graden onder het vriespunt onderkoelen. Als er ijs is gevormd, moet in de formule de dampspanning boven ijs worden gebruikt.

Voor de bevochtiging van een psychrometer moet gedestilleerd water worden gebruikt. Vooral bij continu gebruik is dit belangrijk omdat anders het water rond de voeler geleidelijk in een geconcentreerde zoutoplossing verandert en deze heeft een lagere dampspanning dan water. Een groter model thermo-element psychrometer geschikt voor continu metingen is beschreven door Stigter en Welgraven (1976).

De diëlektrische voeler (Vaisala) berust op een hygroscoopisch effect. Een klein plaatje kunststof (4×8 mm) neemt vocht op uit de lucht afhankelijk van de relatieve luchtvochtigheid. Een dunne goudlaag die aan beide zijden van het plaatje is opgedampt, maakt van het geheel een condensator, waarvan de capaciteit afhankelijk is van het vochtgehalte van het plaatje. Het is een uitstekend en snelwerkend instrument dat jammer genoeg ook zijn nadelen heeft. De Vaisala-voeler is gevoelig voor vervuiling en moeilijk schoon te maken. Hij moet regelmatig worden geijkt, vooral bij contact met vloeibaar water. Dit type instrument meet primair de relatieve vochtigheid, uitgaande van de veronderstelling dat het plaatje de temperatuur van de lucht heeft. Is de temperatuur hoger, bij voorbeeld door straling, dan meet men een te lage relatieve vochtigheid. Hiervan wordt ook gebruik gemaakt door het plaatje bij zeer hoge relatieve vochtigheden, waarbij de werking minder goed is, elektrisch te verwarmen en de dan gemeten lagere vochtigheid te corrigeren. Al met al een instrument dat goede resultaten kan leveren, niet geventileerd hoeft te worden, geen watertoevoer behoeft, maar dit ook niet verdraagt en als de meeste instrumenten de beste resultaten geeft wanneer men zich grondig in de werkingswijze verdiept.

De oude vertrouwde haarhygrometer heeft nog wel toepassingsmogelijkheden, meestal in de uitvoering als thermohygrograaf. Deze kan men in een weerhut plaatsen om de waarnemingen te relateren aan de algemene weergegevens. Ook voor metingen in een bos is hij geschikt, niet echter voor metingen op microschaal. De haarhygrometer moet regelmatig worden geijkt.

Een echte micromethode werd door Corbet c.s. (1979) gebruikt, onder andere voor het meten van de luchtvochtigheid in bloemen. Een zoutoplossing neemt water op uit de atmosfeer of geeft er water aan af totdat de concentratie in evenwicht is met de RH van de atmosfeer. Een klein druppeltje kaliumcitraat wordt in een oogje van koperdraad geplaatst en de concentratie wordt refractrometrisch bepaald.

We maken nog een enkele opmerking over het bepalen van het vochtgehalte van de

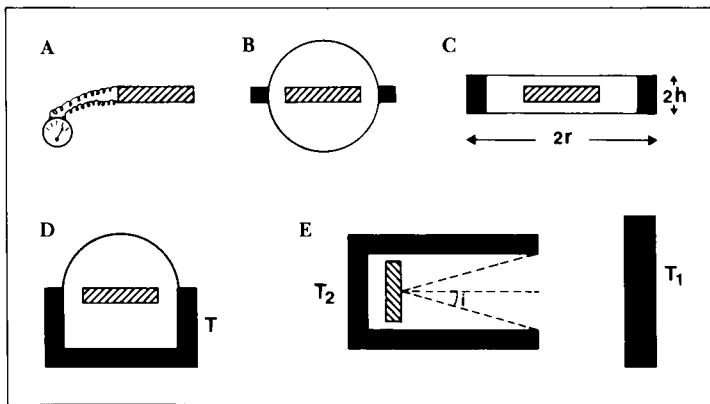
bodem. Wegen en drogen van een bepaald volume bodem dat met een stalen cilindertje wordt uitgestoken is uitstekend, maar tijdrovend en verstorend. Door de Technische en Fysische Dienst voor de Landbouw (TFDL) te Wageningen is een instrument ontwikkeld dat in de bodem wordt gestoken en de diëlektrische constante daarvan meet die in hoofdzaak door het watergehalte bepaald wordt. Er is ook een uitvoering die de vochtigheid van de bodemoppervlakte meet. Een ouder instrument dat een grove benadering van de vochtigheidstoestand van de bovenste bodemlagen levert, is in de handel onder de naam Aucon.

4.2.4 Stralingsmeting

Bij de stralingsmeting onderscheidt men de niet-selectieve methode, waarbij de straling omgezet wordt in warmte, de foto-elektrische methode, waarbij de straling direct omgezet wordt in een elektrische stroom en tenslotte de fotochemische methode.

Wanneer het gaat over vragen van warmte- en waterhuishouding, zoekt men uiteraard naar een methode die de betreffende energiestromen in energetische eenheden meet onafhankelijk van de golflengte. Een thermische methode is dan aangewezen en wanneer het om warmtestraling gaat ook de enig mogelijke. Het principe van de meting berust altijd op het meten van een temperatuurverschil en wordt het best gedemonstreerd wanneer we uitgaan van de meting van de nettostraling.

Men denke zich een horizontaal opgesteld vlakke zwarte plaat. Als de bovenzijde meer of minder straling ontvangt dan de onderzijde ontstaat er een temperatuurverschil. Het temperatuurverschil is evenredig met $S_1 - S_2$, waarbij S_1 resp. S_2 de stra-



Figuur 56. Stralingsmeters.

- A. Vrij opgestelde meter voor de nettostraling. Het temperatuurverschil tussen boven- en onderzijde van de plaat wordt met een aantal in serie geschakelde thermokoppels gemeten.
- B. Als A, maar afgeschermd tegen windinvloed door koepels van polyethyleenfolie.
- C. Idem, vlak model.
- D. Eenzijdig model voor zonnestraling plus warmtestraling (polyethyleen koepel) of voor zonnestraling alleen (glazen koepel).
- E. Opstelling voor ijking van stralingsmeters.

ling is die aan boven- resp. onderzijde ontvangen wordt. Dit systeem werkt goed in stille lucht, maar wind maakt de verschillen kleiner en geeft aanleiding tot onstabieleit in de aanwijzing. Om de invloed van de wind uit te schakelen worden tegenwoordig halve bollen van polyethyleen folie gebruikt die door een lichte overdruk in vorm worden gehouden (Figuur 56b). Voor permanent gebruik, waarbij storingen zouden kunnen ontstaan door afzetting van dauw op de polyethyleen bollen, gebruikt men een apparaat waarbij dit verhinderd wordt door een stroom droge lucht. In de praktijk bestaat de 'vlakke plaat' bij voorbeeld uit een plaatje kunststof van enige mm dikte, waarvan het temperatuurverschil tussen boven- en onderzijde gemeten wordt door een aantal in serie geschakelde thermo-elementen, dikwijls gemaakt door galvanisch verkoperen of verzilveren van constantaandraad (Stoutjesdijk, 1966).

Een simpele vorm van deze stralingsbalansmeter met vlak polyethyleen folie geeft Figuur 56c. Hierbij wordt de straling met lage invalshoek afgeschermd. Vooral 's nachts geeft deze constructie bruikbare waarden voor steekproefmetingen. Bij $r/h = 4$ is de fout minder dan 5%. Uitgaande van het principe in Figuur 56c kan men verschillende variaties aanbrenge. Een eenzijdige meting van de inkomende straling is mogelijk door de onderste polyethyleen kap te vervangen door een zwarte metalen kap, waarvan de temperatuur gemeten wordt (Figuur 56d). De ontvangen straling kan berekend worden volgens:

$$\sigma \cdot T^4 - S = C \cdot E \quad (4.3)$$

Hierin is T de temperatuur van de metalen kap, S de te meten stralingsintensiteit, C een ijkfactor en E de 'output' van de sensor.

Deze constructie is ook bruikbaar voor de meting van de zonnestraling alleen, door de polyethyleen kap te vervangen door een glazen kap, die alleen de kortgolvlige straling doorlaat. Doorgaans gebruikt men voor dit doel de solarimeter van Moll-Gorczyński, die berust op het principe dat een vrij in de lucht geplaatste thermolas bij bestraling een hogere temperatuur krijgt dan een zelfde las die thermisch goed geleidend met het metalen huis verbonden is.

Een andere methode maakt gebruik van het feit dat een wit oppervlak veel minder verwarmd wordt door de zonnestraling dan een zwart oppervlak, terwijl beide een gelijke absorptie voor warmtestraling hebben. Bij de zwart-wit-pyranometer van Dirmhirn (1958) vormen een aantal zwarte en witte sectoren een thermoziil. Sceiz c.s. (1964, 1965) beschreef een buisvormig instrument volgens dit principe, voor metingen in de vegetatie.

Een fundamentele ijking van stralingsmeters wordt verkregen door het element te plaatsen in een situatie als geschetst in Figuur 56e. Als de zwarte metalen plaat een temperatuur T_1 heeft en de cilindrische metalen buis een temperatuur T_2 dan ontvangt het element een nettostraling:

$$(\sigma T_1^4 - \sigma T_2^4) \sin^2 i \quad (4.4)$$

Voor het ijken van stralingsbalansmeters wordt ook veel gebruik gemaakt van een geijkte solarimeter. Plaatst men beide instrumenten in dezelfde positie ten opzichte van de zon dan wordt, door met een klein scherm alleen de directe zonnestraling af

te schermen, bij beide instrumenten de ontvangen straling met een gelijk bedrag verminderd, dat bij het geijkte instrument bekend is.

Voor het meten van straling in de korte golflengten die verantwoordelijk zijn voor specifieke biologische of fotochemische effecten staan verschillende wegen open. Voor de zonnestraling kan bij voorbeeld een scheiding tussen UV en fotosynthetisch actieve straling ($\lambda < 700$ nm) en straling van langere golflengten (> 700 nm) bereikt worden door naast de gewone solarimeter een instrument te plaatsen waarvan de buitenste bol vervangen is door filterglas, dat alleen straling van golflengten > 700 nm doorlaat.

Binnen een bepaald golflengtegebied biedt de foto-elektrische methode grote voordelen. De gevoeligheid is hoog en er is geen storing door temperatuureffecten. Daar staat tegenover dat de gevoeligheid sterk afhankelijk is van de golflengte. Het veel gebruikte silicium foto-element (meestal fotocel genoemd) is gevoelig voor straling tussen 400 en 1100 nm maar heeft een maximale gevoeligheid bij 750 nm. Met geschikte filters laten zich bepaalde golflengtegebieden isoleren, bij voorbeeld lichtrood en donkerrood. Ook kunnen meters gemaakt worden met een vrij uniforme gevoeligheid in het golflengtegebied dat voor de fotosynthese van de groene plant van belang is (400–700 nm). Met filters is een instrument te maken waarvan de aanwijzing nauwkeurig parallel loopt met die van een solarimeter. Uiteraard geldt dit alleen voor de kortgolvlige zonnestraling, omdat de Si-cel geen straling > 1100 nm waarneemt (Kerr c.s., 1967). Met interferentiefilters en fotocellen is ook een monochromator te bouwen waarmee over het hele gebied van 400–1100 nm naar believen smalle golflengtebanden uitgesneden kunnen worden. In een dergelijk instrument wordt een langwerpige filter gebruikt waarbij de doorgelaten straling afhankelijk is van de plaats op het filter (Sauerer & Dirmhirn, 1958; Stoutjesdijk, 1972; van der Hage, 1984).

De kleinste siliciumcellen hebben een diameter van ongeveer 4 mm. Daardoor zijn metingen in dichte vegetatie mogelijk. Ze moeten wel steeds gebruikt worden met een diffuus verstrooiend filter van melkglas (plastic) om de gevoeligheid onafhankelijk van de invalshoek te maken. Deze 'puntmetingen' zijn weinig representatief. Een beter gemiddelde krijgt men met een lange lichtstaaf, zijnde een aantal in serie geschakelde smalle sensoren, waar men overigens naar believen delen van kan afschermen. Waar de situatie daar ruimte voor biedt, zoals in een bos, zijn ook gemiddelde waarden over een groter oppervlak te meten door een sensor met een beperkte openingshoek te richten op een mat wit oppervlak. Bij vergelijkende metingen zijn kleine afwijkingen van de ideale witheid niet van belang. Er zijn overigens verfsoorten die van alle zichtbare golflengten 88% reflecteren.

Fotocellen leveren een stroom die binnen bepaalde grenzen onafhankelijk is van de uitwendige weerstand. Deze weerstand mag niet te groot zijn (ca. 100 Ω). Bij gebruik van een modern hoogohmig meetinstrument moet dus een weerstand parallel aan de fotocel geschakeld worden.

Metingen met fotocellen worden vaak vergelijkenderwijs gedaan en in relatieve eenheden uitgedrukt. IJking kan in W/m^2 of in lichtquanten uitgevoerd worden. Het eist speciale voorzieningen en deskundigheid en is altijd gebaseerd op een niet selectieve methode.

Oudere metingen werden veelal gedaan met seleniumcellen, die aan de ooggevoeligheid waren aangepast. De ooggevoeligheid is maximaal bij 550 nm en neemt dan sterk af naar 400 en 770 nm. De gebruikte eenheid is hier de lux (symbool lx). Omzetting

in energetische eenheden is alleen mogelijk voor straling van een bepaalde samenstelling. Voor zonlicht geldt bij benadering: 1 kW/m^2 is equivalent aan 107,5 klx.

Fotochemische lichtmeting wordt weinig toegepast. De methode heeft het voordeel dat op veel plaatsen geïntegreerde metingen kunnen worden gedaan. De gevoeligheid ligt echter vooral in het ultraviolet en voorzichtigheid bij de interpretatie van de metingen is dus geboden. (Platt and Griffith, 1964; Lagrew and Baskins, 1975).

4.2.5 Meting van de warmtestroom

Het probleem van het meten van de warmtestroom doet zich bij voorbeeld voor bij het bepalen van de hoeveelheid warmte die de bodem opneemt of afgeeft. Het principe is het best te begrijpen door vergelijking met een elektrisch circuit. Wanneer men daarvan de stroom wil meten, kan men een kleine bekende weerstand in de keten opnemen die een te verwaarlozen invloed heeft op de totale weerstand en vervolgens de spanning over deze kleine weerstand meten.

Het meten van de warmtestroom gebeurt eigenlijk op dezelfde manier. Wanneer bij voorbeeld op de bodem een dun plaatje gelegd wordt met een bekend warmtegeleidend vermogen, dan is de warmtestroom te berekenen wanneer het temperatuurverschil, de spanning in het elektrische analogon, tussen de boven- en de onderzijde bekend is. Om de warmteweerstand klein te houden moet het plaatje vrij dun zijn en van betrekkelijk goed geleidend materiaal. Het temperatuurverschil is dan maar klein en wordt het beste gemeten met een aantal in serie geschakelde thermo-elementen. Door bij voorbeeld een perspex plaatje van enige mm dikte te omwinden met een aantal wikkelingen dun constantaandraad die half verkoperd worden, zijn dergelijke warmtestroomplaatjes gemakkelijk zelf te maken. Voor de ijking kan men een geijkt plaatje uit de handel gebruiken.

Wanneer men geen behoefte heeft aan een hoge gevoeligheid, zijn warmtestroomplaatjes gemakkelijk te maken door van zogenaamd printplaat dat aan twee zijden met een laagje koper bedekt is, de koperlaagjes te verbinden met een dun constantaandraadje.

Men kan deze methode natuurlijk op allerlei terreinen toepassen. Mertens (1979) maakte er gebruik van bij het meten van de warmtestroom door de wanden van een nestkast, waarin een koolmees zat te broeden.

4.2.6 Windmeting

De windsnelheid wordt van oudsher gemeten met rotatie-anemometers waarbij een verticale as drie aan horizontale dragers bevestigde halve bollen draagt. Bij het gewone type drijft de as een telwerk aan waardoor de totale in een bepaalde tijd door de wind afgelegde weg kan worden gemeten. Voor het meten van een gemiddelde windsnelheid is dit type meter dus uitstekend geschikt, het heeft echter in de oorspronkelijke uitvoering een vrij hoge startsnelheid: minstens 0,5 m/s. Een sterk verbeterde uitvoering, waarbij geen mechanische teller gebruikt wordt maar een periodiek onderbroken lichtstraal en halve pingpongballetjes in plaats van aluminium balletjes, heeft een startsnelheid van ca. 0,1 m/s.

Deze instrumenten meten door hun constructie alleen de horizontale component

van de windsnelheid. Doordat ze een vrij grote omvang hebben, zijn ze in de vegetatie meestal niet goed te gebruiken, ook al omdat de windsnelheid daar dikwijls bij of onder de startsnelheid van het instrument ligt. Bij zeer variabele windrichting en -snelheid zijn de gegevens vaak niet goed te interpreteren. In dit geval geeft een niet-mechanisch instrument betere informatie vooral ook over de fluctuaties van de windsnelheid.

In deze situaties wordt vooral de hete-draadwindmeter gebruikt die in wezen het warmteoverdrachtgetal meet van een door een elektrische stroom verhitte zeer dunne platina draad. De aanspreekgevoeligheid ligt bij enkele cm/s, bij hogere windsnelheden neemt de nauwkeurigheid sterk af. Voor de studie van de luchtstroming in grenslagen wordt een zeer subtiële en kwetsbare vorm van dit instrument gebruikt. Een wat robustere uitvoering is zeer geschikt voor metingen in de vegetatie. Ook bestaan er hete-bolanemometers waarbij in plaats van een draad een klein bolletje wordt gebruikt.

De temperatuur van de lucht wordt door sommige dezer instrumenten in rekening gebracht. Bij andere is de temperatuur van de hete draad zeer hoog, bij voorbeeld 300°C, waardoor de invloed van de luchttemperatuur te verwaarlozen is. De sensor kan ook de vorm van een staafje hebben maar dit type is gevoelig voor de windrichting, wat bij de grillige luchtstroming in en om de vegetatie een nadeel kan zijn.

4.2.7 Het gebruik van proefobjecten

Als men de betekenis van de milieufactoren voor een plant of dier wil leren kennen dient men eerst te weten hoe deze op het organisme inwerken. Daartoe kan men twee wegen bewandelen. Men kan de temperatuur, de transpiratie enz. van het organisme direct meten en de relatie met de milieufactoren trachten vast te stellen of men kan ze, als deze relaties eenmaal vastgesteld zijn, daaruit afleiden.

In veel gevallen met een autoecologische vraagstelling kan men het biologische object ook vervangen door een levenloos proefobject dat op de relevante factoren op een soortgelijke manier reageert.

Bakken en Gates (1975) maakten afgietsels van hagedissen waarvan de temperatuur, in de situatie van de levende hagedis, werd gemeten. De namaakhagedis werd zo geleverd dat zijn reflectie die van de echte hagedis benaderde. Het lijkt wat overdreven de vorm van het dier zo nauwkeurig te reproduceren omdat men natuurlijk de inhoud niet kan nabootsen.

Brandt (1974) ging nog verder en volgde een wolfsspinn die zijn eicocon zonde met een zelfde cocon waarin een thermokoppel gestoken was. Speciaal bij insecten lijkt het gebruik van intacte exemplaren als sensor voor temperatuurmetingen veelbelovend.

In de medische fysiologie worden ook de katathermometer en de frigorimeter gebruikt. De eerste is een thermometer met een groot reservoir (ca. 10 cm³), dat opgewarmd wordt tot 37°C. Men meet vervolgens de tijd die dit reservoir nodig heeft om af te koelen tot 36°C. Dit instrument integreert dus als het ware de effecten van instraling, wind en luchttemperatuur zoals de mens die buiten ondervindt. Nog beter voor dit doel is de frigorimeter, een bol, al of niet bekleed met een droog of vochtig jasje, die op 34°C wordt gehouden. De toegevoegde energie wordt gemeten (Fanger). Heller (1972) bekleedde voor dit doel een afgietsel van een vogelkarkas met de huid van een vogel. Door een vochtig oppervlak te gebruiken, wordt ook de invloed van de transpi-

ratie op de temperatuur van het organisme gesimuleerd.

Een ander, al oud instrument is de Piche-evaporimeter, die vooral geschikt is om de verdamping van natte bodem, planten en poikilotherme dieren met vochtige huid (bij voorbeeld naaktslakken, amfibieën) te simuleren. Deze bestaat uit een schijfje nat groen vloeipapier dat gevoed wordt met water uit een glazen buis met schaalverdeling zodat de verdamping gemeten kan worden. (De Vries en Venema, 1954; Roth, 1962).

De verdamping van een nat oppervlak wordt bepaald door de netto geabsorbeerde straling, de wind, en de vochtigheid van de lucht. Een blad reageert ook op deze groot-heden, maar de straling heeft hier relatief meer invloed dan de wind en de vochtigheid van de lucht. Terwijl de verdamping van een nat oppervlak altijd stijgt met toenemen-de windsnelheid, kan die van een zwak transpirerend blad juist afnemen. Er is wel een goede correlatie te verwachten tussen de Piche-waarden en de verdamping van nat mos en van natte kale grond. Zodra het bovenste bodemlaagje is uitgedroogd, gaat dit niet meer op. De Piche-evaporimeter geeft dus de potentiële verdamping aan en kan, mits met verstand en inzicht in de juiste situatie gebruikt, toch waardevolle indicaties geven, vooral omdat het om een sommerende meting gaat.

Nadelen zijn dat hij gemakkelijk stuk vriest en bij zonneshijn na regen zodanig opwarmt, dat er door uitzetting van de lucht in het reservoir water naar buiten geperst wordt. Hierdoor wordt een te hoge evaporatie gemeten. Dat geldt ook als er bij wind een tak tegen slaat of als er een konijn tegen aan loopt.

In droge perioden zijn de evaporimeters ook zeer geliefd bij wespen als bron van vocht. De gemeten waarden slaan dan alle records.

In het algemeen geldt bij het gebruik van proefobjecten dat ze de analyse van de situatie met eenvoudige, één factor metende, uniforme fysische sensoren niet kunnen vervangen, maar ze geven er wel een goede aanvulling op, vooral omdat ze vaak gemakkelijk over langere perioden en op veel plaatsen tegelijk zijn toe te passen.

4.2.8 Horizontoscoop en globoscoop

Dat uit visuele waarneming van landschaps- en vegetatiestructuur al veel is te zeggen over het microklimaat is hopelijk na lezing van dit boek wel duidelijk geworden.

Een belangrijk punt is de afscherming van de hemelkoepel of van de zonnebaan door obstakels die boven de horizon uitrijzen. De afscherming bepaalt wanneer de directe zonnestraling onderschept wordt en heeft invloed op de nachtelijke uitstraling.

Een eenvoudig hulpmiddel hierbij is de horizontoscoop (Geiger, 1961). Het is een bolsegment van perspex waarin men de omgeving gespiegeld ziet. Wanneer men er boven op kijkt kan men op een cirkelvormig transparant papier aan de onderzijde zien welk deel van de hemelkoepel afgeschermd wordt door bomen, heuvelruggen en dergelijke. Op het transparant is de zonnebaan voor verschillende jaargetijden afgedrukt. Men kan de contouren van alle obstakels gemakkelijk en snel overtekenen op een duplicaattransparant. De ingetekende contouren geven de projectie aan van het afgeschermd, respectievelijk vrijgelaten, deel van de hemelkoepel. Voor het stralingsklimaat over het hele jaar is het van belang de delen van de hemelkoepel die alleen 's zomers afgeschermd worden (loofbomen en -struiken) apart te arceren ofwel horizontogrammen in verschillende jaargetijden te maken.

Een ander instrument, de globoscoop, werkt met een bolle spiegel die van boven ge-

fotografeerd wordt. De foto kan dan met behulp van transparante overlegvellen geïnterpreteerd worden (Lee, 1978).

Literatuur

- Anderson, M.C., 1966. Some problems of simple characterization of the light climate in plant communities. In: R. Bainbridge, G.C. Evans & O. Rackham (Eds): Light as an ecological factor. Blackwell, Oxford, p. 77-90.
- Apinis, A.E., 1965. Thermophile Microorganismen in einigen Dauergrünlandgesellschaften. In: R. Tüxen (Red.): Biosoziologie, Bericht über das Internationale Symposium der internationalen Vereinigung für Vegetationskunde 1960. Junk, Den Haag, p. 290-303.
- Arnold, S.M. & J.L. Monteith, 1974. Plant development and mean temperature in a Teesdale habitat. *Journal of Ecology* 62: 711-720.
- Aulitzky, H., A. Czell, G. Fromme, I. Neuwinger, H.M. Schiechl & R. Stern, 1961. Beschreibung des Gurglertales (hinterstes Ötztal in Nordtirol). *Mitteilungen der forstlichen Bundesversuchsanstalt Mariabrunn* 59: 33-52.
- Baker, R.R., 1978. The evolutionary ecology of animal migration. Hodder & Stoughton, London, 1012 p.
- Bakken, G.S. & D.M. Gates, 1975. Heat transfer analysis of animals. In: D.M. Gates & R.B. Schmeil: Perspectives of biophysical ecology. Springer, Berlin/Heidelberg/New York. p. 255-290.
- Bakken, G.S., V.C. Vanderbilt, W.A. Buttemer & W.R. Dawson, 1978. Avian eggs: thermoregulatory value of very high near-infrared reflectance. *Science* 200: 321-323.
- Bakker, D., 1960. *Senecio congestus* (R. Br.) DC. in the Lake IJselfolders. *Acta Botanica Neerlandica* 9: 235-259.
- Barkman, J.J., 1947. Bryologische zwerftochten door Nederland. I. Brabant. *Nederlands Kruidkundig Archief* 54: 42-54.
- Barkman, J.J., 1949. Notes sur quelques associations épiphytiques de la Petite Suisse Luxembourgeoise. *Archives de l'Institut Grand-Ducal de Luxembourg*. N.S. 18: 79-94.
- Barkman, J.J., 1951. Impressions of the North Swedish Forest Excursion. *Vegetatio* 3 (3): 175-182.
- Barkman, J.J. 1958. Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes. Van Gorcum, Assen. 627 p.
- Barkman, J.J., 1965a. Die Kryptogamenflora einiger Vegetationstypen in Drenthe und ihr Zusammenhang mit Boden und Mikroklima. In: R. Tüxen (Red.): Biosoziologie. Bericht über das Internationale Symposium der internationalen Vereinigung für Vegetationskunde, 1960. Junk, Den Haag. p. 157-171.
- Barkman, J.J., 1965b. Een nieuwe aardster voor Nederland. *Coolia* 11 (4/6): 54-60.
- Barkman, J.J., 1977. Die Erforschung des Mikroklimas in der Vegetation. Theoretische und methodische Aspekte. In: H. Dierschke (Red.): Vegetation und Klima. Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde, 1975, Cramer, Vaduz. p. 5-20.
- Barkman, J.J., 1979. The investigation of vegetation texture and structure. In: M.J.A. Werger: The Study of Vegetation. Junk, The Hague/Boston/London. p. 123-160.
- Barkman, J.J., A.K. Masselink & B.W.L. de Vries, 1977. Über das Mikroklima in Wacholderflu-

- ren. In: H. Dierschke: (Red.) Vegetation und Klima. Berichte der Internationalen Symposien der internationalen Vereinigung für Vegetationskunde, 1975. Cramer, Vaduz p. 35-81.
- Barkman, J.J. & V. Westhoff, 1968. Botanical evaluation of the Drenthian district. *Vegetatio* 19: 3230-338.
- Barton-Browne, L.B., 1964. Water regulation in insects. *Annual Review of Entomology* 9: 63-82.
- Baskin, J.M. & C.C. Baskin, 1974. Some ecophysiological aspects of seed dormancy in *Geranium carolinianum* L. from Central Tennessee. *Oecologia* 16: 209-219.
- Behrens, W., K.H. Hoffmann, S. Kempa, S. Gässler & G. Merkel-Wallner, 1983. Effects of diurnal thermoperiods and quickly oscillating temperatures on the development and reproduction of crickets, *Gryllus bimaculatus*. *Oecologia* 59: 279-283.
- Berenyi, D., 1967. Mikroklimatologie. Fischer, Stuttgart, 328 p.
- Bernatzky, A., 1978. Tree ecology and preservation. Elsevier/Amsterdam/New York. 357 p.
- Billings, W.D. & R.J. Morris, 1951. Reflection of visible and infrared radiation from leaves of different ecological groups. *American Journal of Botany* 38: 327-331.
- Boyko, H., 1962. Old and new principles of phytobiological climate classification. In: S.W. Tromp (Ed): *Biometeorology*. Pergamon Press, Oxford. p. 113-127.
- Brandt, D.Ch., 1974. Het kleine weer. In: Meyendel, duin-water-leven. W. van Hoeve, Den Haag.
- Brandt, D.Ch., 1980a. Is the mound of *Formica polyctena* Foerst. in origin a simulation of a rock? *Oecologia* 44: 281-282.
- Brandt, D.Ch., 1980b. The thermal diffusivity of the organic material of a mound of *Formica polyctena* Foerst. in relation to the thermo-regulation of the brood. *Netherlands Journal of Zoology* 30: 326-344.
- Brasseur, F. & J.R. de Sloover, 1976. L'extinction du rayonnement dans les gammes spectrales bleu, rouge et rouge lointain. Comparaison de deux peuplements forestiers de Haute Ardenne. *Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique* 109: 319-334.
- Brown, L., 1976. Birds of prey. Hamlyn, London, New York, Sydney, Toronto. 256 pp.
- Brunt, D., 1932. Notes on radiation in the atmosphere. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 58: 389-418.
- Buchanan, J.W., 1940. Developmental rate and alternating temperatures. *Journal of experimental Zoology* 83: 235-248.
- Büttner, K.J. & C.D. Kern, 1965. The determination of infrared emissivities of terrestrial surfaces. *Journal of Geophysical Research* 70: 1329-1337.
- Büttner, R., 1971. Untersuchungen zur Ökologie und Physiologie des Gasstoffwechsels bei einigen Strauchflechten. *Flora* 160: 72-99.
- Bullock, T.H. & R.B. Cowles, 1952. Physiology of an infra-red receptor: the facial pit of pit vipers. *Science* 115: 541-543.
- Capon, B. & W.V. Asdell, 1967. Heat pretreatment as a means of increasing germination of desert annual seeds. *Ecology* 48: 305-306.
- Caprio, J.M., 1974. The solar thermal unit concept in problems related to plant development and potential evapotranspiration. In: H. Lieth (ed): *Phenology and seasonality modeling*. Springer, Berlin/Heidelberg/New York.
- Chrenko, F.A. & L.G.C.E. Pugh, 1961. The contribution of solar radiation to the thermal environment of man in Antarctica. *Proceedings of the Royal Society B*. 155: 243-265.
- Cloudsley-Thompson, J.L. & M.J. Chadwick, 1964. *Life in Deserts*. Foulis, London, 218 p.
- Cone, C.D., 1962. The soaring flight of birds. *Scientific American* 206: 130-140.
- Corbet, S.A., P.G. Willmer, J.W.L. Beament, D.M. Unwin & O.E. Prys-Jones, 1979. Postsecretory determinants of nectar sugar concentration. *Plant, Cell and Environment* 2: 293-308.
- Coulianos, C.-C., 1962. Djur och mikroklimat. *Zoologisk Revy* 24: 58-70.
- Coulson, K.L., 1975. *Solar and terrestrial radiation*. Academic Press, New York. 322 p.
- Creveld, M.C., 1981. Epilithic lichen communities in the alpine zone of Southern Norway. Diss.

- Utrecht, 288 p.
- Dahl, E. & E. Mork, 1959. On the relationship between temperature, respiration and growth in Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). Meddelelser av Det Norske Skogforsøksvesen, 53: Dawson, W.R., 1975. On the physiological significance of the preferred body temperature of reptiles. In: D.M. Gates & R.B. Schmeil (ed): Perspectives of biophysical ecology. Springer, Berlin/Heidelberg/New York. p. 443-473.
- Dieren, W. van, 1934. Organogene Dünenbildung. Nijhoff, 's Gravenhage, 304 p.
- Dierschke, H., 1974. Saumgesellschaften im Vegetations- und Standortgefälle an Waldrändern. Scripta Geobotanica 6: 1-234.
- Dierschke, H., 1977. Bibliographie der Arbeiten über das Mikroklima in europäischen Pflanzengesellschaften. Excerpta Botanica B. Sociologica 16: 179-234.
- Dirmhirn, I., 1964. Das Strahlungsfeld im Lebensraum. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main. 426 p.
- Dreißig, H., 1980. Daily activity, thermoregulation and water loss in the tiger beetle, *Cicindela hybrida*. Oecologia 44: 376-389.
- Eckert, E., 1959. Einführung in den Wärme- und Stoffaustausch. Springer, Berlin/Göttingen/Heidelberg. 295 p.
- Edney, E.B., 1957. The Water Relations of Terrestrial Arthropods. Cambridge University Press.
- Ehleringer, J.R. & O. Björkman, 1978. Pubescence and leaf spectral characteristics in a desert shrub, *Encelia farinosa*. Oecologia 36: 151-162.
- Evans, K.E. & A.N. Moen, 1975. Thermal exchange between Sharp-Tailed Grouse (*Pedioecetes phasianellus*) and their winter environment. The Condor 77: 160-168.
- Felice, P. de, 1968. Etude des échanges de chaleur entre l'air et le sol sur deux sols de nature différente. Archiv für Meteorologie, Geophysik und Bioklimatologie. Ser. B. 16: 70-80.
- Firbas, F., 1927. Über die Bedeutung des thermischen Verhaltens der Laubstreu für die Frühjahrsvegetation des sommergrünen Laubwaldes. Beihefte zum Botanischen Centralblatt 44 II: 179-198.
- Firbas, F., 1931. Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Moorpflanzen. Jahrbuch für Wissenschaftliche Botanik 74: 459.
- Fluitert, H.J. de, P.H. van de Pol & J.P.M. Woudenberg, 1963. Fenologisch en faunistisch onderzoek over boomgaardinsekten. Verslagen Landbouwkundig Onderzoek nr. 69: 14. Wageningen.
- Forseth, I.N. & J.R. Ehleringer, 1982. Ecophysiology of two solar tracking desert winter annuals. Oecologia 54: 41-49.
- Friedel, H., 1961. Schneedeckendauer und Vegetationsverteilung im Gelände. Mitteilungen der forstlichen Bundesversuchsanstalt Mariabrunn 59: 317-369.
- Fritschen, L.J. & L.W. Gay, 1979. Environmental instrumentation. Springer, New York, 216 p.
- Fuchs, O., 1933. Bodenwasser und thermische Konvektion. Beiträge zur Physik der freien Atmosphäre 20: 174-213.
- Gärdefors, D., 1966. Temperature-humidity 'organ' experiments with three species of grass hopper belonging to the family of *Acrididae*. Entomologia experimentalis et applicata 9: 395-401.
- Gates, D.M., 1980. Biophysical ecology. Springer, New York. 611 p.
- Gates, D.M. & L.E. Papian, 1971. Atlas of energy budgets of plant leaves. Academic Press London, New York. 277 p.
- Gates, D.M. & W. Tantraporn, 1952. The reflectivity of deciduous trees and herbaceous plants in the infrared to 25 microns. Science 115: 613-616.
- Gessner, F. 1956. Der Wasserhaushalt der Hydrophyten und Helophyten. Handbuch der Pflanzenphysiologie III. Springer, New York. p. 853- 901.
- Geiger, R., 1941. Das Standortklima in Altholznahe. Mitteilungen der Hermann Göring Akademie der Deutschen Forstwissenschaft 1: 148-172.

- Geiger, R., 1961. Das Klima der bodennahen Luftschicht. Vieweg, Braunschweig. 646 p.
- Givnish, T.L. & G.J. Vermey, 1976. Sizes and shapes of lianas leaves. *American Naturalist* 110: 743-778.
- Gonschorrek, J., 1977. Aushagerungserscheinungen im *Luzulo-Fagetum* des Wesergebirges. In: H. Dierschke (Red.): *Vegetation und Klima. Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde 1975.* Cramer, Vaduz. p. 117-125.
- Goudriaan, J., 1977. *Crop micrometeorology: a simulation study.* Pudoc Wageningen. 249 p.
- Grace, J., 1977. *Plant response to wind.* Academic Press, London. 204 p.
- Grace, J., 1981. *Plants and wind.* In: J. Grace, E.D. Ford & P.G. Jarvis (eds.). *Plants and their atmospheric environment.* Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Grime, J.P., 1979. *Plant strategies and vegetation processes.* John Wiley & Sons. Chichester/New York/Brisbane/Toronto. 222 p.
- Hage, J.C.H. van der, 1984. A small optical line sensor for radiation measurements in vegetation. *Journal of Experimental Botany* 35: 762-766.
- Hansen, F., 1931. *Untersögelser af Regnvand.* Tidsskrift för Planteavl. 37: 123-150.
- Hartmann, F.K. & F. Schnelle, 1970. *Klimagrundlagen natürlicher Waldstufen und ihrer Waldgesellschaften in deutschen Mittelgebirgen.* G. Fischer, Stuttgart. 176 p.
- Heckert, L., 1959. Die klimatischen Verhältnisse in Laubwäldern. *Zeitschrift für Meteorologie* 13: 211-223.
- Heerdt, P.F. van, J. Isings & E.D. Nijenhuis, 1956. Temperature and humidity preferences of various *Coleoptera* from the duneland area of Terschelling. *Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie der Wetenschappen (Sectie C)* 59: 668-676.
- Held, E.F.M. van der, 1937. *De psychrometerconstante.* Warmtetechniek 8.
- Herter, K., 1962. *Der Temperatursinn der Tiere.* A. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt. 80 p.
- Horn, H.S., 1971. *The adaptive geometry of trees.* Princeton University Press. Princeton N.J.
- Hundertmark, A., 1938. Über das Luftfeuchtigkeitsunterscheidungsvermögen und die Lebensdauer der drei in Deutschland vorkommenden Rassen von *Anopheles maculipennis (atroparvus, messeae, typicus)* bei verschiedenen Luftfeuchtigkeitsgraden. *Zeitschrift für angewandte Entomologie.* 25: 125-141.
- Hursch, C.R., 1948. *Local climate in the Copper Basin of Tennessee as modified by the removal of vegetation.* U.S. Department of Agriculture Circular 774. 38 p.
- Jackson, H.C., 1978. Low May sunshine as a possible factor in the decline of the Sand Lizard in North-West England. *Biological Conservation* 13: 1-12.
- Jaeggli, M. 1943. *Muschi arboricoli del cantone Ticino.* *Revue bryologique et lichénologique* 6: 23-67.
- Jarvis, P.G., G.B. James & J.J. Landsberg, 1976. *Coniferous forest.* In: J.L. Monteith (ed.). *Vegetation and the Atmosphere II.* Academic Press, London.
- Johnson, C.G., 1969. *Migration and dispersal of insects by flight.* Methuen & Co. London, 763 p.
- Joose, E.N.G., F.A. Brugman & C.J. Veld, 1973. The effects of constant and fluctuating temperatures on the production of spermatophores and eggs in populations of *Orchesella cincta* (Linné) *Collembola, Entomobryidae.* *Netherlands Journal of Zoology* 23: 488-502.
- Kainmüller, Chr., 1975. *Temperaturresistenz von Hochgebirgsplanzen.* *Anzeiger der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der Österreichischer Akademie der Wissenschaften* Jahrgang 1975: 67-75.
- Kappen, L. & A. Zeidler, 1977. Seasonal changes between one- and two-phasic response of plant leaves to heat stress. *Oecologia* 31: 45-53.
- Kendeigh, S.C., V.R. Dolnik & V.M. Gavrillov, 1977. *Avian Energetics.* In: J. Pinowski & S.C. Kendeigh (Eds.). *Granivorous birds in ecosystems.* Cambridge University Press.
- Keppens, H., D.S. Wouters, I. Impens & R. Verheyen, 1980. A comparative study of the components of the radiation balance over three types of heathland vegetation. *Oecologia Plantarum*

- 15: 293-298.
- Kerr, J.P. & G.W. Thurtell, 1967. An integrating pyranometer for climatological observer stations and mesoscale networks. *Journal of Applied Meteorology* 6: 688-694.
- Kessler, A. 1974. Infrarotstrahlungsmessungen in West-Afrika und in der Sahara. *Archiv für Meteorologie, Geophysik und Bioklimatologie B* 22: 135-147.
- Kevan, P.G., 1975. Suntracking solar furnaces in high arctic flowers: Significance for pollination and insects. *Science* 189: 723-726.
- Kiese, O., 1971. The measurement of climatic elements which determine production in various plant stands. In: H. Ellenberg (Ed): *Integrated experimental ecology*. Springer, Berlin/Heidelberg/New York.
- Kneitz, G., 1964. Untersuchungen zum Aufbau und zur Erhaltung des Nestwärmehaushaltes bei *Formica polyctena* Foerst. Inaug. Dissertation Universität Würzburg.
- Kneitz, G., 1970. Saisonale Veränderungen des Nestwärmehaushaltes bei Waldameisen in Abhängigkeit von der Konstitution und dem Verhalten der Arbeiterinnen als Beispiel vorteilhafter Anpassung eines Insektenstaates an das Jahreszeitenklima. *Verhandlungsbericht der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 64. Tagung. *Zoologischer Anzeiger Suppl.* 33: 318-322.
- Korhonen, K., 1981a. Microclimate in the snow burrows of willow grouse (*Lagopus lagopus*). *Annales Zoologici Fennici* 17: 5-9.
- Korhonen, K., 1981b. Temperature in the nocturnal shelters of the redpoll (*Acanthis flammea* L.) and the Siberian tit (*Parus cinctus* Budd.) in winter. *Annales Zoologici Fennici* 18: 165-168.
- Kowalski, G.J. & J.W. Mitchell, 1976. Heat transfer from spheres in the naturally turbulent, outdoor environment. *Journal of Heat Transfer* 98: 649-653.
- Kramer, C., J.J. Post & J.P.M. Woudenberg, 1954. Nauwkeurigheid en betrouwbaarheid van temperatuur- en vochtigheidsbepalingen in buitenlucht met behulp van kwikthermometers. *K.N.M.I. Medelingen en Verhandelingen* 60. 60 p.
- Kraus, G., 1911. *Boden und Klima auf kleinstem Raum*. Fischer, Jena.
- Krečmer, V., 1966, 1967, 1968. Das Mikroklima der Kiefernlockhahlschläge. *Wetter und Leben* 18: 133-141, 186-198; 19: 107-115, 203-214; 20: 61-72.
- Krog, J., 1955. Note on temperature measurements indicative of special organisation in arctic and subarctic plants for utilisation of radiated heat from the sun. *Physiologia Plantarum* 8: 836-839.
- Lagrew, D.C. & J.M. Baskin, 1975. Evaluation of the anthracene-benzene chemical light meter for ecological research. *Oecologia* 21: 73-84.
- Lange, O.L., 1953. Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. *Flora* 140: 39-97.
- Lange, O.L., 1954. Einige Messungen zum Wärmehaushalt poikilohydrer Flechten und Moose. *Archiv für Meteorologie, Geophysik und Bioklimatologie. Ser. B* 5: 182-190.
- Lange, O.L., 1955. Untersuchungen über die Hitzeresistenz der Moose in Beziehung zu ihrer Verbreitung. 1. Die Resistenz stark ausgetrockneter Moose. *Flora* 142: 381-399.
- Lange, O.L., 1959. Untersuchungen über Wärmehaushalt und Hitzeresistenz mauretanischer Wüsten- und Savannenpflanzen. *Flora* 147: 595-651.
- Lange, O.L., 1961. Die Hitzeresistenz einheimischer immer- und wintergrüner Pflanzen im Jahresverlauf. *Planta* 56: 666-683.
- Lange, O.L., 1963. Die Photosynthese der Flechten bei tiefen Temperaturen und nach Frostperioden. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 75, 9 (1962): 351-352.
- Lange, O.L., 1969. Die funktionellen Anpassungen der Flechten an die ökologischen Bedingungen arider Gebiete. *Ibidem* 82, 1/2: 3-22.
- Lange, O.L., 1972. Flechten-Pionierpflanzen in Kältewüsten. *Umschau* 72 (20): 650-654.

- Lange, O.L. & L. Kappen, 1972. Photosynthesis of lichens from Antarctica. *Antarctica Research Series* 20: 83-95.
- Lange, O.L. & R. Lange, 1963. Untersuchungen über Blatttemperaturen, Transpiration und Hitzeresistenz an Pflanzen mediterraner Standorte (Costa Brava, Spanien). *Flora* 153: 387-425.
- Larcher, W., 1977. Produktivität und Überlebensstrategien von Pflanzen und Pflanzenbeständen im Hochgebirge. *Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung I* 186: 373-386.
- Larcher, W., 1980. Klimastress im Gebirge. *Rheinisch-Westfälische Akademie der Wissenschaften, Vortrag N 291*: 49-80.
- Lauscher, A., F. Lauscher & H. Printz, 1955. Die Phänologie Norwegens. *Skrifter utgitt av Det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo, I. Matematisk-Naturvidenskaplige Klasse* 1955 No. 1. 98 + 176 p.
- Lauscher, F., 1953. Die Rolle mikroklimatischer Faktoren beim Massenaufreten von Waldschädlingen. *Wetter und Leben* 5: 195-200.
- Lee, R., 1978. *Forest microclimatology*. Columbia University Press. New York and Guildford, Surrey. 275 p.
- Leick, E., 1953. Grundsätzliches zur Taumessungsfrage. *Die Kulturpflanze* 1: 53-78.
- Lensink, B.M., 1963. Distributional ecology of some *Acrididae* (*Orthoptera*) in the dunes of Voorne, Netherlands. *Tijdschrift voor Entomologie* 106: 357-443.
- Levitt, J., 1972. Responses of plants to environmental stresses. Academic Press New York and London. 697 p.
- Lewis, M.C. & T.V. Callaghan, 1976. Tundra. In: J. Monteith (ed.): *Vegetation and the atmosphere*, Vol. 2. Academic Press, London. p. 399-433.
- Lewis, T. & G.C. Dibley, 1970. Air movement near windbreaks and a hypothesis of the accumulation of airborne insects. *Annals of Applied Biology* 66: 477-484.
- Linacre, E., 1976. Swamps. In: J.L. Monteith (ed.): *Vegetation and the atmosphere*, Vol. 2. Academic Press, London, p. 329-347.
- List, R.J., 1968. *Smithsonian meteorological tables*. Smithsonian Institution Press. Washington. 527 p.
- Litzow, M. & H. Pellett, 1983. Materials for potential use in sunscald prevention. *Journal of Arboriculture* 9 (2): 35-38.
- Luff, M., 1965. Morphology and Microclimate of *Dactylis glomerata* tussocks. *Journal of Ecology* 53: 771-783.
- Luff, M.L., 1966. Cold hardiness of some beetles living in grass tussocks. *Entomologia experimentalis et applicata* 9: 192-199.
- Lynch, J.M. & N.J. Poole, 1979. *Microbial Ecology*. Blackwell, Oxford. 266 p.
- Machin, J., 1964a. The evaporation of water from *Helix aspersa*. II. Measurement of airflow and the diffusion of water vapour. *Journal of Experimental Biology* 41: 771-781.
- Machin, J., 1964b. The evaporation of water from *Helix aspersa*. III. The application of evaporation formulae. *Ibidem* 41: 783-792.
- Mayer, L., S. Lustick & B. Battersby, 1982. The importance of cavity roosting and hypothermia to the energy balance of the winter acclimatized Carolina Chickadee. *International Journal of Biometeorology* 26: 231-238.
- Merriam, G., J. Wegner & D. Caldwell, 1983. Invertebrate activity under snow in deciduous woods. *Holarctic Ecology* 6: 89-94.
- Minnaert, M.G.J., 1972. *De natuurkunde van het vrije veld*. 3 Dln. Derde druk. W.J. Thieme & Cie., Zutphen.
- Mitscherlich, G., 1971. *Wald, Wachstum und Umwelt*. 2. Band: Waldklima und Wasserhaushalt. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt/Main. 365 p.
- Monteith, J.L., 1954. Dew. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 80: 322-341.

- Monteith, J.L., 1973. Principles of Environmental Physics. Edward Arnold Publications, London, 241 p.
- Monteith, J.L. & G. Szeics, 1961. The radiation balance of bare soil and vegetation. Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society 87: 159.
- Morgan, D.C. & H. Smith, 1978. Simulated sunflecks have large rapid effects on plants stem extension. Nature 273: 534-536.
- Mork, E., 1941. Om sambandet mellom temperatur og vekst. (Über die Zusammenhang zwischen Temperatur und Wachstum). Meddelelser av Det Norske Skogforsøksvesen. nr. 27.
- Mulroy, T.W., 1979. Spectral properties of heavily glaucous and non-glaucous leaves of a succulent rosette-plant. Oecologia 38: 349-357.
- Neubauer, H.F., 1938. Zur Ökologie von in Buchenkronen epiphytisch lebenden Flechten. Beiträge zur Biologie der Pflanzen 25 (3): 273-289.
- Nørgaard, E., 1951. On the ecology of two lycosid spiders (*Pirata piraticus* and *Lycosa pullata*) from a Danish *Sphagnum* bog. Oikos 3: 1-21.
- Nyberg, A., 1938. Temperature measurements in an air layer very close to a snow surface. Geographical Annals 20: 234-275.
- Olofsson, N.M., 1941. Några erfarenheter från förnygringsarbetet på äldre degenererade hyggestrakter i övre Nörrland. Svenska Skogsvårdsföreningens Tidskrift: 243-278.
- Olzewski, J.L., 1974. Wind velocity in a forest and in an unwooded area. Ekologia polska 22: 223-235.
- Os, L.J. van, 1981. Fenologisch onderzoek aan graslandplanten. R.I.N. Rapport.
- Parker, J.R., 1930. Some effects of temperature and moisture upon *Melanoplus mexicanus* Saussure and *Camnula pellucida* Scudder (*Orthoptera*). Bulletin of the University of Montana Agricultural Experimental Station 223.
- Peacock, J.M., 1976. Temperature and leaf growth in four grass species. Journal of Applied Ecology 13: 225-232.
- Pearson, G.A., 1914. A meteorological study of parks and timbered areas in the western yellow-pine forests of Arizona and New Mexico. Monthly Weather Review 41: 1615-1629.
- Penman, H.L., 1948. Natural evaporation from open water, bare soil, and grass. Proceedings of the Royal Society London Ser. A. 193: 120-145.
- Pieters, G.A., 1972. Measurements of leaf temperature by thermocouples or infrared thermometry in connection with exchange phenomena and temperature distribution. Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen 72-34. 20 p.
- Piggin, J. & P. Schwerdtfeger, 1973. Variations in the albedo of wheat and barley crops. Archiv für Meteorologie, Geophysik and Bioklimatologie B21: 365-391.
- Poel, A.J. van der, & Ph. Stoutjesdijk, 1959. Some microclimatological differences between an oak wood and a *Calluna* heath. Mededelingen Landbouwhogeschool, Wageningen 59 (2): 1-8.
- Pollard, D.F.W., 1970. The effect of rapidly changing light on the rate of photosynthesis in large-tooth aspen (*Populus grandidentata*). Canadian Journal of Botany 48: 823-829.
- Pons, Th.L., 1983. An ecophysiological study in the field layer of ash coppice. Diss. Utrecht. 128 p.
- Porter, K., 1982. Basking behaviour in larvae of the butterfly *Euphydryas aurinia*. Oikos 38: 308-312.
- Porter, W.P. & D.M. Gates, 1969. Thermodynamic equilibria of animals with environment. Ecological Monographs 39: 245-270.
- Precht, H., J. Christophersen, H. Heusel & W. Larcher, 1973. Temperature and life. Springer, Berlin/Heidelberg/New York.
- Raman, P.K., 1936. The measurement of the transmission of heat by convection from insulated ground to the atmosphere. Proceedings Indian Academy of Science 3: 98-106.

- Raschke, K., 1956. Über die physikalischen Beziehungen zwischen Wärmeübergangszahl, Strahlungsaustausch, Temperatur und Transpiration eines Blattes. *Planta* 48: 299-338.
- Rauner, J.L., 1976. Deciduous forest. In: J.L. Monteith (ed): *Vegetation and the atmosphere* II. Academic Press, London. p. 241-264.
- Reichelt, G., 1954. Über Spätfrostschäden im Grünland in Abhängigkeit vom Relief. *Wetter und Leben* 6: 1-9.
- Rejmánek, M., 1971. Ecological meaning of the thermal behaviour of rocks. *Flora* 160: 527-561.
- Richards, A.G., 1957. Cumulative effects of optimum and suboptimum temperatures on insect development. In: F.H. Johnson (ed): *Influence of temperature on biological systems*. Ronald Press Comp., New York. p. 145-162.
- Robinson, N. 1966. *Solar radiation*. Elsevier publishing Company, Amsterdam/London/New York.
- Ross, J., 1975. Radiative transfer in plant communities. In: J.L. Monteith (ed): *Vegetation and the atmosphere* I. Academic Press, London/New York/San Francisco. p. 13-55.
- Saint Girons, H., 1975. Observations préliminaires sur la thermorégulation des Vipères d'Europe. *Vie et Milieu, Serie C*, 25: 137-168.
- Sauberer, F. & I. Dirmhirn, 1958. Ein kleiner Interferenz-Monochromator für Spektralmessungen mit Fernablesung. *Wetter und Leben* 10: 159.
- Schaik Zillesen, P.G. van & A.M.H. Brunsting, 1983. Capacity for flight and egg production in *Lochmaea suturalis* (Co., *Chrysomelidae*). *Netherlands Journal of Zoology* 33 (3): 266-275.
- Schmeidl, H. 1965. Oberflächentemperaturen in Hochmooren. *Wetter und Leben* 17: 87-97.
- Schulze, R., 1970. *Strahlenklima der Erde*. Steinkopff, Darmstadt. 217 p.
- Schurer, K. 1981. Het meten van luchtvochtigheid. *Koeltechniek* 1981: 1-8.
- Schurer, K. & J.C. Rigg, 1980. *Grootheden en eenheden in de landbouw en de biologie*. Pudoc, Wageningen, 121 p.
- Schwerdtfeger, F., 1963. *Ökologie der Tiere. Band I. Autökologie*. Ed. Parey, Hamburg/Berlin. 461 p.
- Scorer, R.S., 1954. The nature of convection as revealed by soaring birds and dragonflies. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 80: 68-77.
- Sellers, W.D., 1965. *Physical climatology*. The University of Chicago Press, Chicago/London. 272 p.
- Seybold, A., 1936. Über den Lichtfaktor photophysiologischer Prozesse. *Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik* 82: 741-795.
- Shilov, J.A., 1968. *Heat regulation in birds*. Moscow University Press. Amerind Publishing Co., New Delhi (1973).
- Sidorowicz, J., 1959. Observations on directions of air currents over the ground of the wood. *Ekologia Polska* B5: 345-350.
- Sinclair, R., 1970. Convective heat transfer from narrow leaves. *Australian Journal of Biological Sciences* 23: 309-321.
- Slob, W.H., 1982. *Climatological values of solar irradiation on the horizontal and several inclined surfaces at De Bilt*. K.N.M.I. Wetenschappelijk rapport 82-7.
- Šmid, P., 1975. Evaporation from a reedswamp. *Journal of Ecology* 63: 299-309.
- Solbreck, C., 1976. Flight patterns of *Lygaeus equestris* (Heteroptera) in spring and autumn with special reference to the influence of weather. *Oikos* 27: 134-143.
- Solomon, M.E., 1966. Moisture gains, losses and equilibria of flour mites *Acarus siro* L. in comparison with larger Arthropods. *Entomologia experimentalis et applicata* 9: 25-41.
- Sonntag, D. 1968. *Hygrometrie*. Akademie Verlag, Berlin, 1086 p.
- Spurr, S.H., 1957. Local climate in the Harvard Forest. *Ecology* 38: 37-46.
- Stapelveld, E., 1956. De Zweedse kornoelje. *De Levende Natuur* 59: 84-88.

- Steubing, L., 1955. Studien über den Taufall als Vegetationsfaktor. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 68: 55-70.
- Stigter, C.J. & A.D. Welgraven. 1976. An improved radiation protected differential thermocouple psychrometer for crop environment. *Archiv für Meteorologie, Geophysik and Bioklimatologie*, Ser. B24: 177-187.
- Stoutjesdijk, Ph., 1959. Heaths and Inland Dunes of the Veluwe. *Wentia* 2: 1-96.
- Stoutjesdijk, Ph., 1961. Micrometeorological measurements in vegetations of various structure. *Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen C* 64: 171-207.
- Stoutjesdijk, Ph., 1965. On the measurement of the radiant temperature of vegetation surfaces and leaves. *Wentia* 15: 191-202.
- Stoutjesdijk, Ph., 1970. A note on vegetation temperatures above the timber line in southern Norway. *Acta Botanica Neerlandica* 19: 918-925.
- Stoutjesdijk, Ph., 1972a. Spectral transmission curves of some types of leaf canopies with a note on seed germination. *Ibidem* 21: 185-191.
- Stoutjesdijk, Ph., 1972b. A note on the spectral transmission of light by tropical rainforest. *Ibidem* 21: 346-350.
- Stoutjesdijk, Ph., 1972c. Optical properties of leaves. *Verhandelingen van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Afd. Natuurk. Tweede Reeks* 61: 93-94.
- Stoutjesdijk, Ph., 1974a. The microclimate of a reed vegetation. *Ibidem Tweede Reeks* 63: 91-93.
- Stoutjesdijk, Ph., 1974b. The open shade, an interesting microclimate. *Acta Botanica Neerlandica* 23: 125-130.
- Stoutjesdijk, Ph., 1974c. An improved simple radiation thermometer. *Ibidem* 23: 131-136.
- Stoutjesdijk, Ph., 1975. High surface temperatures. *Verhandelingen van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afd. Natuurkunde. Tweede Reeks* 66: 93-97.
- Stoutjesdijk, Ph., 1977a. On the range of micrometeorological differentiation in the vegetation. In: H. Dierschke (ed): *Vegetation und Klima. Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde 1975*. Cramer, Vaduz. p. 21-34.
- Stoutjesdijk, Ph., 1977b. High surface temperatures in the winter and their biological significance. *International Journal of Biometeorology* 21: 325-331.
- Stoutjesdijk, Ph., 1980. A small thermo-electric psychrometer and its performance. *Verhandelingen van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afd. Natuurk. Tweede Reeks* 75: 23-24.
- Sutton, O.G., 1953. *Micrometeorology*. Mac GrawHill, London. 333 p.
- Swinbank, W.C., 1963. Long wave radiation from clear skies. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 89: 339-348.
- Szymkiewicz, D., 1923. Sur l'importance du déficit hygrométrique pour la phytogéographie écologique. *Acta Societatis Botanicae Polonicae* 1: 8-18.
- Szymkiewicz, D., 1923-1930. *Études climatologiques*, I, II, IV, V, VIII, X, XI, XV, XVI, XVIII. *Ibidem* 1 (1923): 8-18, 244-246, 246-253; 2 (1924): 130-151, 239-253; 4(1926): 57-58, 60-63, 125-129; 6(1930): 96-98, 98-100, 102-104.
- Taylor, S.E. & O.J. Sexton, 1972. Some implications of leaf tearing in *Musaceae*. *Ecology* 53: 143-149.
- Thiele, H.U., 1977. *Carabid Beetles in their environments*. Springer-Verlag, Berlin. Heidelberg. 368 p.
- Thom, A.S., 1975. Momentum, mass and heat exchange of plant communities. In: J.L. Monteith (Ed): *Vegetation and the atmosphere I*. Academic Press, London/New York/San Francisco. p. 57-110.
- Toorn, J. van der, 1972. Variability of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel in relation to the environment. *Van Zee tot Land*, 48, Staatsuitgeverij, 's-Gravenhage.
- Tracy, C.R., 1975. Water and energy relations of terrestrial amphibians: insights from mecha-

- nistic modelling. In: D.M. Gates & R.B. Schmier (Ed): Perspectives of biophysical ecology. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg/New York.
- Tranquilini, W., 1960. Das Lichtklima wichtiger Pflanzengesellschaften. In: W. Ruhland (Ed): Handbuch der Pflanzenphysiologie, Vol. 2. Springer-Verlag, Berlin/Göttingen/Heidelberg. p. 304-338.
- Tüxen, R., 1977. Beobachtungen über Schnee-Verteilung im Buchenwald, ihre Ursachen und Wirkungen. In: H. Dierschke (ed): Vegetation und Klima. p. 127-162.
- Turin, H., J. Haeck & R. Hengeveld, 1977. Atlas of the carabid beetles of the Netherlands. Verhandelingen van de Koninklijke Nederlandse Academie van Wetenschappen, Afdeling Natuurkunde, 2e Reeks, 68, 288 p.
- Turner, H., 1958. Maximaltemperaturen oberflächennaher Bodenschichten an der alpinen Waldgrenze. Wetter und Leben 10: 1-11.
- Turner, H. & W. Tranquilini, 1961. Die Strahlungsverhältnisse und ihr Einfluss auf die Photosynthese der Pflanzen. Mitteilungen der forstlichen Bundesversuchsanstalt Mariabrunn 59: 69-104.
- Vaartaja, O., 1949. High surface soil temperatures. Oikos 1: 6-29.
- Viitanen, P., 1967. Hibernation and seasonal movements of the viper, *Vipera berus berus* (L) in southern Finland. Annales Zoologici Fennici 4: 472-546.
- Vink, A.K., z.j. Rupsen. Littera Scripta. Manet, Naarden.
- Volk, O.H., 1934. Ein neuer für botanische Zwecke geeigneter Lichtmesser. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 52: 195-202.
- Vries, D.A. de, 1963. Thermal properties of soils. In: W.R. van Wijk (Ed): Physics of plant environment. North-Holland Publishing Company, Amsterdam. p. 210-235.
- Vugts, H.F. & W.K.R.E. van Wingerden, 1976. Meteorological aspects of aeronautic behaviour of spiders. Oikos 27: 433-444.
- Vulto, J.C. & P.J.M. van der Aart, 1983. Salt spray and its influence on the vegetation of the coastal dunes of Voorne and Goeree (the Netherlands) in relation to man-made changes in coastal morphology. Verhandelingen van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afd. Natuurkunde. Reeks 81: 65-73.
- Wachter, H., 1976. Die Unruhe der Lufttemperatur als biometeorologischer Faktor. Archiv für Meteorologie, Geophysik und Bioklimatologie B 24: 41-55.
- Wallace, A.R., 1880. De natuur der tropen. J.H. de Bussy. 447 p.
- Walter, H., 1968. Die Vegetation der Erde Bd II. Gustav Fischer, Stuttgart. 1001 p.
- Walter, H., 1977. Vegetationszonen und Klima. 3e druk. Ulmer Verlag, Stuttgart. 309 p.
- Wartena, L., C.L. Palland & G.H. van der Vossen, 1973. Checking of some formulae for the calculation of long wave radiation from clear skies. Archiv für Meteorologie, Geophysik und Bioklimatologie Ser. B 21: 335-348.
- Went, F.W., 1944. Plant growth under controlled conditions. III. Correlation between various physiological processes and growth in the tomato plant. American Journal of Botany 31: 597-618.
- Went, F.W., 1957. The experimental control of plant growth. Chronica Botanica 17: 1-343.
- White, G., 1789. The natural history of Selborne. 294 p.
- Wigglesworth, V.B., 1953. The principles of insect physiology. 5th ed. Ed. Methuen, London. 546 p.
- Williams, E.H., 1981. Thermal influences on oviposition in the Montane Butterfly *Euphydryas gillettii*. Oecologia 50: 342-346.
- Williams, W.A. & J.R. Elliott, 1960. Ecological significance of seed coat impermeability to moisture in crimson, subterranean and rose clovers in a Mediterranean type climate. Ecology 41: 733-742.
- Willmer, P.G. & D.M. Unwin, 1981. Field analysis of insect heat budgets: Reflectance, size and

- heating rates. *Oecologia* 50: 250-255.
- Wilmers, F., 1968. Kleinklimatische Untersuchungen von Laubwaldrändern bei Hannover. Berichte des Institutes für Meteorologie und Klimatologie der Technischen Universität Hannover 1. 162 p.
- Wilson, J.W., 1957. Observations on temperature of arctic plants and their environment. *Journal of Ecology* 45: 499-531.
- Woudenberg, J.P.M., 1969. Nachtvorst in Nederland. K.N.M.I. De Bilt. Wetenschappelijk Rapport 68-1. 210 p.
- Wuenschel, J.E., 1970. The effect of leaf hairs of *Verbascum thapsus* on leaf energy exchange. *New Phytologist* 69: 65-73.
- Wygoda, M.L., 1984. Low cutaneous evaporative water loss in arboreal frogs. *Physiological Zoology* 57: 329-337.
- Wijk, W.R. van & W.J. Derksen, 1963. Sinusoidal temperature variation in a layered soil. In: W.R. van Wijk (ed.): *Physics of plant environment*. North-Holland Publishing Company. Amsterdam. p. 171-209.
- Wijk, W.R. van & D.A. de Vries, 1963. Periodic temperature variations in a homogeneous soil. *Ibidem*. p. 102-143.
- Zahn, M., 1958. Temperatursinn, Wärmehaushalt und Bauweise der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.). *Zoologische Beiträge N.F.* 3: 127-194.
- Zanstra, P.E. & F. Hagenzieker, 1977. Comments on the psychrometric determination of leaf water potentials in situ. *Plant and soil* 48: 347-367.
- Zanten, B.O. van, 1979. Experimenteel onderzoek over de mogelijkheden van lange-afstandsverspreiding van mossporten op het Zuidelijk Halfmond. *Vakblad voor Biologen* 59: 358-363.

Register

- Aardster (*Gastrum floriforme*) 111
Absolute vochtigheid 9, 33 e.v., 93 e.v.
Achillea millefolia 166
Actief oppervlak 104, 105
Adder 7, 168, 169
Adelaarsvaren 167
Ademhaling 160, 164
Adiabatische gradiënt 28
Aëronautisch gedrag 28
Aërosol 14
Afkoeling 60, 63
Afmeting 27, 157, 161, 177
Agave 153, 157
Albedo 17, 25, 38
Algen 41
Alno-padion 108
Alopecurus pratensis 166
Amfibiën 160
Anopheles 171
Areaalgrenzen 4, 84
Aronskelk (*Arum maculatum*) 149
Arrhenaterum elatius 166, 181
Arthropoden 160
Arve (*Pinus cembra*) 77, 79, 110
Atmosfeer,
 instabiele 72, 95
 stabiele 59, 72
 verwarming van 26 e.v.
 warmtestraling van 20, 23, 24, 59, 60, 64, 139
Banaan (*Musa acuminata*) 156
Bar 33
Berkenbos 108
Beuk 84, 107, 110
Beukenbos 102, 105, 107
Bevriezen 7, 54-56
Bitterzoet 4, 108
Bijenorchis 3
Blad 39
Bladbeharig 158
Bladgrootte 157 e.v., 176, 177
Bladinclinatie 179 e.v.
Bladluizen 73
Bladtemperatuur 154 e.v., 193
Blauwe bosbes 78, 111, 117
Bloedrode ooievaarsbek 86
Bodem 3, 105, 108
Bodemprofiel 87, 88
Bodemreliëf 5, 63, 64, 80 e.v.
Bodemtemperatuur 7, 11, 25, 44, 45, 48 e.v.,
 58, 59, 62, 83, 84, 98, 99, 100, 103
Bodemvocht 42, 50, 199
Bodem, warmtehuishouding 47 e.v., 63, 91,
 95
Boomgrens 45
Boomgroepen 100
Boomkickers 160
Boreaal 4
Boreale mossen 107
Bos 84, 86, 91, 101 e.v., 141, 151
Bosaardbei 84
Bosgeelster 108
Bospaardestaart 11
Bosranden 7, 73, 75, 139, 144 e.v.
Brachythecium rutabulum 130
Bromus erectus 166
Bromus mollis 166
Bronsmos (*Pleurozium schreberi*) 111, 130
Buntgras (*Cotynephorus canescens*) 86, 89,
 115
Calandsklokje (*Convolvulus lineatus*) 3
Calliargonella cuspidata 54
Caricetum curculae 78, 179
Ceder 110
Celvocht 151
Cetraria glauca 148
Chaenothecia melanophaaea 148
Cladonia 115, 116, 118, 126
Cladonietum mitis 115, 116, 118
Clitocybe vibecina 125
Concentratie van waterdamp 33, 35-37, 67,

- 93
- Condensatie 32, 33, 64 e.v., 98
 Condensatiewarmte 32, 65, 66
 Convectie 11, 28-29, 32, 44
 CO₂ 21, 159
 Corynephoretalia 132
 Cultuurmaatregelen 133, 136
 Cypres 110
 Dampspanning 33 e.v., 65 e.v.
 in bodem 68
 boven ijs 198
 Dampspanningsprofiel 41, 58 e.v., 65
 in vegetatie 97 e.v., 102, 109
 Dauw 5, 33, 58, 64 e.v., 110, 141
 in bos 110
 in open plekken 147
 in open schaduw 140
 Dauwopname door planten en dieren 69, 70
 Dauwpunt 33, 58, 65, 195
 Dempingsdiepte 47 e.v.
 Den (*Pinus sylvestris*) 84, 110, 142, 165
 Dennebos 107, 144
 Deschapsia flexuosa 84, 117, 167
 Dicranoweissia cirrhata 130
 Dicranum fuscens 107
 majus 107
 scoparium 126, 141, 145
 Differentiatie microklimaat 136, 170
 Diffusie 29, 35 e.v.
 Diffusieconstante 36 e.v., 151
 Dimensie 36 e.v., 93
 Dopheide 55
 Drinkerrups 70
 Droge thermometer 34, 195
 Druppelpsychrometer 198
 Dryas integrifolia 159
 Dubbeloof (*Blechnum spicant*) 4
 Duindoorn 51
 Duinen 86
 Duinriet (*Calamagrostis epigeios*) 100, 136
 Duinsterretje (*Tortula ruraliformis*) 54
 Duinvalleien 61
 Duinzand 54
 Dynamische convectie 28
 Effectieve stralingstemperatuur 20, 22, 135
 Eik 64, 110, 166, 172
 Eikenbos 101 e.v., 107 e.v.
 Eikvaren 117
 Einstein (E) 14
 Elzenbos 109, 179
 Emissiefactor voor warmtestraling 19, 20, 194
 Energiebalans,
 blad 153 e.v.,
 bodempoppervlakte 11 e.v., 29, 38, 44 e.v., 57 e.v., 95
 vegetatie 92 e.v.
 warmbloedig dier 161
 Epifyten 9, 18, 75, 84, 104, 109, 147
 Eriophorum vaginatum 158
 Esdoorn 110
 Essensbos 108, 113
 Etagemos (*Hylocomium splendens*) 111, 141
 Evaporatie 35 e.v., 106, 119, 151, 152
 Evaporimeter 204
 Evapotranspiratie 35, 151
 Expositie 80 e.v.
 Fenologie 172
 Festuca pratensis 166
 Festuca rubra 132, 136, 166
 Festucetum halleri 78
 Festuco-sedetalia 132
 Fijne kervel 74
 Fotochemische effecten 13, 14
 Fotochemische lichtmeting 202
 Foto-elektrische stralingsmeting 201
 Foto-element 201
 Fotonen 14
 Fotosynthese 9, 14, 108, 113, 159
 Frigorimeter 203
 Fruitmot (*Enarmonia pomonella*) 87, 173
 Fytocoenose 183
 Geleidbaarheid 36
 Gesteente 46, 61
 Gideon 68
 Gieren 28
 Globale straling 15, 38
 Golflengte 13
 Graaddagen 174
 Graphis elegans 148
 Graphina platycarpa 148
 Grasland 92, 94, 130 e.v., 179
 waterhuishouding 92 e.v., 135
 Grassen,
 groeisnelheid 173
 vorstschade 166
 Grenslaag 27 e.v., 35 e.v., 151, 195
 dikte 30, 151, 161
 inwendige 151
 Groot laddermos 130

- Haagbeuk 107
 Haarhygrometer 198
 Haarmos (Polytrichum) 91, 111, 115, 117, 126
 Halfgeleiderdiodes 192
 Hei, zie struikheide
 Heidevegetatie 58, 61, 64, 88, 95, 115, 166, 172
 Heidekevertje (*Lochmaea suturalis*) 150, 170
 Helling 80 e.v.
 Helm 153
 Hemelkoepel 22 e.v., 184
 Hetedraadwindmeter 203
 Hitteresistentie 164, 165
 Hommels 149
Homoiohydrische organismen 149 e.v.
Homiotherme organismen 149
 Hondsviooltje 117
 Horizontale variatie 138
 Huidmondjes 151, 156
 Humus 44, 45, 56, 91, 96, 115-116
Hypogymnia physodes 148
Hypnum cupressiforme 130
 Ideale straler 20
 Iep 110
 Iepenbos 108
 IJking 188, 200 e.v.
 IJs 54 e.v.
 Inclinatie 80 e.v.
 Inclinatie van bladeren 179 e.v.
 Infrarood 13
 Insekten 149, 152, 159, 165, 167, 169, 170, 174
 Insekten, temperatuur 149, 159, 161
 Insektenconcentraties 73
 Interceptie van neerslag 110
 Interferentiefilters 201
 Inversie 65-66, 72, 76
 Isolerende laag 53, 77
 Isotherm 8
 Jeneverbes 7, 79, 110
 Jeneverbesstruweel 107, 111, 177
 Joule 11, 14
 Kale grond 60, 67, 95
 Kale vorst 74
 Kakkerlak 171
 Katathermometer 203
 Kieming van zaden 41, 113, 167
 Kikkers 160
 Kikkerdril 41
 Kleefkruidhaantje 5
 Kleermot 150
 Klimaat 5 e.v.
 Klimaatervaring 152
 Klimop 79
 Kompasplant 80
 Koolmees 162 e.v.
 Koudbloedige dieren, zie poikilothermen
 Kouderesistentie 166, 167
 Kraaiheide (*Empetrum nigrum*) 4, 75, 78, 89, 116, 117, 167
 Kransbladsalomonszegel 4
 Kropaar (*Dactylis glomerata*) 166, 167
 Kryoturbatie 3
 Koolzuurassimilatie 159
Laminaire grenslaag 30, 36, 37
Laminaire stroming 30, 35
 Langgolfige straling 13, 20
Larix 107, 110, 142
 Larixbos 107
 Laurierwilg 4
 Lavendelheide 55
Lecanoro-Acarosporetum chlorophanae 90
 Leguminosen 170
Leptodontium flexifolium 4
 Lethale temperatuur 164, 165
Letharia vulpina 142
 Lichenen 4, 9, 69, 70, 79, 80, 84, 86, 109, 115, 116, 126, 135, 142, 147, 148, 150, 164, 185
 Lichtfilters 201
 Lichtintensiteit 202
 fluctuaties 113
 onder overhangende rotsen 90
 in vegetatie 98 e.v., 112, 113, 114, 119, 130, 132, 142
 Lichtquanten 14, 201
 Liggend walstro 117
 Liguster 166
 Linde 110
 Linden-haagbeukenbos 102
 Linnaeusklokje 4
Loiseleureo-Cetrarietum Cladinetosum 78
Lolio-Cynosuretum luzuletosum campestris 132
 Loopkevers 5, 117, 165, 167, 172
 Luchtcirculatie 73
 Luchtdruk 36, 94, 151
 Luchtstroming 27

Luchttemperatuurmeting 192
 Luchtverontreiniging 107
 Luchtvochtigheid 8, 22, 32 e.v., 151, 159,
 171, 172
 Lux 202
Luzula campestris 132
Lycopus europaeus 170
Lygaeus equestris 170
Lophocolea bidentata 130
 Macroklimaat 3 e.v., 184
 Macrometeorologie 6
 Macroweer 6, 10
 Mannetjeseprijs 117
 Mannetjesvaren 74
Marasmius androsaceus 125
 Maximale dampspanning 36
 Meelworm 150
 Meidoorn 110, 142, 166, 172
 Mesoklimaat 5, 6
 Metingen,
 foutenbronnen 183, 184, 188
 mobiele 191
 sommerende 184
 tijd en plaats 183, 184
 Microflora op blad 70
 Microhabitat 118
 Microkartering 8
 Mikro-klimaat 3 e.v., 11, 182 e.v.
 Mieren 45, 52, 53, 169
 Mierenhoop 45, 52, 53, 80, 86
 Milieudiversiteit 10
 Millibar 33 e.v.
 Minimumtemperatuur,
 in bos 103
 in duinvalleien 61, 62
 op heide 60, 64, 116
 in jeneverbesstruweel 118, 119
 in wilgenstruweel 105
 Mist 9, 10, 32, 60, 69
 Moerasandijvie 29
 Mol 54
 Montane mossen 107
 Mosbeertje 150
 Mossen 33, 70, 107, 141, 145, 150 e.v.
 Moslaag 54
 Muggen 73, 165
 Muizenootje 137, 165
 Muskuskruid 108
 N₂ 21
 N/S-quotiënt 3, 8
 Nachtvorst 61, 63, 116
 Nachtvorstschade 166, 167
 Nachtelijke afkoeling 60
 Nachtelijke uitstraling 57, 67
Nardus stricta 86
 Nat oppervlak 35 e.v., 40 e.v.
 Neerslag,
 in bos 110, 122
 aan bosranden 145
 in jeneverbesstruweel 111, 119 e.v., 126,
 130
 in microhabitats 119, 147
 Neerslag-evaporatiebalans 9, 124
 Neerslagexperimenten 126
 Negatieve stralingsbalans 76, 124, 139, 142
 Netto straling 24 e.v. 38, 57, 76, 95, 140,
 142, 162
 Netto uitstraling 63
 Nevel 32, 60, 69
 Nonvlinder 175
 Noordse zegge 4
 Noorse esdoorn 110
 Oase-effect 94
 Oecoklimaat 6
 Oecofysiologie 8
 Ontwikkelingssnelheid 172 e.v.
 Ooievaars 27
 Onderaardse klaver 3
 Open plekken in bos 145 e.v., 158
 Open schaduw 7, 138 e.v., 178, 181
 Oppervlaktetemperatuur 7, 25, 40, 42 e.v.,
 68, 118, 139, 143, 144
 's nachts 58 e.v.
 van vegetatie 135
 meten van 93 e.v.
 Oppervlaktestructuur van blad 158
 Osmotische waarde 33
 Paddestoelen 117, 124, 141
 Palsa-venen 55
 PAR 108
 Parabolische bloemkroon 159
 Parelmoervlinder 169
Parmelia subrudecta 148
Phalaris arundinacea 135
Phleum pratense 130
 Pijpestrootje 55, 56, 70, 95
 Pilzegge 115
 Pissebed 171
 Podsolprofiel 87, 88
Pohlia nutans 130

- Plagiothecium denticulatum 126
 Poikilotherm 149 e.v., 159, 168
 Poikilohydrisch 149, 150
 Populier 110, 171
 Proefobject 203
 Psychrometer 131, 195
 Psychrometerconstante 36
 Psychrometrisch verschil 35
 Pyranometer 200
 Raderdiertjes 150
 Ramalina,
 dورياei 4
 farinacea 148
 maciformis 150
 Randeffecten 73, 138 e.v., 183
 Rankende helmblom 4, 117
 Reflectie van zonnestraling door blad 153
 Regen, zie neerslag
 Registreren 184
 Relatieve vochtigheid 9, 33 e.v., 150, 152,
 153, 171, 172
 Relatieve stralingsintensiteit in vegetatie 98
 e.v., 101, 112, 119, 130 e.v., 142
 Reliëf 63
 Rendiermos 115
 Reptielen 152, 168, 169
 Resistentie extreme temperaturen 164 e.v.
 Reukgras (*Antoxanthum odoratum*) 117,
 130, 132, 136, 166
 Rhytiadelphus loreus 107
 Riet 41, 94, 97, 98, 135, 166
 Rijp 5, 7, 32, 141
 Rijsbes 111
 Rimpelmos 130
 Rode bosbes 4, 78, 111, 117
 Rood, verhouding verrood en 113
 Rondwormen 150
 Rosa spinosissima 166
 Rouwvliegen 73
 Rumex acetosa 166
 Salicetum herbaceae 78, 179
 Schapengras (*Festuca ovina*) 126, 132, 134,
 137, 173
 Schapenzuring 126
 Schinus molle 80
 Schorskever 165
 Sclerofyl blad 153, 178
 Sedum 177
 Sempervivum 165
 Slakken 160
 Smeltwarmte 54
 Sneeuw 19, 54, 55, 74, 76
 Sneeuwdek op/in vegetatie 78, 79, 110, 117,
 119, 143, 147
 Sneeuwhoenders 77
 Sneeuwkllokje 108
 Sneeuwvrije periode 79
 Solaire constante 14
 Solarimeter 200
 Soldanella 79
 Spar 63, 74, 110, 172
 Sparrenbos 105 e.v., 109, 111, 114
 Speenkruid 108
 Spergulo-Corynephorum 115, 116
 Sprinkhanen 150, 170
 Stekelvaren 117
 Stekende wolfsklauw 4
 Stijgwind 27
 Stofoverdracht 35, 36
 Stofwisselingsintensiteit 162 e.v.
 Stollingswarmte 54
 Straling 12 e.v.
 Stralingsbalans 24, 60, 138, 142
 Stralingsmeter 24, 199
 Stralingsfout 187, 188, 191, 192
 Stralingsintensiteit in vegetatie 98 e.v.
 Stralingsmeting 199 e.v.
 Stralingsniveau 69
 Stralingstemperatuur, effectieve 20
 Stralingsthermometer 22, 194
 Strandpissebed 160
 Strooisel 53, 54, 118
 Strooiseltemperatuur 108
 Strooiselvochtigheid 125
 Struikheide 56, 58, 70, 89, 95, 115 e.v., 117,
 167, 172
 Stui/zand 42, 60, 67, 91
 Subalpiene elementen 86
 Sublimeren van sneeuw 77
 Succulent blad 154, 165
 Tandjesgras 117
 Temperatuur
 in bloemen 159
 van bodemoppervlak 40 e.v., 58 e.v.
 van insecten 149, 159, 161
 Temperatuur-
 fluctuaties 27, 44, 170
 golf in bodem 47 e.v.
 gradiënt 28, 41, 59
 meting 188 e.v.

- minimum 61 e.v., 73, 147
- profiel 26, 58 e.v.
- in vegetatie 97 e.v.
- schokken 167
- ventiel 107
- Thamniolola vermicularis 79
- Thermiekvliegers 27
- Thermische,
 - convectie 27, 28
 - zelfstandigheid 161
- Thermo-element 45, 189 e.v.
- Thermo-element-psychrometer 197,198
- Thermometer 34, 192
- Thermofiele schimmels 168
- Topoklimaat 5
- Tortula papillosa 4
- Transmissie van zonlicht,
 - door vegetatie 98 e.v., 112 e.v., 119, 130 e.v.
 - door atmosfeer 15
- Transpiratie,
 - van amfibieën 160
 - van arthropoden 160
 - van groene planten 151, 153 e.v.
 - van slakken 160
- Transport,
 - van waterdamp en warmte 27 e.v., 35 e.v., 41, 58 e.v.
 - van zaden, sporen, insecten 29
- Trisetum flavescens 166
- Trollius europaeus 86
- Turbiditeit 15
- Turbulentie 5, 28, 31, 69, 72, 73, 155
- Turbulent transport 28, 29, 37, 59, 66, 72, 93
- Turbulente grenslaag 31, 37
- Ultraviolet 13
- Uitdrogen van planten en dieren 33, 150, 151
- Uitdrogen bodem 41, 42, 151
- Uitstraling 44, 57
- Uitwisselingscoëfficiënt 93
- Uitwisselingsproces in atmosfeer 28, 92, 93
- Vaisala-voeler 198
- Valeriana dioica 166
- Variatie, ruimtelijke 10, 183
- Veen 55
- Veenbes 55
- Veenmos 111, 133
- Veelvraatvlinder 169
- Vegetatie 91 e.v.
- Vegetatiedichtheid 55
- Vegetatiestructuur 97, 175 e.v., 182
- Veldbies 75
- Veldkrekkel 5
- Verbascum thapsus 158
- Verdamping 5, 11, 12, 32, 35 e.v., 40, 150
 - van blad 151, 153 e.v.
 - bij poikilotherme dieren 152, 159
 - vegetatie 93
 - van vrij wateroppervlak 35 e.v., 40, 94, 139
- Verdampingswarmte, water 36, 37
- Verenkleed 162
- Verzadigingsdampdruk 33, 34
- Verzadigingsdeficit 9, 33, 40, 58, 150
- Vlier (Sambucus nigra) 110, 118, 166
- Vlinders 73, 87, 149, 169, 174
- Vlo 150
- Vochtigheid,
 - absolute 9, 33
 - relatieve 9, 33, 150, 152, 171, 172
- Voelbare warmte 40, 63, 66, 92
- Volumewarmte 32, 46, 47, 116
- Voorjaarsplanten 108
- Voorkeurstemperatuur 168
- Vorst diepte in bodem 54, 55, 56
- Vorstgat 63, 64, 147
- Vorstschade aan planten 166, 167
- Vruchtbomen 110, 166
- Waaibomen 73
- Warmte,
 - latente 66, 92
 - soortelijke 45
 - voelbare 40, 63, 66, 92
- Warmteinhoud 45
- Warmteoverdracht aan lucht 11, 27 e.v., 35 e.v.
- Warmteoverdrachtscoëfficiënt 29, 30, 44, 59, 97, 155
- Warmtegeleiding 11, 12, 27, 35
- Warmtegeleiding in bodem 38, 39, 43, 47 e.v.
- Warmtegeleidingscoëfficiënt 30, 31
- Warmtehuishouding van,
 - atmosfeer 21
 - blad 153 e.v.
 - bodem 40, 47 e.v.
 - vegetatie 92 e.v., 136
 - vogel 161 e.v.
- Warmtestraling 11, 12, 13, 18 e.v., 38, 39
 - van de atmosfeer 20 e.v., 59, 194
 - van aardoppervlak 24, 57
 - waarneming 20
- Warmtestroom in/uit bodem 43, 44, 59,

60, 69, 91
 Warmtestroomplaatje 202
 Warmtetransport in atmosfeer 93
 Warmteminnende dieren 169
 Waterdampconcentratie 33, 35
 Waterdampspanning 33
 Waterdampransport 27, 35 e.v., 40, 59, 66,
 92 e.v., 195
 Wateropname,
 uit lucht 90, 150
 door wortels 55
 Waterstress hoogveenplanten 55
 Watt 14
 Weegbree 154
 Weerhut 5, 7, 10, 192
 Weerstand tegen verdamping 36, 39, 151,
 158, 159, 160
 Weertype 10, 184
 Wegblazen van sneeuw en bladeren 74, 75
 Wegbermen 177 e.v.
 Wervelingen 27, 73
 Wilg 110
 Wilgenbosje 103
 Wilgenkatje 158
 Wind 25, 55, 58, 69
 Wind, mechanisch effect 73
 Windbeschutting 73, 75
 Windhoosjes 95
 Windkolken 75
 Windmeters 202
 Windprofiel 71, 72
 Windprofiel in vegetatie 98 e.v., 102, 130
 Windsnelheid 29 e.v., 36, 38, 162
 Witbol (*Holcus lanatus*) 130, 135, 166, 171
 Woestijnplanten 153, 158, 159, 168
 Woestijnrat 150
 Wolfsspinnen 28, 165, 203
 Wolkendek 59
 Wollegras 55
 Wollige distel 3
 Xeromorfe bladeren 74, 152
 Zaadkieming 41, 113, 167, 171
 Zadelsprinkhaan 5
 Zandhagedis 42, 169
 Zandhaver 153
 Zandloopkever 27
 Zeedistel 153
 Zeewind 74
 Zeewolfsmelk 153
 Zonnebaan, afscherming 204
 Zonnedaau 55
 Zonnen van poikilotherme dieren 168 e.v.
 Zonneroosje 4
 Zonneschijnduur in wegbermen 177
 Zonneschijn-uren 175
 Zonnestraling 11, 12 e.v., 80 e.v.
 diffuse 14, 15, 139, 142, 146
 directe 15
 meting 200
 in vegetatie 97 e.v.
 Zoutconcentratie 33
 Zoute wind 74
 Zuigspanning 33
 Zuidelijke planten 84
 Zuidhelling 80 e.v.
 Zuurstofopname 160
 Zwart oppervlak 19, 76
 Zwarte rapunzel 4
 Zwarte wouw 28
 Zweedse kornoelje 4, 141
 Zweefvliegen 73