

Samenvatting

Achtergrond

Tropische regenwouden herbergen een enorme diversiteit aan boomsoorten. De afgelopen decennia is er veel onderzoek gedaan om deze hoge soortenrijkdom te verklaren. Vaak wordt er geopperd dat soorten tezamen kunnen voorkomen doordat ze verschillen in de lichtcondities waaraan zij zijn aangepast. Tropische regenwouden vertonen een grote ruimtelijke variatie in lichtbeschikbaarheid, die door het omvallen van grote bomen wordt veroorzaakt. Hierdoor ontstaan er gaten in het gesloten kronendak waardoor jonge boompjes, die (normaal) weinig zonlicht ontvangen, tijdelijk veel meer licht krijgen en in staat zijn harder te groeien. Over het algemeen wordt er verondersteld, dat vrijwel alle bomen die deel uit maken van het kronendak zulke openingen ('gaps') nodig hebben om uiteindelijk zelf een positie in dat kronendak te kunnen bemachtigen maar dat soorten zouden verschillen in de mate waarin zij zulke openingen nodig hebben. Sommige soorten hebben heel veel licht nodig en kunnen daardoor alleen in heel grote openingen in het bos doorgroeien tot volwassen boom ('pioniersoorten'), terwijl andere soorten heel lang met weinig licht toe kunnen en voldoende hebben aan enkele kleine openingen in het kronendak ('schaduwtolerante soorten'). Veel onderzoeken is er op gericht te bepalen in hoeverre soorten verschillen in hun 'lichtbehoefte'. De meeste van deze studies maken van groeimetingen aan bomen in permanente proefvlakken gebruik. De groeigegevens die men op deze manier verkrijgt beslaan vaak niet meer dan 20 jaar en dat is zeer kort in verhouding tot de levensduur van de meeste tropische bomen (~70 jaar tot meer dan 400 jaar: deze dissertatie). Langere termijn groeigegevens bestaan er nauwelijks voor tropische bomen en geen enkel onderzoek heeft het proces van groei van jonge plantjes tot volwassen bomen beschreven. Zulke gegevens zijn echter nodig om te bepalen in welke mate bomen gaten in het kronendak nodig hebben om succesvol tot grote boom door te kunnen groeien en om verschillen hierin tussen soorten goed in kaart te kunnen brengen.

Door de schaarste aan lange termijn groeigegevens is er ook zeer weinig bekend over de exacte leeftijden van tropische regenwoudbomen. Zulke gegevens zijn onder andere voor het ontwikkelen van duurzame bosbeheerssystemen belangrijk en dat kan bijdragen tot het behoud van tropische regenwouden. In gematigde streken kunnen leeftijden van bomen exact bepaald worden door het gebruik van jaarringen, maar de betrouwbaarheid van deze methode voor tropische bomen wordt vaak door wetenschappers betwist. Gegevens over leeftijden van tropische regenwoudbomen zijn dan ook grotendeels op projecties van korte termijn groeigegevens (mét de nodige aannames) gebaseerd of op dure en relatief onnauwkeurige technieken, zoals de bepaling van concentraties van radioactieve koolstof in het hout uit de kern van de boom. Er is een duidelijke behoefte aan meer gegevens over leeftijden van tropische regenwoudbomen.

Methode

In mijn onderzoek pas ik een relatief nieuwe methode toe om lange termijn groei en leeftijden van tropische bomen in het regenwoud van Bolivia te bestuderen: het gebruik van jaarringen. Er wordt vaak aangenomen dat tropische bomen geen jaarringen zouden vormen, omdat seizoenen, zoals wij die in de gematigde streken kennen, in de tropen ontbreken. In dit onderzoek toon ik echter aan dat alle zes onderzochte boomsoorten wel jaarringen vormen. Deze jaarringen worden gevormd onder invloed van het voorkomen van een duidelijke droge tijd waarin zeer weinig neerslag valt. Gedurende deze periode

vertonen de onderzochte soorten een gedeeltelijke of gehele groeistop door de beperkte waterbeschikbaarheid. Dit resulteert in de vorming van een jaarring in het hout van de boom. Deze jaarringen kunnen uitstekend worden gebruikt om de groeihistorie van individuele bomen nauwkeurig te reconstrueren en om leeftijden van tropische bomen te bepalen.

Dit onderzoek werd uitgevoerd in het kader van PROMAB (Programa Manejo de Bosques de la Amazonía Boliviana), een international project voor onderzoek, onderwijs en voorlichting op het gebied van duurzaam bosbeheer in het noorden van Bolivia. Van de zes onderzochte boomsoorten worden er vier voor hun hout geëxploiteerd, en is één soort belangrijk voor de productie van paranoten ('Brazil nuts'). Van elke soort heb ik een groot aantal schijven van de basis van de stam verzameld (17 tot 60 schijven per soort). Deze schijven zijn vervolgens geschuurd en de jaarringen zijn in verschillende richtingen opgemeten. Op deze manier kon ik de groeihistorie van deze bomen nauwkeurig reconstrueren. Ik gebruik deze historische groeigegevens om de relatie tussen neerslag en groei te bepalen (hoofdstuk 2), om temporele groeitrajecten van jong plantje tot volwassen boom te analyseren en te bepalen hoe soorten daarin onderling verschillen (hoofdstuk 3), om te onderzoeken hoe verschillen in leeftijden tussen volwassen bomen tot stand komen (hoofdstukken 3 en 4), om volume-groei van de vier houtsoorten te berekenen en om te evalueren in hoeverre een duurzame exploitatie voor deze soorten onder de huidige beheersmaatregelen mogelijk is (hoofdstuk 5). In de volgende paragrafen bespreek ik kort de belangrijkste resultaten en conclusies van mijn onderzoek.

Resultaten

De groei van tropische regenwoudbomen is afhankelijk van de hoeveelheid neerslag: vier van de zes onderzochte soorten bleken bij een hogere neerslag gedurende bepaalde periodes in het jaar harder te groeien. Vooral de neerslag in het begin van de natte tijd bleek voor de gerealiseerde diameter-groei in dat jaar van belang. Diameter-groei was dus hoger, ofwel de ringen waren dikker, in die jaren waarin de neerslag in het begin van de regentijd bovengemiddeld hoog was.

Tropische regenwoudbomen blijken zeer sterk in leeftijd te verschillen. Sommige soorten bereiken leeftijden van meer dan 400 jaar terwijl andere soorten slechts rond de 70 jaar oud bleken te worden. Deze enorme verschillen tussen soorten weerspiegelen de hoge diversiteit aan groeistrategieën van tropische regenwoudbomen. Ook tussen individuen van dezelfde soort werden grote leeftijdsverschillen gevonden: terwijl de ene boom binnen 30 jaar een diameter van 30 cm kon bereiken deden andere individuen hier meer dan 100 jaar over.

Deze leeftijdsverschillen bij bomen van gelijke dikte probeer ik door middel van analyse van de groeipatronen van individuele bomen van jong plantje tot volwassen boom te verklaren. In ieder groeipatroon zijn periodes van langzame groei en periodes van snelle groei te onderscheiden. Langzame groei wordt waarschijnlijk door periodes van slechte lichtomstandigheden veroorzaakt (onder een gesloten kronendak) en periodes van snelle groei door gunstige lichtomstandigheden als gevolg van openingen in het kronendak. Veranderingen in deze groeipatronen zijn indicatief voor de doorgemaakte veranderingen in lichtbeschikbaarheid van bomen tijdens hun leven. Zo zijn sterke groeitoenames waarschijnlijk toe te schrijven aan vrijstelling van bomen door het ontstaan van een opening in het kronendak. Uit mijn analyses bleek dat die bomen, die relatief weinig groeiveranderingen hadden doorgemaakt, het snelste het kronendak wisten te bereiken, terwijl individuen met veel groeiveranderingen daar veel langer over deden. Waarschijnlijk

stonden de bomen die snel het kronendak bereikten vanaf het begin van hun leven in een relatief grote opening in het kronendak en ontvingen ze veel licht en konden zo in één groeispurt de opening in het kronendak opvullen. Bomen die echter herhaalde groeiveranderingen laten zien stonden waarschijnlijk vanaf het begin minder gunstig en bereikten hun positie in het kronendak door meerdere (tijdelijke) kleinere openingen in het kronendak. Deze verschillen tussen individuen in de ondervonden temporele lichtbeschikbaarheid, veroorzaakt door het ontstaan van openingen in het kronendak of het ontbreken daarvan, verklaren een groot deel van de uiteindelijke verschillen in leeftijden van volwassen bomen van vergelijkbare dikte.

Analyse van de groeipatronen laat ook duidelijk verschillen tussen soorten zien in de manier waarop deze het kronendak bereikten. Terwijl de ene soort vrijwel uitsluitend het kronendak lijkt te kunnen bereiken door middel van een sterke groeitoename na een periode van langzame groei (waarschijnlijk het gevolg van het ontstaan van openingen in het kronendak), laat een andere soort in zijn jongste levensfasen hoge groeisnelheden zien vaak gevolgd door latere afname in groeisnelheid, hetgeen waarschijnlijk indiceert dat het individu eerst in een opening in het kronendak stond die later dichtgroeide. De soorten verschilden ook sterk in de geobserveerde duur van periodes van lage groei: zo laten twee soorten beide lange aaneengesloten periodes (tot 40 jaar) van lage groei zien voordat ze het kronendak bereikten, terwijl in twee andere soorten zulke periodes ontbreken. Het ontbreken van lange periodes van langzame groei bij deze laatste twee soorten is waarschijnlijk aan een lage overleving in de schaduw toe te schrijven; die individuen die lange periodes van groei in de schaduw hebben ondervonden zijn waarschijnlijk vroegtijdig gestorven en dus niet in mijn steekproef van grote bomen aanwezig.

De gevonden verschillen in groeipatronen tussen soorten wijzen op verschillen in lichtbehoefte en in de mate waarin de soorten openingen nodig hebben om succesvol tot volwassen bomen door te kunnen groeien. Mijn onderzoek laat zien hoe lange termijn groeigegevens, verkregen uit jaarringen, gebruikt kunnen worden om de afhankelijkheid van soorten voor openingen in het kronendak te kwantificeren.

Tropische regenwoudbomen vertonen een grote variatie in groeisnelheden. In hoeverre deze variatie leidt tot verschillen in leeftijden tussen bomen van vergelijkbare dikte hangt af van de mate waarin groeisnelheden persistent (ofwel over langere tijdsperiodes) van elkaar verschillen. Zulke informatie is belangrijk voor populatiestudies en kan belangrijke consequenties voor de uitkomsten van modellen en leeftijdschattingen hebben. De resultaten van mijn onderzoek laten zien dat er tussen bomen relatief sterke en langdurige verschillen in groeisnelheden bestaan. Deze persistente verschillen in groeisnelheden tussen bomen hebben tijdens de verschillende levensfasen verschillende oorzaken. Tijdens de jongste levensfasen worden persistente groeiverschillen voor een belangrijk deel veroorzaakt doordat er van jaar tot jaar een hoge mate van correlatie van groeisnelheden in individuele bomen bestaat; dat wil zeggen dat als een boom in een bepaald jaar snel groeit, deze boom het jaar daarop waarschijnlijk ook snel zal groeien en als een boom langzaam groeit, heeft deze een hoge kans om het jaar daarop weer langzaam te groeien. Temporele variatie in lichtbeschikbaarheid voor bomen van deze grootteklasse veroorzaakt waarschijnlijk dit patroon. Groeiverschillen tussen kleine bomen zijn dan ook in sterke mate het gevolg van verschillen in ondervonden lichtcondities. Volwassen bomen missen dit patroon van temporele correlatie van groeisnelheden grotendeels en persistente groeiverschillen tussen bomen in deze levensfasen worden in belangrijke mate door andere factoren veroorzaakt, zoals verschillen in bodemcondities en in kroonomvang, genetische verschillen, enz.

Voor de uitkomst van populatiemodellen en voor het doen van nauwkeurige leeftijdschattingen is het belangrijk om met langdurige groeiverschillen tussen bomen rekening te houden. Als realistische persistente groeiverschillen in modellen worden meegewogen zullen de leeftijdschattingen voor volwassen bomen waarschijnlijk lager uitkomen dan wanneer er geen rekening met persistente groeiverschillen gehouden wordt. Dit komt doordat snel groeiende bomen een hogere kans hebben om tot volwassen bomen te zullen doorgroeien, omdat ze korter aan de hoge sterftkans in de jongste levensfasen zijn blootgesteld (ze hebben dus een lagere geaccumuleerde sterftkans). De groeisnelheid van succesvolle bomen is daardoor waarschijnlijk ook hoger dan de gemiddelde groeisnelheid van alle bomen, waaronder ook langzaam groeiende individuen zitten die het vaak niet redden tot volwassen boom. Voor populatiemodellen en voorspellingen van houtopbrengsten is het daarom belangrijk om persistente groeiverschillen tussen individuen op een realistische manier in het model mee te wegen. Voorspellingen van houtopbrengsten komen hoger uit wanneer er rekening wordt gehouden met variatie tussen individuen.

Voor veel soorten ontbreken er basale gegevens, die nodig zijn om te evalueren of houtexploitatie van deze soorten in duurzame oogst op de lange termijn zal resulteren. In dit onderzoek gebruik ik groeidata en leeftijdsgegevens verkregen uit jaarringen om houtopbrengsten bij een kapcyclus (20 jaar) te voorspellen. Het gebruik van jaarringen heeft enkele sterke voordelen ten opzichte van de geijkte methodes, zoals bijvoorbeeld het bepalen van groei uit gegevens van permanente proefvlakken. Ik bepaal de leeftijden van bomen direct in plaats van dat ik ze schat op basis van enkele jaren groei. Bovendien bereken ik zo groeisnelheden van bomen die met succes tot een oogstbare boom zijn uitgegroeid, met weglating van langzaam groeiende individuen die nooit oogstbare afmetingen zouden bereiken.

Mijn resultaten laten zien dat het moeilijk zal zijn om voor de vier onderzochte soorten onder de voorschreven beheersmaatregelen in Bolivia duurzaam hout te oogsten. De leeftijden van geogoste bomen zijn relatief hoog (gemiddeld 90-166 jaar) in vergelijking tot de voorgeschreven minimale kapcyclus van 20 jaar. De berekende tijden benodigd voor een volledig herstel van de geogoste houtvolumes van de eerste oogst zijn lang (40-80 jaar) en de voorspelde oogstbare volumes na 20 jaar zijn slechts een fractie (20-30%) van de oorspronkelijke houtopbrengst tijdens de eerste kap. Duurzame oogst voor de vier soorten lijkt daarom niet te verwezenlijken, tenzij de duur van de kapcyclus sterk verlengd wordt en/of de groei van bomen door bosbouwkundige ingrepen, zoals het vrijstellen van commerciële soorten, versneld kan worden.

In mijn dissertatie toon ik de waarde van jaarringanalyse als middel om ons inzicht in de ecologie van tropische bossen te vergroten aan. Ook laat ik de toepassingen van jaarringanalyse voor tropisch bosbeheer zien. De kracht van jaarringanalyse in tropische bomen zal groter worden als er voor meer soorten en in meer gebieden het voorkomen van jaarringen bewezen wordt. Het voorkomen van jaarringen in tropische regenwoudbomen is niet alleen relevant voor ecologisch onderzoek of voor tropisch bosbeheer, maar heeft ook belangrijke potentiële toepassingen voor andere disciplines, waaronder klimaatstudies.

