

De invloed van het bodemleven op plantengroei en natuurherstel

Pella Brinkman &
Wim van der Putten

In de jaren zeventig van de vorige eeuw werd aangenomen dat natuurbeheer vooral de abiotische omgeving betrof. Volgens is de rol van begrazing uitgebreid onderzocht. Pas daarna ontstond belangstelling voor de invloed van het bodemleven op de groei van planten en de samenstelling van plantengemeenschappen. Het meest recent is het onderzoek naar de wijze waarop het bodemleven kan bijdragen aan natuurherstel (Harris, 2009). Hier presenteren we een overzicht van de bodembewoners, hun functies en effecten op plantengroei en natuurherstel. Naast inzichtvergroting beogen we suggesties te geven voor het toepassen van deze recent ontwikkelde kennis.

Diversiteit

Regenwormen en insectenlarven zijn ongewervelde bodemdieren die bijna iedereen wel eens heeft gezien. De meeste ongewervelde dieren in de bodem zijn echter zo klein, dat ze niet met het blote oog waarneembaar zijn. Naast kleine aantallen ringwormen (Annelida) komen in een hand grond honderden tot duizenden andere ongewervelde dieren voor, zoals raderdier-tjes (Rotifera), beerdier-tjes (Tardigrada), rondwormen (Nematoda) en geleedpotigen

(Arthropoda). Nematoden (aaltjes) zijn ongeveer een millimeter lang en potwormen zijn al niet veel groter (foto 1). Er is minder bekend over de diversiteit, verspreiding en zeldzaamheid van dieren die ondergronds leven dan van dieren met een bovengronds bestaan. Het geringe formaat en de onbekendheid zijn waarschijnlijk de redenen waarom er geen specifiek beleid is voor het behoud van deze bodemdieren.

Ongewervelde bodemdieren zijn betrokken bij verschillende processen die de basis vormen voor de samenstelling van plantengemeenschappen en het functioneren van ecosystemen. Sommige ongewervelden voeden zich met plantenwortels en hebben daarmee direct invloed op de groei van planten. Andere hebben indirect invloed op de groei van planten, doordat ze een rol spelen bij de afbraak van organisch materiaal of bijdragen aan bodemvorming. Naast ongewervelde dieren leven er ook allerlei bacteriën en schimmels in de grond. Deze bodemorganismen beïnvloeden elkaar en de planten en vormen samen het bodemvoedselweb, dat een gestructureerde weergave is van relaties tussen soorten gebaseerd op consumptiepatronen (fig. 1).

Functies van het bodemleven

Het bodemleven kan de groei van planten bevorderen of juist afremmen. Veel plantensoorten hebben een of andere vorm van symbiose met micro-organismen die plan-

tengroei bevorderen door stikstofbinding of opname van nutriënten. Planten kunnen zich beschermen tegen insectenlarven die zich met hun wortels voeden, door parasitaire nematoden aan te trekken die de larven doden (van Tol et al., 2001). Een verrassende functie van springstaarten en mijten is hun bijdrage aan het 'bestuiven' van mossen (Cronberg et al., 2006).

Organismen met een groeiremmend effect op planten zijn ziekteverwekkende bacteriën en schimmels. Daarnaast kunnen sommige nematoden en insectenlarven zich voeden met plantenwortels, waardoor eveneens groeiremming kan optreden. Ziekteverwekkers en wortelherbivoren veroorzaken een verminderde opname van water en nutriënten, verstoren de wortelgroei, of verwonden het wortelstelsel. Sommige ziekteverwekkers en herbivoren hebben een brede waardplantreeks, zoals verwelkingsziekte veroorzaakt door *Verticillium dahliae* (een schimmel) of vraat door ritnaalden (kniptorlarven). Andere ziekteverwekkers tasten specifiek bepaalde plantensoorten of -families aan, zoals aardappelmoehed veroorzaakt door aardappelpycyste-aaltjes. In de landbouw zijn hier veel voorbeelden van bekend, maar bij planten in natuurlijke systemen is minder bekend welke soorten specifiek zijn. Toch is de laatste twee decennia in toenemende mate bewijs geleverd dat ziekteverwekkers en herbivoren in de bodem plant-specifieke effecten hebben. Deze specificiteit is belangrijk voor de studerende rol van het bodemleven in vegetatieverandering.

Bacteriën en schimmels zorgen voor de afbraak van organisch materiaal. In landbouwsystemen hebben bacteriën de belang-

Foto 1. A) Potworm (100x; ca. 3 mm); B) herbivore nematode (400x; ca. 0,3 mm); C) predatore nematode (rechts; ca. 2 mm) heeft beerdier-tje (links; ca. 0,2 mm) gevangen (400x); D) bacterivore nematode (400x; ca. 0,6 mm); E) raderdier-tje (400x, ca. 0,1 mm) (foto's: A, B, D, E: Weibin Ruan, C: Henk Duyts).



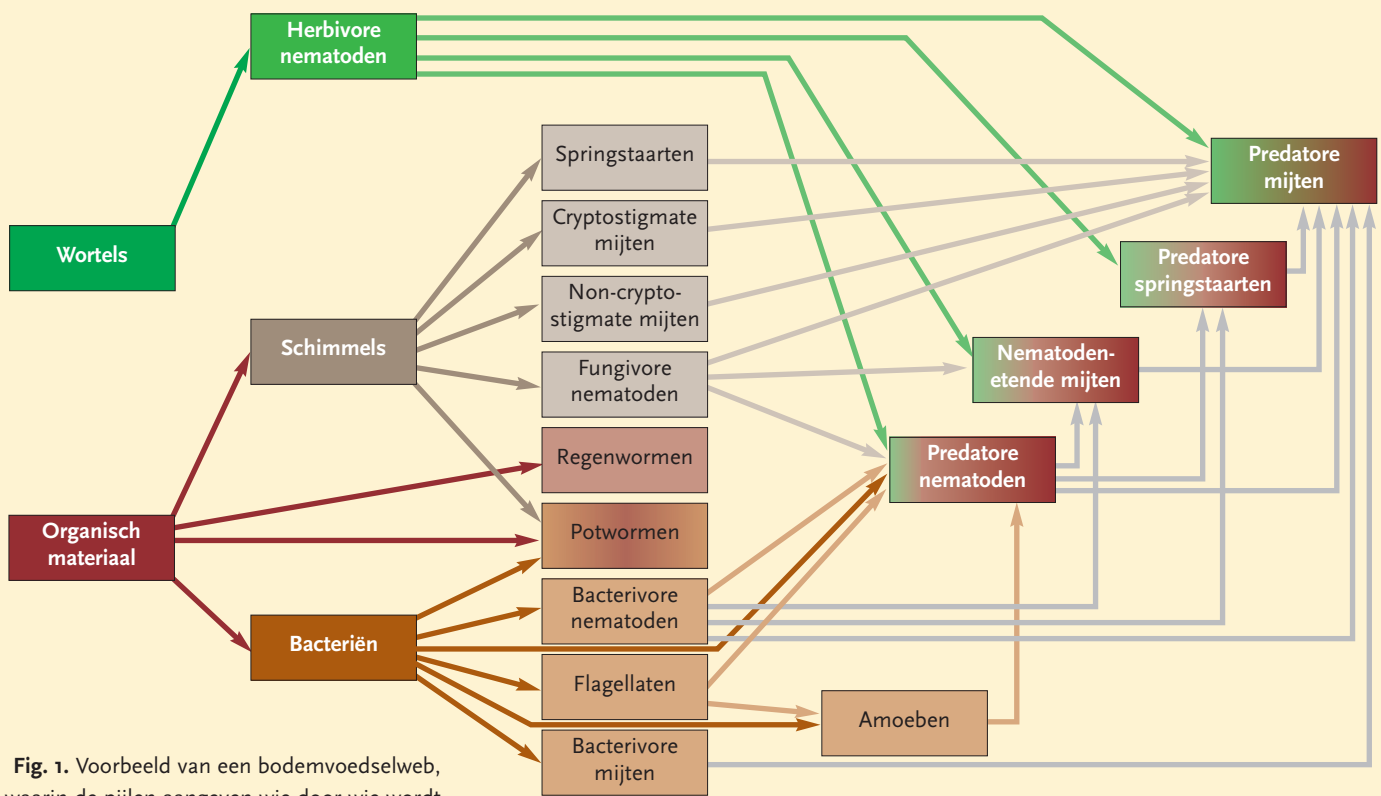


Fig. 1. Voorbeeld van een bodemvoedselweb, waarin de pijlen aangeven wie door wie wordt geconsumeerd (naar: de Ruiter et al., 1998).

rijkste rol, terwijl schimmels in natuurlijke bodems belangrijker zijn voor de decompositie. Bacteriën breken voornamelijk eenvoudige koolstofverbindingen af, terwijl schimmels ingewikkeldere koolstofverbindingen (zoals lignine uit hout) kunnen afbreken. Daarnaast zijn schimmels gevoelig voor verstoring door grondbewerking (Harris, 2009). Bacteriën en schimmels worden op hun beurt weer gegeten door nematoden, mijten en springstaarten. Bij de vertering komen voedingsstoffen vrij, doordat de bacterie- en schimmeleters niet alle voedingsstoffen opnemen. Deze processen vormen de voedselkringloop, waarbij nutriënten uit planten via de bodemorganismen uiteindelijk weer voor de planten beschikbaar komen. Regenwormen brengen organisch materiaal in de bodem en versnipperen het, waardoor het materiaal beter beschikbaar wordt voor bacteriën en schimmels. Daarnaast maken ze gangen in de grond en bevorderen zo

transport van water en lucht. Ze komen voor onder neutraal tot licht zure omstandigheden, maar zijn grotendeels afwezig in zure bodems (Schelfhout et al., dit nummer). Voor beheerders is het dus belangrijk te weten, dat het bodemleven meerdere functies heeft. Ziekteverwekkende of grazende bodemorganismen bevorderen de diversiteit in de vegetatie, terwijl symbionten belangrijk zijn voor de groei van veel planten. Afbrekers van organisch materiaal sluiten de voedselkringloop, zodat voedingsstoffen binnen een ecosysteem circuleren. Een rijk bodemleven waarborgt al deze functies.

Wisselwerking

Planten hebben op hun beurt invloed op de samenstelling van de bodemgemeenschap. In de wortelzone van een plant nemen sommige soorten bodemorganismen in aantal toe, terwijl andere soorten verdwijnen. Deze wisselwerking tussen de plant en het

bodemleven kan positief of negatief uitpakken voor de plant. Het effect wordt bepaald door het type bodemorganismen dat wordt gestimuleerd en de gevoeligheid daarvoor van de plant. Pionierplanten bouwen vaak in korte tijd een bodemgemeenschap op, waar ze zelf niet goed tegen opgewassen zijn. Deze planten verdwijnen dan en worden opgevolgd door planten die wel tegen deze bodemgemeenschap bestand zijn. Dit is duidelijk te zien in de buitenduinen, waar Helm (*Ammophila arenaria*) kan blijven groeien dankzij jaarlijks overstuiven met zand van het strand, dat vrij is van ziekteverwekkers. Deze ziekteverwekkers in de bodem bestaan uit een complex van schimmels en worletekende nematoden. In de binnenduinen, waar deze ontsnapingsmogelijkheid niet is, kwijnt Helm weg en wordt opgevolgd door soorten die wel tegen de ziekteverwekkers van Helm bestand zijn (van der Putten et al., 1993).



Ook Jakobskruid (*Jacobaea vulgaris*) is een pionierplant die gedurende een aantal jaren de vegetatie sterk kan domineren. Binnen vijf jaar bouwt deze plant een bodemgemeenschap op met een zodanig negatieve invloed, dat de bedekking met deze soort sterk afneemt (van de Voorde et al., 2012). Op deze manier kunnen bodemorganismen een sturende rol hebben in de ontwikkeling van vegetatie. Wilde zwijnen, konijnen en mieren die de grond plaatselijk omwoelen, vormen plekken waar de grond – in ieder geval tijdelijk – vrij van ziekteverwekkers is. Deze plekken bieden ruimte aan kiemplanten of aan uitlopers van planten die zich vegetatief vermeerderen. Planten die later in de successie voorkomen, ondervinden juist een positief effect van het bodemleven (De Deyn et al., 2003). Laag-abundante plantensoorten worden vaak sterker geremd door bodemorganismen dan dominante planten (Klironomos, 2002). Dominantie lijkt dus vooral een eigenschap te zijn van plantensoorten die hun natuurlijke vijanden in toom weten te houden, al is het dan tijdelijk. Dat wil overigens niet zeggen dat laag-abundante plantensoorten geen rol spelen in de vegetatie. Deze planten kunnen wel degelijk een belangrijke invloed hebben op de samenstelling en het functioneren van het bodemleven en op de vegetatie (Peltzer et al., 2009). Verwijderen van laag-abundante planten uit een alpien grasland veranderde de samenstelling van de bodemgemeenschap (Mariotte et al., 2013). Tegelijkertijd verlaagden de bovengrondse productie, de strooiselafbraak en het stikstofgehalte in de grond. Verwijderen van een gelijke biomassa van dominante planten had geen effect ten opzichte van de controle. Pionierplanten bouwen snel een bodemgemeenschap op, die hen negatief beïnvloedt. Planten die later in de successie voorkomen, stimuleren juist een bodemgemeenschap met een positief effect. Een goed ontwikkeld bodemleven zal dus pionierplanten afremmen, terwijl latere successiesoorten erdoor worden bevorderd.

Natuurherstel

Bodemorganismen spelen waarschijnlijk een grotere rol in natuurontwikkeling dan lange tijd is gedacht. Weliswaar bepalen hoofdzakelijk abiotische omstandigheden de samenstelling van de bodemgemeenschap en de bovengrondse productiviteit, het bodemleven echter beïnvloedt de groei van individuele plantensoorten binnen de gemeenschap (Harrison & Bardgett, 2010). Er zijn natuur-

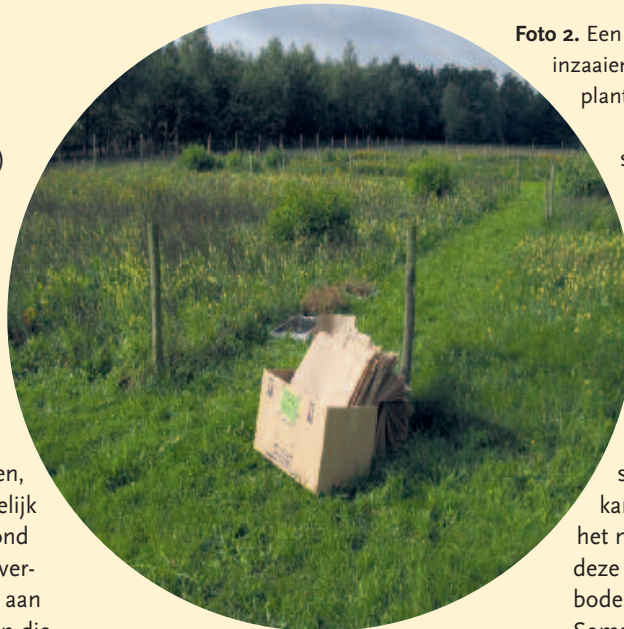


Foto 2. Een veldexperiment 15 jaar na inzaaien met hoge of lage diversiteit planten (foto: Martijn Bezemer).

gebieden waar de rol van het bodemleven minder groot is. In veenmoerassen bijvoorbeeld wordt strooisel niet afgebroken, met veenvorming tot gevolg. In de meeste andere natuurgebieden in Nederland speelt het bodemleven op een of andere wijze, in meer of mindere mate een rol in de vegetatie-ontwikkeling. In Nederland hebben natuurherstelprojecten vaak tot doel de ontwikkeling van een bepaald type vegetatie of ecosysteem te realiseren. Intensieve bemesting van voormalige landbouwgronden of stikstofdepositie uit de lucht zorgen voor een Ausgangssituatie waarin de grond rijker dan wenselijk is voor het vestigen van een soortenrijke vegetatie. Voor het herstel van natuurgebieden worden verschillende maatregelen getroffen, die de bodem moeten verarmen. Die maatregelen hebben niet alleen gevolg voor de planten, maar ook voor het bodemleven. De laatste jaren is veel onderzoek verricht om deze gevolgen inzichtelijk te maken. Doelsoorten onder de planten komen niet altijd meer voor in de zaadbank van een gebied of de directe omgeving. Dit zaad kan opnieuw worden ingebracht door te zaaien of maaisel (met zaad uit een ander gebied) op te brengen. Het inzaaien van een lage of hoge diversiteit van planten heeft blijvend invloed op de samenstelling van de vegetatie en voor de samenstelling en de ruimtelijke patronen van de bodemgemeenschap (foto 2; Bezemer et al., 2010). Uiteraard lijkt de bodemgemeenschap onder planten van dezelfde soort meer op elkaar dan onder planten van verschillende soorten. De samenstelling van de bodemgemeenschap van eenzelfde plantensoort in verschillende plantengemeenschappen kan echter van elkaar verschillen, doordat ook de omliggende planten hier invloed op hebben. Dit zorgt voor kleinschalige variatie in de

samenstelling van het bodemleven in een plantengemeenschap. Deze verschillen tussen individuele planten in verschillende plantengemeenschappen waren vooral te vinden bij bodemorganismen die betrokken zijn bij de afbraak van organisch materiaal (Bezemer et al., 2010). Het is nog niet duidelijk hoe dit soort kleinschalige variatie in bodemsamenstelling de diversiteit in natuurgebieden kan vergroten en hoe het doorwerkt bij het natuurbeheer. De beantwoording van deze vraag vormt nog een uitdaging voor bodemecologen.

Soms wordt voormalige landbouwgrond afgegraven om de nutriëntenrijke bovenlaag te verwijderen (foto 3). Naast nutriënten worden hiermee ook de zaadbank (Verhagen et al., 2001) en het bodemleven verwijderd. Herstel van het bodemleven zou herstel van de vegetatie kunnen bevorderen, maar het blijkt niet eenvoudig om het bodemleven te herstellen. In een veldproef in Lielde (Achterhoek) werden hooi en grond van een nabijgelegen blauwgrasland verspreid over een veld waar de bovengrond was afgegraven. De bodemgemeenschap die zich daar ontwikkelde bleek niet te lijken op de bodemgemeenschap waar de grond vandaan kwam en verschilde evenmin van de plekken waar geen grond was opgebracht. Ook het aanbrengen van plaggen, in de verwachting dat het bodemleven zich van daar naar de omliggende grond zou verspreiden, had niet het beoogde effect (Kardol et al., 2009). Waarschijnlijk zorgt het afgraven van de bovengrond voor een omgeving, die het bodemleven weinig mogelijkheden biedt om zich te ontwikkelen. Toch kan dit ook een gebiedsafhankelijk effect zijn. Als het verschil in abiotische omstandigheden tussen het te herstellen gebied en de donorgrond te groot is, is het moeilijker voor de ingebrachte bodemorganismen om zich te vestigen. Deze methoden worden momenteel verder onderzocht in praktijkproeven, zoals in Reijerskamp (Veluwe). Wellicht kunnen bepaalde planten de bodem op een dusdanige manier veranderen, dat laat-successie planten wel een kans krijgen (Eviner & Hawkes, 2008). Planten hebben echter niet onder alle omstandigheden hetzelfde effect. Daarom is het belangrijk om de oorzaak van bijvoorbeeld variatie in het effect op de stikstof- en koolstofcyclus te begrijpen. Plantensoorten variëren in de hoeveelheid en de samenstelling van het organisch materiaal dat ze in de bodem achterlaten. Dit heeft invloed op de bodem-

organismen die dit materiaal afbreken en kan gebruikt worden om de nutriëntenbeschikbaarheid van de bodem te veranderen. Zoals meststoffen de beschikbaarheid van nutriënten verhogen, kunnen stikstofarme koolstofbronnen zoals stro of hout de beschikbaarheid juist verlagen. De bodemorganismen die dit materiaal afbreken, gebruiken daarvoor stikstof uit de grond, waardoor deze tijdelijk niet beschikbaar is voor de plantengroei (Holtkamp et al., 2011). Dit kan snelgroeiende opportunisten remmen ten gunste van langzaam groeiende laat-succesie soorten. Ingrepen ten behoeve van natuurontwikkeling, zoals afgraven van de toplaag van landbouwgrond, kunnen dus grote gevolgen hebben voor het bodemleven, dat vervolgens decennia lang de tijd nodig heeft om te herstellen. Het is de vraag of dergelijke drastische ingrepen altijd noodzakelijk zijn. Maar als het niet anders kan, zou door grondtransplantatie of inbrengen van organisch materiaal het bodemleven weer kunnen worden gestimuleerd.

Conclusie

Het bodemleven beïnvloedt de groei van individuele plantensoorten binnen de gemeenschap; het heeft een sturende rol in de successie. Daarom is het belangrijk om voorzichtig te zijn met het afgraven van de toplaag van natuurontwikkelingsgebieden. Immers, met de voedingsstoffen worden eveneens de meeste zaden en bodemorganismen afgevoerd. Inbrengen van bodemorganismen kan de ontwikkeling van latere successie plantensoorten stimuleren en de successie versnellen. Het is dan wel belangrijk dat de omstandigheden voor het bodemleven gunstig zijn. Andere mogelijkheden om natuurontwikkeling te versnellen zijn bijvoorbeeld het inzaaien van planten, die bodemorganismen met een gunstig effect op laat-succesie planten stimuleren. Inzaaien heeft natuurlijk ook nadelen, maar de voordelen ervan zouden verder onderzocht kunnen worden. In ieder geval geven de resultaten van recent onderzoek aan dat een goede conditie van het bodemleven belangrijk is voor het beheer van de vegetatie. Het is goed als beheerders wat vaker hun hoofd 'onder het maaiveld' steken.

Foto 3. Bodemonster van heischraal grasland met organisch rijke bovenlaag en minerale onderlaag (foto: Ciska Raaijmakers).



Literatuur

- Bezemer, T.M., M.T. Fountain, J.M. Barea, S. Christensen, S.C. Dekker, H. Duyts, R. van Hal, J.A. Harvey, K. Hedlund, M. Maraun, J. Mikola, A.G. Mladenov, C. Robin, P.C. de Ruiter, S. Scheu, H. Setälä, P. Šmilauer & W.H. van der Putten, 2010.** Divergent composition but similar function of soil food webs of individual plants: plant species and community effects. *Ecology* 91: 3027-3036.
- Cronberg, N., R. Natcheva & K. Hedlund, 2006.** Microarthropods mediate sperm transfer in mosses. *Science* 313: 1255-1255.
- Deyn, G.B. De, C.E. Raaijmakers, H.R. Zoomer, M.P. Berg, P.C. de Ruiter, H.A. Verhoef, T.M. Bezemer & W.H. van der Putten, 2003.** Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. *Nature* 422: 711-713.
- Eviner, V.T. & C.V. Hawkes, 2008.** Embracing variability in the application of plant-soil interactions to the restoration of communities and ecosystems. *Restoration Ecology* 16: 713-729.
- Harris, J., 2009.** Soil microbial communities and restoration ecology: facilitators or followers? *Science* 325: 573-574.
- Harrison, K.A. & R.D. Bardgett, 2010.** Influence of plant species and soil conditions on plant-soil feedback in mixed grassland communities. *Journal of Ecology* 98: 384-395.
- Holtkamp, R., A. van der Wal, P. Kardol, W.H. van der Putten, P.C. de Ruiter & S.C. Dekker, 2011.** Modelling C and N mineralisation in soil food webs during secondary succession on ex-arable land. *Soil Biology & Biochemistry* 43: 251-260.
- Kardol, P., T.M. Bezemer & W.H. van der Putten, 2009.** Soil organism and plant introductions in restoration of species-rich grassland communities. *Restoration Ecology* 17: 258-269.
- Klironomos, J.N., 2002.** Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature* 417: 67-70.
- Mariotte, P., C. Vandenberghe, C. Meunier, P. Rossi, R.D. Bardgett & A. Buttler, 2013.** Subordinate plant species impact on soil microbial communities and ecosystem functioning in grasslands: Findings from a removal experiment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15: 77-85.
- Peltzer, D.A., P.J. Bellingham, H. Kurokawa, L.R. Walker, D.A. Wardle & G.W. Yeates, 2009.** Punching above their weight: low-biomass non-native plant species alter soil properties during primary succession. *Oikos* 118: 1001-1014.
- Putten, W.H. van der, C. van Dijk & B.A.M. Peters, 1993.** Plant-specific soil-borne diseases contribute to succession in foredune vegetation. *Nature* 362: 53-56.
- Ruiter, P.C. de, A.M. Neutel & J.C. Moore, 1998.** Biodiversity in soil ecosystems: the role of energy flow and community stability. *Applied Soil Ecology* 10: 217-228.
- Tol, R.W.H.M. van, A.T.C. van der Sommen, M.I.C. Boff, J. van Bezooijen, M.W. Sabelis & P.H. Smits, 2001.** Plants protect their roots by alerting the enemies of grubs. *Ecology Letters* 4: 292-294.
- Verhagen, R., J. Klooker, J.P. Bakker & R. van Diggelen, 2001.** Restoration success of low-production plant communities on former agricultural soils after top-soil removal. *Applied Vegetation Science* 4: 75-82.
- Voorde, T.F.J. van de, W.H. van der Putten & T.M. Bezemer, 2012.** The importance of plant-soil interactions, soil nutrients, and plant life history traits for the temporal dynamics of *Jacobaea vulgaris* in a chronosequence of old-fields. *Oikos* 121: 1251-1262.

Summary

The influence of soil organisms on plant growth and nature restoration

Soil organisms are mostly neglected in terms of conservation policy. However, in recent years it has become more apparent that they serve an important role in community processes. Therefore, in nature restoration projects, it should be considered what the role of soil organisms is in that specific system. When the topsoil including the main part of the soil community is removed, it may be necessary not only to bring back seeds, but also soil organisms from a related target community to stimulate the development of a specific vegetation type.

Dr.ir. E.P. Brinkman¹ en
Prof.dr.ir. W.H. van der Putten^{1, 2}

¹ Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-KNAW), Afdeling Terrestrische Ecologie, Postbus 50, 6700 AB Wageningen
² Laboratorium voor Nematologie, Wageningen Universiteit, Postbus 8123, 6700 ES Wageningen