

Algemene Bijdragen

OORZAKEN EN GEVOLG VAN VERSCHILLEN IN BODEMFAUNA IN VERSCHILLENDE TYPEN EIKENBOS *)

[114.6 : 182.41]

door

J. VAN DER DRIFT

Instituut voor toegepast biologisch onderzoek in de natuur (Itbon)
(Institute for Biological Field Research)

Summary:

CAUSES AND CONSEQUENCES OF DIFFERENCES IN SOIL FAUNA IN SEVERAL TYPES OF OAKWOOD

The most apparent relations between environmental conditions and macro-soilfauna were studied in a small oak wood on loamy sand at Vorden (prov. of Guelders). Within this wood three types of soil were discerned: calcareous „mull”, acid „mull” and „mor”. The most important characteristics of soil, vegetation and litter in these types are given in table 1. The soil fauna was analysed by a periodic sampling from January until October 1957 comprising in total 90 samples of 1 dm² with a depth of 5 cm. Table 2 gives the average density level of the more important animal groups. Evidently the densities of the macrofauna in calcareous „mull”, acid „mull” and „mor” are represented in the proportion of 4 : 3 : 2, and the saprophageous part of this fauna in the proportion of 3 : 2 : 1 respectively.

The most important environmental factors, influencing the differences in the macro soilfauna in the three types were analysed. In experiments on food preference, litter of alder was preferred by all species tested and oak litter was attacked only by *Tipula*. Litter of poplar and birch were intermediate (fig. 1). In feeding experiments the earthworm *Lumbricus rubellus* thrived best on alder litter and least on oak litter (fig. 2). Apart from the higher nitrogen content of alder litter, the higher population of microbes and its effect on the litter may influence its food value.

Experiments with calcareous „mull”-soil and acid „mull”-soil gave no differences in growth of earthworms. Nevertheless it is obvious that species with high lime demands have their highest density in calcareous „mull”.

The oakleaves in „mull” and „mor”-type differed with respect to the percentage of sunleaves and shadowleaves. In the „mull” the shadowleaves, found in the shade of the higher poplar and alder trees, which bud earlier than oaktrees, predominate. In the „mor” the sunleaves predominate. The main differences between these types of leaves are their thickness, the proportion of the different tissue layers in the leaf and the watercontent (fig. 3, table 3 and 4).

*) Verschijnt tevens als mededeling nr. 52 van het Itbon 1961.

The lignincontent was considerably lower in the shadowleaves than in the sunleaves (resp. 15.9 and 19.4%). The effect of these differences on the attack by soil macro-organisms was studied in field experiments (fig. 4). It is evident that, especially in the „mor”, the attack of shadowleaves proceeds more rapid than that of sunleaves.

Another important point of difference between „mull” and „mor”-type is the desiccation of the litter layer. Measurements of the evaporation at 5 cm above litter surface from the end of July up to September inclusive, showed this evaporation to be two times greater in „mor” than in „mull”. Higher temperature (1—2° C) and lower relative humidity (5—10%) caused the saturation deficit in the „mor” to be 1—3 mm higher than in the „mull”. Desiccation experiments with fallen oakleaves revealed that separate leaves from mor (sunleaves) dried out slower than those from mull (shadowleaves). However, if stacked in a natural way, sunleaves desiccated quicker because the more corrugated sunleaves are very loosely stacked (fig. 5). The desiccation of the litter layer as a whole is strongly influenced by its constructional elements, such as the thickness of the leaf- and fragmentlayer and the possible presence of a humus layer. The watercontent in the litter layer of the calcareous „mull” was generally lowest, but in the most critical period from April up to June it was in average not lower than in the „mor” (fig. 6). The constant lower watercontent of the litter layer of „mor” in comparison with the one of acid „mull”, must be caused by the difference in leaf structure and in evaporation.

To learn the consequences of the differences in the soilfauna for the breakdown of litter, an experiment was made to determine the decomposition of different leaves put out in the three soiltypes. They were put under pieces of hardboard for extinction of differences in climatological influences. The rapidity of disappearance of the material (fig. 7) shows a decline in the sequence of alder, poplar, birch and oak for all types. The different kinds of litter disappeared quickest in the calcareous „mull” and slowest in „mor”, acid „mull” holding an intermediate position. This sequence of the speed of breakdown in the three soiltypes correlates well with the densities of the macrofauna.

The different intensities of breakdown produced differences in the litter layer. In the calcareous „mull” only a very thin leaflayer remained after June, in the acid „mull” a permanent litter was present, the lower part of which consisted of heavily fragmented leaves. In the „mor” leaf- and fragment layer were underlayed by a rather thick humus layer. The quite distinct forms in which the humus appeared in the different types — a coating on the mineral particles in the „mull” and small black angular elements, often combined to aggregates in the „mor” — may be effected mainly by microbiological activity, which is, however, partly determined by the preceding macrobiological activity.

De afbraak van het strooisel in bossen is een proces dat hoofdzakelijk tot stand komt onder invloed van een levensgemeenschap van dieren, schimmels en bacteriën, die dit strooisel en de bovenste bodemlaag bevolkt. Voor een goed begrip van dit proces is het noodzakelijk in grote trekken de levensgemeenschap te kennen, de invloed van het milieu op de activiteit van de soorten, die deze levensgemeenschap samenstellen, te

bestuderen en het effect van de levensverrichtingen op het milieu — het organisch materiaal op en in de grond — na te gaan.

Het kwantitatief onderzoek van zo'n gecompliceerde levensgemeenschap als die van de bodem, stuit op tal van bezwaren. Van vrijwel geen enkele groep van de bodemfauna is een volledig betrouwbare kwantitatieve analyse mogelijk en hetzelfde geldt in nog hogere mate van de microflora. Afgezien van de zuiver technische moeilijkheden bij de bepaling van het aantal individuen dat in een bepaald grondmonster aanwezig is, maakt de zeer grote variatie van aantallen in ruimte en tijd een zeer uitvoerige en frekwente bemonstering noodzakelijk. En hiermee wordt dan nog slechts een inzicht in de samenstelling van de levensgemeenschap verkregen. Een inzicht in de verichtingen der vele soorten en in hun onderlinge relaties is ongetwijfeld nog moeilijker te bereiken.

Het lijkt vruchtbaarder het probleem van een andere zijde te benaderen. Het is bekend dat de strooiselvertering in verschillende bostypen op zeer verschillende wijzen verloopt. Belangrijke factoren hierbij zijn de aard van het strooisel en zijn chemische samenstelling, de waterhuishouding en de chemische en fysische eigenschappen van de grond en ten slotte de klimatologische omstandigheden in de strooisellaag.

Bossen die overigens slechts in een enkel opzicht, bijvoorbeeld in de samenstelling der houtsoorten, van elkaar verschillen, bezitten hierdoor veelal een duidelijk onderling verschillend type van strooiselomzetting. Het moet nu mogelijk zijn om uit een vergelijking van de globale samenstelling van de levensgemeenschappen van dergelijke, in slechts enkele opzichten van elkaar verschillende bossen, het verband tussen bodemlevensgemeenschap en milieuomstandigheden te vinden. Dit is ook hierom belangrijk, daar in de praktijk de verandering van milieuomstandigheden het enige middel is om tot een verbetering van de strooiselomzetting te komen.

Een eikenbosje van ongeveer 1,2 ha op niet bewerkte leemhoudende lage zandgrond in Vorden (Gelderland), vertoont, ondanks zijn geringe uitgestrektheid, duidelijke verschillen in strooiselomzetting en humusvorm, resulterend in de vorming van de bodemtypen:

- 1) kalkrijke „mull”, in een klein deel van ongeveer 6 are, waar behalve zomereiken (*Quercus robur*) ongeveer 30% van de opstand bestaat uit berken (*Betula verrucosa*), 20% uit populier (*Populus tremula*) en 25% uit els (*Alnus glutinosa*); het is gekenmerkt door een hoog kalkgehalte in de bovengrond en een zeer snelle strooiselvertering.
- 2) zure „mull”, in een vrij groot deel van 0,6 ha, dat ingenomen wordt door een mengsel van zomereik en berk in ongeveer gelijke hoeveelheden, waarbij de verhouding plaatselijk echter varieert; de grond is hier plaatselijk leemhoudend en de strooisellaag bestaat uit een blad- en fragmentlaag die zonder tussenlaag op de minerale ondergrond ligt, en
- 3) „mor”, ongeveer 60 cm hoger gelegen dan beide voorgaande delen, met een opstand van vrijwel uitsluitend zomereik; op de zandige ondergrond heeft zich een strooiseldek ontwikkeld, dat behalve een blad- en een fragmentlaag, een duidelijke humuslaag heeft.

In tabel 1 zijn de belangrijkste gegevens over de grond, de vegetatie en de strooiselproductie vermeld. Opmerkelijke verschillen zijn:

Tabel 1. Overzicht van de belangrijkste milieueigenschappen van de drie onderscheiden terreintypen.

Table 1. Survey of the most important environmental characteristics of the three distinct forest types.

| Type(n) (types) | Kalkrijke „mull” (Calcareous „mull”) | Zure „mull” (Acid „mull”) | „Mor” („mor”) |
|--|---|---|--------------------|
| Grond (soil) | | | |
| Textuur/(texture) | Zand (sand) | Lemig zand (loamy sand) | Zand (sand) |
| Humusgehalte 0—2 cm % (humuscontent) | 10 | 11 | 24 |
| pH KCl | 7,2 | 3,6 | 3,3 |
| Grondwaterspiegel (water table) | 25—120 cm | 30—130 cm | 90—190 cm |
| CaCO ₃ | 7,2% | < 0,1% | < 0,1% |
| Vegetatie (vegetation) | | | |
| Type | Pruneto-Fraxinetum Violeto-Quercetum | Violeto-Quercetum Querceto-Betuletum | Querceto-Betuletum |
| Hoogte boometage (height tree canopy) | 10,5—8,5 m | 10,5—8,5 m | 7,5—6,5 m |
| Bedekking boometage (coverage tree canopy) | 100% | 100% | 95% |
| Aantal soorten in bodemveg. (number of spec. in groundveg.) | 35 | 15 | 10 |
| Bedekking bodemvegetatie (coverage groundveg.) | 100—70% | 50—30% | 15—5% |
| Strooiselproductie (litter production) | | | |
| Boombladen/m ² (tree leaves per sq. m) | 390 g | 400 g | 350 g |
| eikeblad (oakleaves) | 28% | 66% | 92% |
| berkeblad (birchleaves) | 36% | 34% | 8% |
| populierblad (poplarleaves) | 17% | — | — |
| elzeblad (alderleaves) | 19% | — | — |
| C/N verse boombladeren (C/N fresh tree leaves) | 29,2 | 33,1 | 33,2 |
| Bodemvegetatie/m ² (Groundvegetation/sq. m) | 75 g | 50 g | 12 g |
| C/N bodemvegetatie (C/N groundvegetation) | 20,4 | 22,7 | 34,1 |

- het hoge kalkgehalte en de hoge pH in de kalkrijke „mull”;
- de hogere ligging van het „mor”-type ten opzichte van de grondwaterstand;
- de afnemende variatie in boomstrooisel van kalkrijke „mull” via zure „mull” naar „mor”, waarbij het stikstofrijke elzestrooisel en het aan minerale zouten rijke populierestrooisel in de kalkrijke „mull” opvallen;
- de afnemende dichtheid en variatie van de ondergroei in dezelfde volgorde;
- de verschillen in de C/N-verhouding, zowel van het boomblad als van de bodemvegetatie.

Van belang is verder, dat in geen der typen enige aanwijzing werd gevonden van groundbewerking, zodat de huidige bodemtoestand het resultaat is van een langdurige ongestoorde strooiselproductie en -afbraak.

Het ongestoorde profiel doet vermoeden dat het hier een natuurlijke

vegetatie geldt, waarbij de els en in mindere mate de populier tot de laagste delen is beperkt, terwijl op de hoogste delen de eik zich nagenoeg zonder bijmenging heeft gehandhaafd. De verschillende milieumstandigheden die thans kunnen worden vastgesteld, zouden zich dan langs natuurlijke weg, uit primaire verschillen in bodemeigenschappen en grondwaterstand, met een hierdoor veroorzaakt verschil in bodemleven, hebben ontwikkeld.

De verschillen in de bodemlevensgemeenschap en de oorzaken en gevolgen ervan worden, zowel met betrekking tot de microflora, als tot de micro- en macrobodemfauna, door de Afdeling Levensgemeenschappen van de Bodem van het Instituut voor Toegepast Biologisch Onderzoek in de Natuur te Arnhem onderzocht. In dit artikel worden de resultaten behandeld van een onderzoek naar de oorzaken van verschillen in de macrobodemfauna en de gevolgen hiervan voor strooiselafbraak.

Samenstelling van de bodemfauna

Door bemonsteringen in januari, maart, mei, augustus en oktober 1957, waarbij op elk der bemonsteringsdata, in elk der typen, 18 grondmonsters, van elk 100 cm² oppervlakte en 5 cm diepte, werden geanalyseerd, kon de dichtheid, waarin de belangrijkste diergroepen voorkomen, worden benaderd. Met nadruk moet hierbij worden vermeld, dat dit slechts minimum-waarden opleverde, omdat de toegepaste uitdrogingstechniek geen 100% resultaten geeft (dit geldt met name voor de niet of zwak gepantserde kleinere diersoorten als enchytraeën, vliegenlarven enz.). Bovendien zijn de monsters genomen uit de bovenste laag van 5 cm dikte waarin, blijkens diepere bemonsteringen, van verschillende groepen slechts rond 80% van de aanwezige dieren voorkomt. Tenslotte vallen de grotere wormsoorten, die dieper voorkomen, geheel buiten de analyse. Voor vergelijking der typen zijn de resultaten echter zeer goed bruikbaar.

Het is niet de bedoeling hier een gedetailleerd overzicht te geven van alle aangetroffen soorten en aantallen. Belangrijker is het uit de drie typen de dichtheidsniveaus aan te geven van de onderscheiden groepen (tabel 2).

Het blijkt dat er wat betreft de fauna duidelijke verschillen in de drie bodemtypen bestaan: miljoenpoten, slakken en muggelarven; maar vooral de landkokerjuffer, *Enoicyla pusilla*, hebben in de kalkrijke „mull” een veel hogere dichtheid dan in de andere typen. De isopoden (pissebedden) hebben hun hoogste dichtheid in de zure „mull”. Hiertegenover staan slechts de Geophiliden (duizendpoten) die in zure „mull” en „mor” en de Cecydomyiden (galmuggenlarven), die in de „mor” hun hoogste dichtheid hebben.

De totale dichtheid van de macrofauna in de typen kalkrijke „mull”, zure „mull” en „mor” verhoudt zich ongeveer als 4 : 3 : 2, en het deel van de fauna, dat zich hoofdzakelijk met organische afval voedt, als 3 : 2 : 1. Een nadere uitwerking van het materiaal tot op soorten brengt aan het licht, dat er tussen de typen niet alleen kwantitatieve, maar ook kwalitatieve verschillen in de samenstelling van de fauna bestaan. Dit blijkt reeds uit de in de tabel vermelde soorten *Enoicyla pusilla*, *Athous subfuscus* en *Helops laevioctostriatus*, die allen slechts in een of twee der typen voorkomen. Ook de in diepere lagen voorkomende wormen, die door schudden met een greep aan de oppervlakte werden gebracht, ver-

tonen kwalitatieve verschillen in de onderscheiden typen; *Allolobophora caliginosa* werd vrij talrijk in de kalkrijke „mull” aangetroffen, bij uitzondering in de zure „mull” en in het geheel niet in de „mor”.

Tabel 2. Gemiddeld dichtheidsniveau van de belangrijkste groepen in aantallen per m².
Table 2. Average density-level of the most important animal groups in numbers per sq. m

| Type | Kalkrijke „mull” (Calcareous „mull”) | Zure „mull” (Acid „mull”) | „Mor” („Mor”) |
|--|---|------------------------------|------------------|
| Lumbricidae — regenwormen | 100 | 110 | 60 |
| Enchytraeidae — potwormen | 800 | 550 | 150 |
| Pulmonata — slakken | 20 | 5 | 5 |
| Isopoda — pissebedden | 40 | 100 | 20 |
| Araneida — spinnen | 30 | 35 | 25 |
| Pseudoscorpiones — bastaardschorpioen | 15 | 20 | 25 |
| Symphyla miljoenpoten | 5 | 5 | 15 |
| Diplopoda — miljoenpoten | 100 | 25 | 35 |
| Lithobiomorpha — duizendpoten | 10 | 35 | 15 |
| Geophilomorpha — duizendpoten | 35 | 320 | 375 |
| Protura | 250 | 325 | 100 |
| Thysanura | — | 35 | 50 |
| Thysanoptera — thripsen | 5 | 5 | 35 |
| Hemiptera — wantsen e.a. | 10 | 30 | 30 |
| Enicocyla pusilla, larv. | 900 | 50 | — |
| Lepidoptera, larv. — rupsen | 5 | 5 | 10 |
| Coleoptera spec., im. — kevers | 55 | 75 | 70 |
| Carabidae, im. — loopkevers | 20 | 10 | 10 |
| Staphylinidae, im. — kortschildkevers | 100 | 80 | 60 |
| Cantharidae, larv. — weekschildkevers | 10 | 10 | 10 |
| Elateridae, larv. — ritnaalden | 20 | 15 | — |
| Athous subfuscus, larv. | — | 25 | 35 |
| Helops laevioctostriatus, larv. | — | — | 10 |
| Hymenoptera | 10 | 10 | 50 |
| Nematocera, larv. — muggelarven | 60 | 10 | 15 |
| Tipulidae, larv. — emelten | 80 | 10 | 5 |
| Chironomidae, larv. — muggelarven | 150 | 250 | 50 |
| Cecydomyidae, larv. — muggelarven | 175 | 175 | 275 |
| Brachycera, larv. — vliegelarven | 125 | 15 | 25 |
| Leptidae, larv. — vliegelarven | 50 | 50 | 50 |
| Dolichopodidae, larv. — vliegelarven | 65 | 45 | 20 |

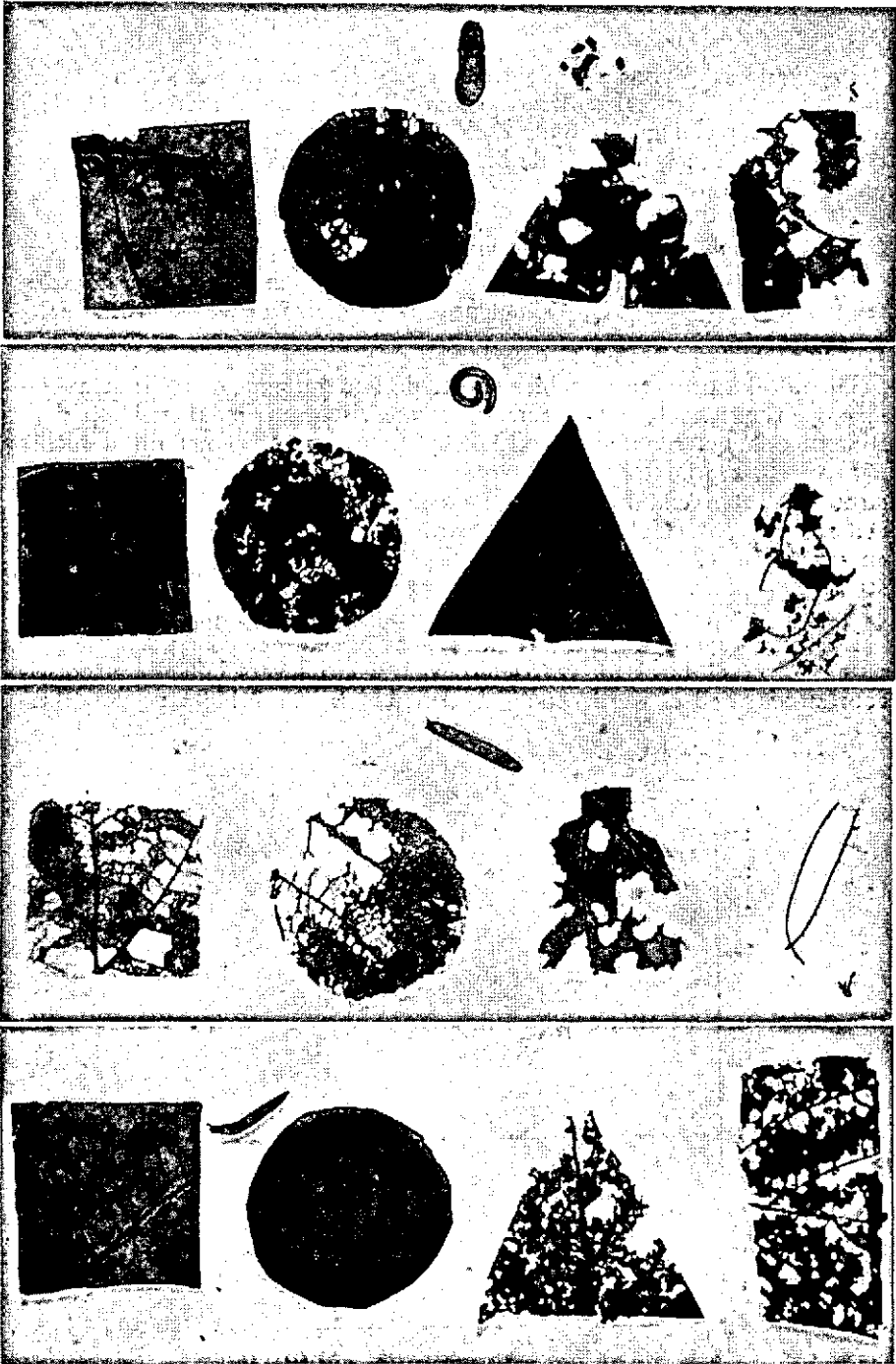


Fig. 1. Resultaat van keuzeproeven met verschillende strooiseldieren op eik (vierkant), populier (rond) berk (driehoek) en els (rechthoek). De strooiseldieren zijn achtereenvolgens: een naaktslak (*Arion* sp.), een miljoenpoot (*Cylindrojoalus silvarum*), een mottenlarf (*Adela* sp.) en een emelt (*Tipula* sp.).
 Foodpreference experiments with *Arion*, *Cylindrojoalus*, *Adela* and *Tipula* on oak (square), poplar (circular), birch (triangular) and alder (rectangle).

Een verklaring voor de verspreiding van deze soorten is slechts mogelijk door experimenteel onderzoek voor elk der soorten afzonderlijk. Het duidelijke verschil in de totale dichtheid van de bodemfauna in de drie typen, is aanleiding geweest de belangrijkste milieufactoren in deze typen onderling te vergelijken.

Belangrijkste milieufactoren die van invloed zijn

De oorzaken van het verschil in fauna kunnen aan verschillende factoren worden toegeschreven. De belangrijkste zullen hier worden behandeld.

1. Samenstelling van het strooisel

Uit talrijke proeven is gebleken dat de bodemfauna niet alleen duidelijke voorkeur heeft voor bepaalde strooiselsoorten, maar zich op deze soorten ook beter ontwikkelt. Ook in dit onderzoek komt dit duidelijk naar voren. Figuur 1 geeft de aantasting van de in dit terrein belangrijke strooiselsoorten, eik, populier, berk en els door een naaktslak (*Arion* sp.), een miljoenpoot (*Cylindrojulus silvarum*), een mottenlarfje (*Adela* sp.) en een emelt (*Tipula* sp.). Door alle soorten wordt duidelijk het elzestrooisel geprefereerd; eikestrooisel wordt slechts door een der soorten (*Tipula*) aangetast; populier en berk nemen een tussenplaats in.

Dat de ontwikkeling, althans van regenwormen, het voorspoedigst gaat op elzestrooisel, bleek uit voedselproeven, waarbij verschillende strooiselsoorten als voedsel werden aangeboden. Uit figuur 2 blijkt de gewichts-

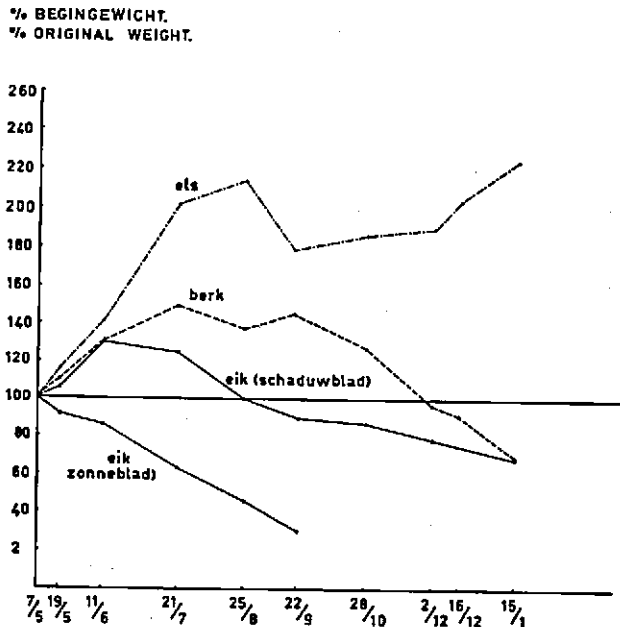


Fig. 2. Gewichtstoename van jonge exemplaren van de regenworm *Lumbricus rubellus* met verschillende strooiselsoorten als voedsel.
Growth of young earthworms, Lumbricus rubellus, fed with litter of alder (els), birch (berk), shadowleaves of oak (eik, schaduwblad) and sunleaves of oak (eik, zonneblad).

toeneming op els aanzienlijk groter te zijn dan op een der andere soorten. In hoeverre in deze gevallen de voorafgegaane aantasting van het blad door microörganismen een rol speelt, is moeilijk na te gaan. In ieder geval verloopt de microbiële aantasting van els aanzienlijk sneller dan bij de andere strooiselsoorten. Het lijkt waarschijnlijk dat ook dit de voedings-eigenschappen gunstig beïnvloedt. De rijkere samenstelling van de strooisellaag in de „mull”-typen is waarschijnlijk een belangrijke stimulerende factor voor de ontwikkeling van een rijkere bodemfauna.

2. Kalkgehalte van de bovengrond

Ook deze factor kan van invloed zijn op de ontwikkeling van de bodemfauna. Vele dieren (wormen met kalkklieren, slakken met kalkhoudend pantser) ontwikkelen zich het best op kalkrijke grond. Dat proeven met wormen op grond uit de verschillende typen geen duidelijke verschillen in ontwikkeling te zien gaven, betekent niet dat op langere duur geen verschillen zouden kunnen optreden. Het is opvallend dat juist de bovengenoemde groepen met hoge kalkeisen in kalkrijke „mull” hun grootste dichtheid hebben.

3. Structuur van het blad

Wanneer in het najaar na de andere bladsoorten ook het eikeblad gevallen is, is het opvallend dat dit in het „mor”-type in het algemeen kleiner, dikker en leerachtiger is dan in de beide andere typen. Ook is het eikeblad in dit type sterker gegolfd en dieper ingesneden. Al deze verschillen komen overeen met die tussen zonnebladeren en schaduwbladeren. In het „mor”-type komen dus relatief meer zonnebladeren voor dan in de beide andere typen. De oorzaak hiervan moet waarschijnlijk worden gezocht in de verschillen in beschaduwing tijdens het uitlopen van het eikeblad in mei. In het „mor”-type komen vrijwel uitsluitend eiken voor en is de lichtintensiteit tijdens de bladontplooiing groot; in de beide

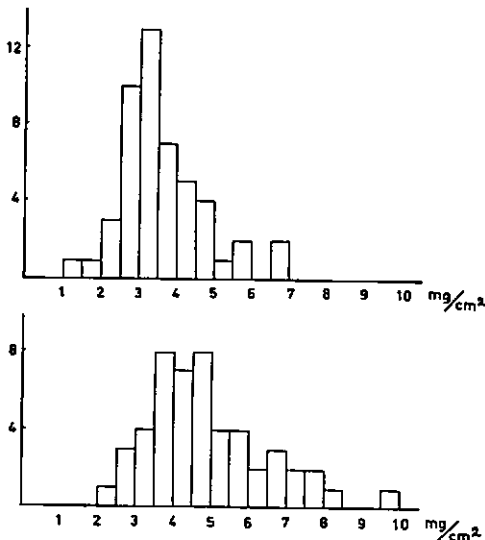


Fig. 3. Frekwentiediagrammen van de gewichten van eikeblad uit „mull” en „mor”.
Frequency diagrams of the weights of oak litter from „mull” and „mor”.

andere typen steken berken, en in de kalkrijke „mull” bovendien elzen en populieren, boven de eiken uit en beschaduwen deze in aanzienlijke mate.

Lichtmetingen tijdens het uitlopen van de eiken gaven in het „mor”-type waarden van ongeveer 95% van die in het vrije veld, terwijl deze in de beide andere typen 88—89% bedroegen. Uiteraard bestaat er tussen het typische zonneblad en het typische schaduwblad een geleidelijke overgang. Om het verschil tussen het eikeblad van beide typen kwantitatief aan te tonen werden uit het midden van 50 willekeurig verzamelde afgevallen eikebladeren uit elk der typen schijfjes geponsd met een doorsnede van 25 mm. De gemiddelde luchtdroge gewichten per schijfje in kalkrijke „mull” en „mor” bedroegen achtereenvolgens $18,4 \pm 0,9$ en $24,9 \pm 1,1$ mg. Ook de frekwentiediagrammen van deze gewichten (figuur 3) laten duidelijk het verschil in het blad van deze beide typen zien. Van de zure „mull” ligt zowel het gemiddelde gewicht per schijfje ($22,6 \pm 1,0$ mg) als het frekwentiediagram tussen die van de beide andere typen in.

Zonne- en schaduwblad onderscheiden zich niet alleen in bovengenoemde opzichten. Ook de bouw van het blad vertoont verschillen, zoals uit metingen van de dikte der verschillende weefsellagen blijkt (tabel 3). We zien hieruit dat de dikte der epidermislagen vrijwel evenredig is met de totale dikte. Het palissadeparenchym is in het schaduwblad echter relatief dunner, het sponsparenchym relatief dikker dan in het zonneblad.

Tabel 3. Verhoudingen van de verschillende weefsellagen van zonne- en schaduwblad
Table 3. Proportions of the different layers in sun leaves and shadow leaves

| | Gewicht per cm ² Weight per cm ² | Dikte Thickness | Bovenepidermis Upper epidermis | Palissadeparenchym Palisade parenchyma | Sponsparenchym Spongy parenchyma | Onderepidermis Lower epidermis |
|---|---|--------------------|-----------------------------------|--|-------------------------------------|-----------------------------------|
| Zonneblad sun leaf | 8.5 mg | 170 | 18 | 72 | 72 | 8 |
| Schaduwblad shadow leaf | 4.2 mg | 90 | 9 | 27 | 50 | 4 |
| Verhouding schaduw/zonneblad Proportion shadow/sunleaf | 0,49 | 0,53 | 0,50 | 0,38 | 0,69 | 0,50 |

Mogelijk vormen de laatste verschillen mede een oorzaak voor het steeds gebleken hogere watergehalte van schaduwbladeren (tabel 4): de relatief dikkere poreuze sponsparenchymlaag neemt relatief meer water op. Verderop in dit artikel zal blijken dat op het watergehalte echter ook andere omstandigheden van invloed zijn.

Tabel 4. Watergehalte van eikestrooisel in „mull” en „mor” (% luchtdroog)
Table 4. Watercontent of oaklitter in „mull” and „mor” (% air dry)

| Datum/date | „Mull” | „Mor” |
|------------|------------------|----------------|
| 3 dec 1957 | $104,2 \pm 6,5$ | $46 \pm 4,0$ |
| 10 dec „ | $272,4 \pm 19,0$ | $144 \pm 3,0$ |
| 7 jan 1958 | 362 | 292 |
| 21 jan „ | 346 | 286 |
| 11 febr „ | 205 | 94 |
| 2 april „ | $28,3 \pm 6,1$ | $25,9 \pm 3,9$ |

Het hogere vochtgehalte en de dunnere epidermislaag zijn belangrijke factoren bij de aantastbaarheid van het strooisel door dieren. Het belang van het eerste is duidelijk gebleken bij kweekproeven met strooisel van verschillend watergehalte; de invloed van de dikte van de epidermis blijkt uit het feit dat de aantasting van het blad door dieren praktisch steeds begint aan de onderzijde, waar de epidermis het dunst is. Uit analyses verricht op ons laboratorium is gebleken, dat het ligninegehalte in het schaduwblad aanzienlijk lager is dan in het zonnelblad (achtereenvolgens 15,9 en 19,4%), en ook dit is een omstandigheid die het schaduwblad gemakkelijker aantastbaar maakt.

Figuur 4 geeft het aantastingsverloop van zonne- en schaduwblad van eik, zoals dit zich in kalkrijke „mull” en „mor” voordoet. In elk der typen werden in drievoud 3 zonne- en 3 schaduwbladeren onder hardboard-plaatjes uitgelegd en de aantasting door vraat periodiek geschat. Duide-lijk blijkt dat de aantasting van zonnelblad langzamer verloopt dan die van schaduwblad. Vooral in het „mor”-type is het verschil heel duidelijk.

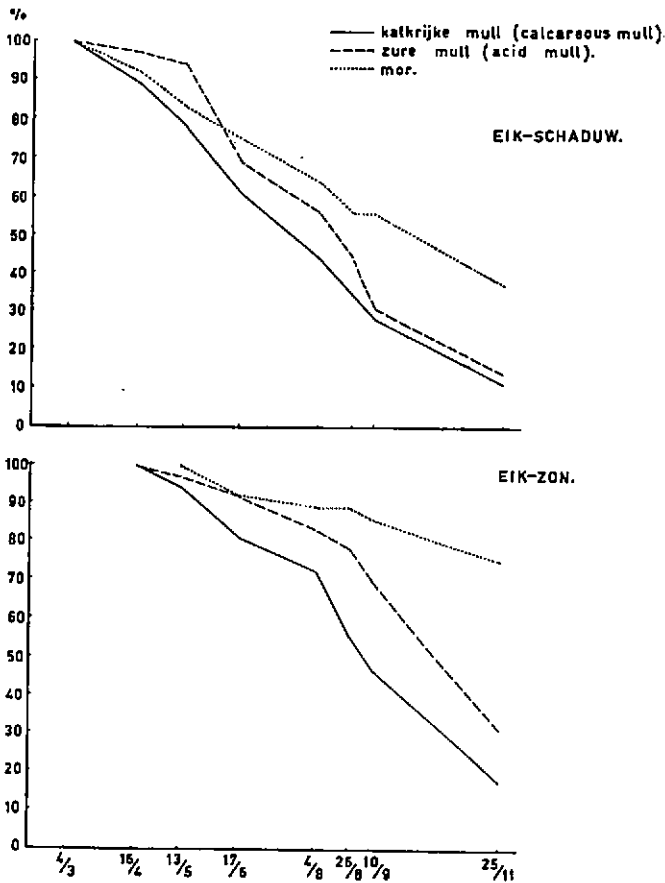


Fig. 4. Verloop van de dierlijke aantasting van schaduw- en zonnelblad van eik in de drie bostypen.

Attack of shadowleaves and sunleaves by soil animals in three types of forest.

Door het verschil in bouw, watergehalte en samenstelling is het gemiddeld dikkere blad van het „mor”-type als voedsel minder geschikt dan het dunnere van de „mull”-typen. Zeer waarschijnlijk is ook dit een der oorzaken van de geringere ontwikkeling van de bodemfauna in dit deel.

4. Uitdroging van de strooisellaag

In het voorgaande werd reeds aangeduid, dat het verschil in watergehalte van het eikestrooisel in de onderscheiden typen, gedeeltelijk is toe te schrijven aan het verschil in eigenschappen van zonne- en schaduwblad. Hiernaast zijn ook verschillen in de uitdroging van de strooisellaag in de onderscheiden typen van belang. Vooral in het najaar, wanneer de eiken nog kaal zijn, maar de ondergroei in de „mull”-typen reeds behoorlijk ontwikkeld is, zijn de verschillen in verdamping in het „mor”-type enerzijds en de beide „mull”-typen anderzijds groot.

Helaas werden in deze tijd geen evaporatiemetingen verricht. Van eind juni tot eind september werd echter wekelijks de verdamping gemeten, die plaats had in omgekeerde met water gevulde en met een schijfje vloeipapier afgesloten gecalibreerde glazen buizen (Piche-buizen), waarvan het verdampend oppervlak 5 cm boven de grond was geplaatst. Hoewel de verschillen in deze periode zeker minder extreem zijn dan in het voorjaar, bleek de potentiële evaporatie in het „mor”-type ongeveer $2 \times$ zo groot te zijn als in de beide andere typen.

Deze sterkere verdamping in het „mor”-type is een gevolg van de hogere temperatuur in de strooisellaag, de lagere relatieve vochtigheid en de in dit kalere bos waarschijnlijk grotere windsnelheid, waarover echter geen waarnemingen zijn gedaan. Het wekelijkse gemiddelde van de maximum temperatuur in de strooisellaag was in het „mor”-type in het voorjaar $3-5^{\circ}$ en in de zomer $1-2^{\circ}$ hoger dan in de „mull”-typen. De

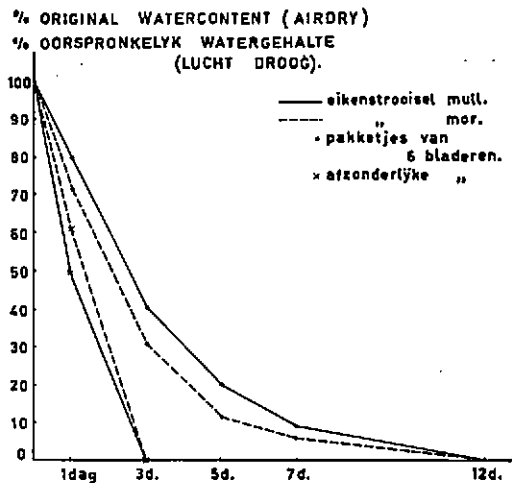


Fig. 5. Uitdroging bij een relatieve vochtigheid van 95% van eikeblad uit „mull” en „mor”, afzonderlijk en in pakketjes van 6 bladeren.
Desiccation at R.H. 95% of oak litter from „mull” and „mor” as separate leaves and in packets of 6 leaves.

relatieve vochtigheid overdag was 5—10% lager, zodat het saturatie-deficit in het „mor”-type 1—3 mm hoger was dan in de „mull”-typen.

Ook de bouw van het blad en de structuur van de bladlaag beïnvloeden de uitdroging. Blijkens uitdrogingsproeven met afgevallen eikebladeren uit „mull” (schaduwbladeren) en „mor” (zonnebladeren) bij een relatieve luchtvochtigheid van 95% droogden bladeren uit het „mor”-type gemiddeld minder snel uit dan bladeren uit de „mull”-typen. De reden hiervan is ongetwijfeld te zoeken in de dikkere epidermis van de zonnebladeren en hun geringer vochtgehalte bij het begin (80% van het luchtdroge gewicht tegenover 170% bij het schaduwblad). Worden de bladeren echter in pakketjes van 5 of 6 stuks gedroogd in een stapeling, zoals deze ook in de strooisellaag voorkomt, dan blijkt de snelheid van uitdroging van het zonneblad groter te zijn dan die van het schaduwblad (figuur 5). Dit kan alleen worden verklaard door de losse stapeling van het vrij sterk gegolfde zonneblad, waardoor het oppervlak van alle bladeren aan de lucht is blootgesteld, terwijl dit bij de dichte stapeling van de vlakke schaduwbladeren in veel mindere mate het geval is. De meer of minder compacte ligging van de bladeren ten opzichte van elkaar, blijkt met

WATERGEHALTE IN % DROOGGEWICHT.
WATERCONTENT IN % AIRDRY WEIGHT.

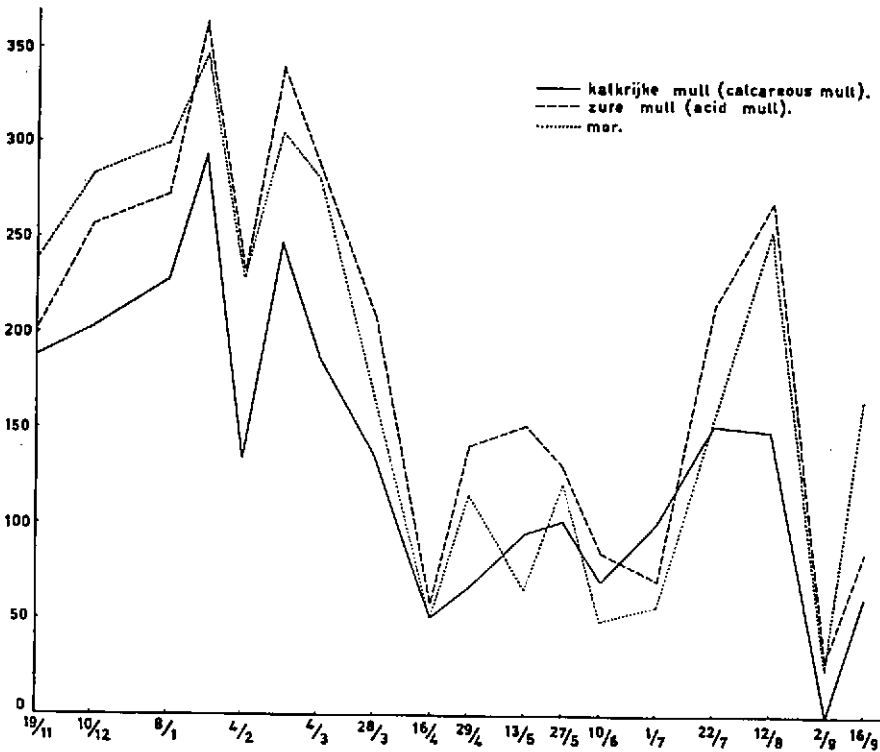


Fig. 6. Verloop van het watergehalte van de strooisellaag in de drie typen.
Watercontent of the litter layer in the three types.

betrekking tot de uitdroging van groter belang te zijn dan de structuur van het blad. Heel duidelijk is dit ook in het terrein zichtbaar. De losser gestapelde strooisellaag in het „mor“-type is na een vochtige nacht veel eerder droog dan de dichter gestapelde strooisellaag in de „mull“-typen. Dat hierdoor de aantastingsmogelijkheid door dieren, die zoals we zagen in sterke mate wordt beïnvloed door het vochtgehalte, aanzienlijk wordt vergroot, is duidelijk. Dat ook de andere eigenschappen van het schaduwblad, zoals de dunne epidermis en het lagere ligninegehalte de aantasting gunstig beïnvloeden, maakt het verschil tussen de aantastbaarheid van schaduw- en zonneblad nog groter.

In het voorgaande is in het bijzonder ingegaan op de verschillen in uitdroging van de bladlaag. De uitdroging van de strooisellaag in zijn geheel is veel gecompliceerder en wordt sterk beïnvloed door de bouw ervan. Een strooisellaag bestaande uit een bladlaag, geleidelijk via een fragmentlaag overgaand in een humuslaag, zoals deze in het „mor“-type voorkomt, zal minder sterk uitdrogen dan een strooisellaag, waarvan de blad- en fragmentlaag ongeveer dezelfde dikte hebben, maar waar geen humuslaag onder ligt (zure „mull“), en deze weer minder sterk dan een strooisellaag die slechts uit een dunne bladlaag bestaat (kalkrijke „mull“).

Figuur 6 geeft het verloop weer van het watergehalte van de gehele strooisellaag van de drie typen in 1957—1958. Het watergehalte is in het algemeen het laagst in de kalkrijke „mull“ (dunste strooisellaag), maar gedurende de met betrekking tot het vochtgehalte kritieke periode april t/m juni ligt het gemiddeld niet lager dan dat van de „mor“. Vermoedelijk zijn hiervan de bouw van het blad (overwegend schaduwblad wat betreft eik), maar vooral ook de geringere verdamping door de bescherming van de dichte ondergroei de oorzaak. Opvallend is het vrijwel constant lagere watergehalte van de strooisellaag in de „mor“ in vergelijking tot dat in zure „mull“. Hoewel het verschil niet groot is, zou op grond van de bouw van de strooisellaag het tegenovergesteld worden verwacht. Ook hier geeft de structuur van het blad en de geringere verdamping in het „mull“-type de verklaring.

Gevolg van de verschillen in bodemfauna

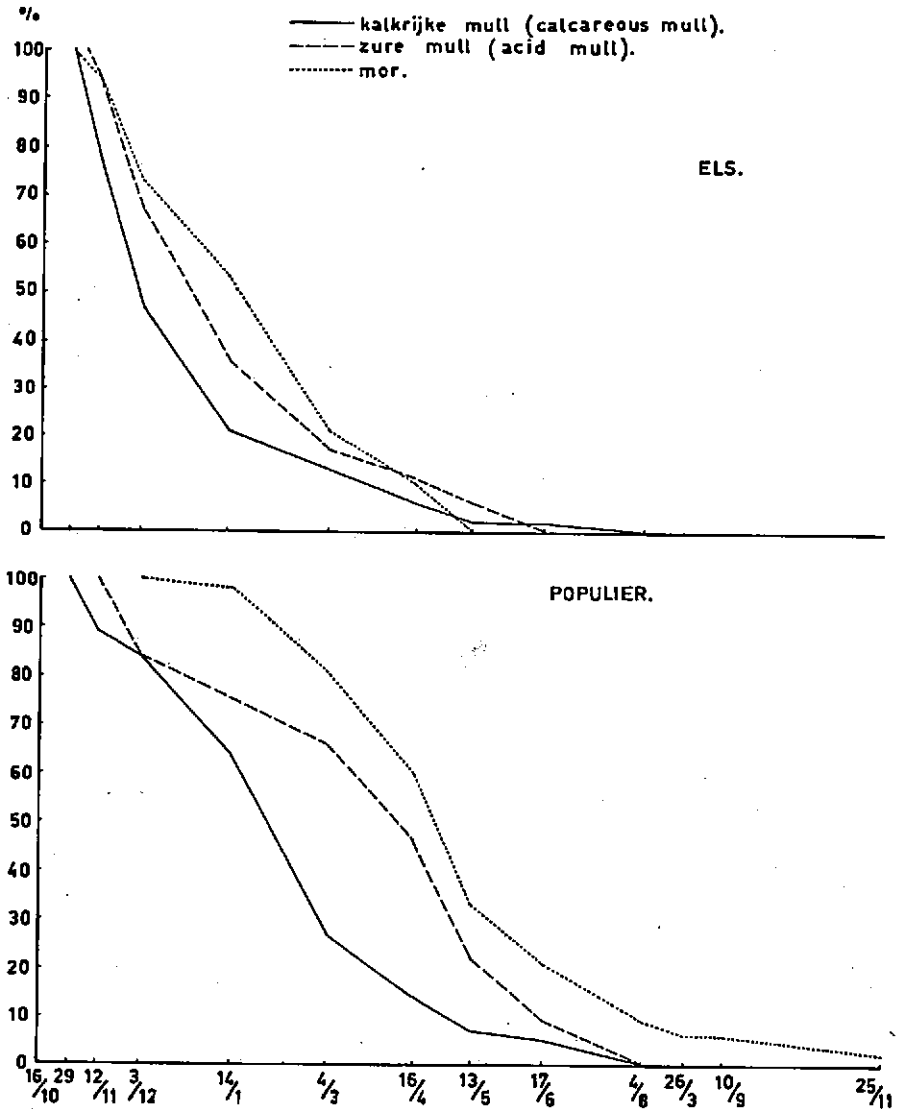
In het voorgaande zijn een aantal factoren aangegeven die met betrekking tot de geconstateerde verschillen in de macro-bodemfauna van belang zijn. De vraag is nu wat het gevolg is van deze verschillen in bodemfauna voor de omzetting van het strooisel. Bij het beantwoorden van deze vraag moeten we ons ervan bewust zijn, dat het aandeel van de macrofauna in het afbraakproces nooit geheel is te scheiden van het aandeel van de microflora en -fauna in dit proces. De vraag is het best te benaderen door van de meest voorkomende soorten in kweekproeven de strooiselconsumptie te bepalen onder omstandigheden die de natuurlijke omstandigheden zoveel mogelijk nabij komen. Deze gegevens, in combinatie met die uit het terrein verkregen, geven een indruk van de betekenis van de betrokken soorten. Op deze wijze kon worden berekend dat de landkokerjuffer (*Enoicyla pussilla*) in 1957 in het proefbos ongeveer 190 kg strooisel verwerkte, hetgeen ongeveer 9% is van het in het voorafgegaane najaar gevallen strooisel. Hiervan werd 93% (= 177 kg) als excrementen afgezet om verder door microfauna en -flora te worden omgezet. Deze benaderingswijze is uiteraard zeer grof, maar geeft

een indruk van de aard en de omvang van de rol die de betrokken soort in het afbraakproces speelt.

In dit geval echter, waarbij het gaat om het totale effect van de strooiseletende bodemfauna in de verschillende terreintypen, werd een andere methode gevolgd. Kort na de strooiselval werden verspreid in elk der typen 10 stukken hardboard van 20×30 cm uitgelegd, waaronder gaven strooiselbladeren van eik, berk, populier en els werden gebracht. Door de afdekking met boardplaatjes werden de verschillen in klimatologische omstandigheden zoveel mogelijk gedempt en kon de aantasting door dieren, kenbaar door vreetplekken aan de bladeren, periodiek kwantitatief worden geschat. Natuurlijk was hierbij de activiteit van microflora en -fauna niet uit te sluiten. Deze uit zich echter op een geheel andere wijze en op een andere schaal dan die van de macrofauna. Het ontstaan en de uitbreiding van vreterijgaten en het uiteindelijk verdwijnen van het strooisel is hoofdzakelijk het effect van de activiteit van de aanwezige dieren. Blijkens waarnemingen zijn dit onder deze omstandigheden vooral verschillende soorten regenwormen, slakken, pissebedden, miljoenpoten en vliegelarven. Uit figuur 7, waarin de afnemende tegen de tijd is afgezet, blijkt dat els, populier, berk en eik in deze volgorde in alle drie de typen met afnemende snelheid verdwijnen. Dit komt overeen met de resultaten van de preferentieproeven die bij de bespreking van de invloed van de samenstelling van het strooisel op de bodemfauna genoemd zijn.

Voor een vergelijking van de invloed van de macro-bodemfauna in de drie onderscheiden bodemtypen, is het van belang op te merken, dat alle strooiseelsoorten het snelst verdwijnen in het kalkrijke „mull”-type, het langzaamst in het „mor”-type, terwijl in het zure „mull”-type de snelheid van verdwijnen tussen de beide vorigen ligt. Het verschil in aantastings-snelheid in de extreme typen kalkrijke „mull” en „mor” is bij els het kleinst. Dat wil zeggen dat in het „mor”-type de aantasting van het als voedsel meest gunstige strooisel relatief sneller verloopt dan de aantasting van de andere strooiseelsoorten. Het grootst is dit verschil bij populier en eik, wat geheel in overeenstemming is met de geringe aantrekkelijkheid van strooisel van laatstgenoemde houtsoort als voedsel. Uit de figuren is af te lezen dat, wanneer van deze twee strooiseelsoorten in het „mor”-type pas 50% is verdwenen, in de kalkrijke „mull” nog slechts minder dan 10% over is. De hier gevonden volgorde van aantastings-snelheden in de verschillende typen komt goed overeen met de dichtheidsverschillen van de macro-bodemfauna in deze typen.

Hoewel deze proeven als basis voor een vergelijking van de activiteiten van de bodemfauna in de onderscheiden typen hun nut hebben, mag het verloop van de aantasting, zoals dit eruit naar voren komt, niet gelijk worden gesteld aan het verloop van de aantasting van het strooisel in natuurlijke omstandigheden. In voorjaar en zomer is het strooisel onder de boardplaatjes minder aan uitdroging blootgesteld, waardoor het gedurende deze tijd een sterkere aantasting door dieren ondergaat dan het natuurlijk liggende strooisel. Periodieke wegingen van het strooiseledek hebben duidelijk gemaakt, dat de afbraak van het strooisel gedurende de maanden januari tot en met april aanzienlijk groter was dan de afbraak in de volgende vier maanden. In deze proeven werd het berke- en eikestrooisel van mei tot augustus in gelijke of zelfs sterkere mate aangetast dan in de vier voorafgegane maanden.



Het verband tussen bodemtype en -fauna

Bij het zoeken naar een verband tussen bodemtype en bodemlevensgemeenschap stelt men wel de vraag wat primair is: het bodemtype, dat als zodanig een meer of minder geschikt milieu vormt voor de bodemlevensgemeenschap of deze levensgemeenschap, die door zijn levensverrichtingen het bodemtype zijn karakteristieke eigenschappen geeft. Het is echter wel duidelijk dat bodem en levensgemeenschap niet los van elkaar kunnen worden beschouwd. Levensgemeenschap en milieu vormen een eenheid van hogere orde, die als ecosysteem of holocön wordt aangeduid; beide beïnvloeden elkaar wederkerig met als effect, een langzaam

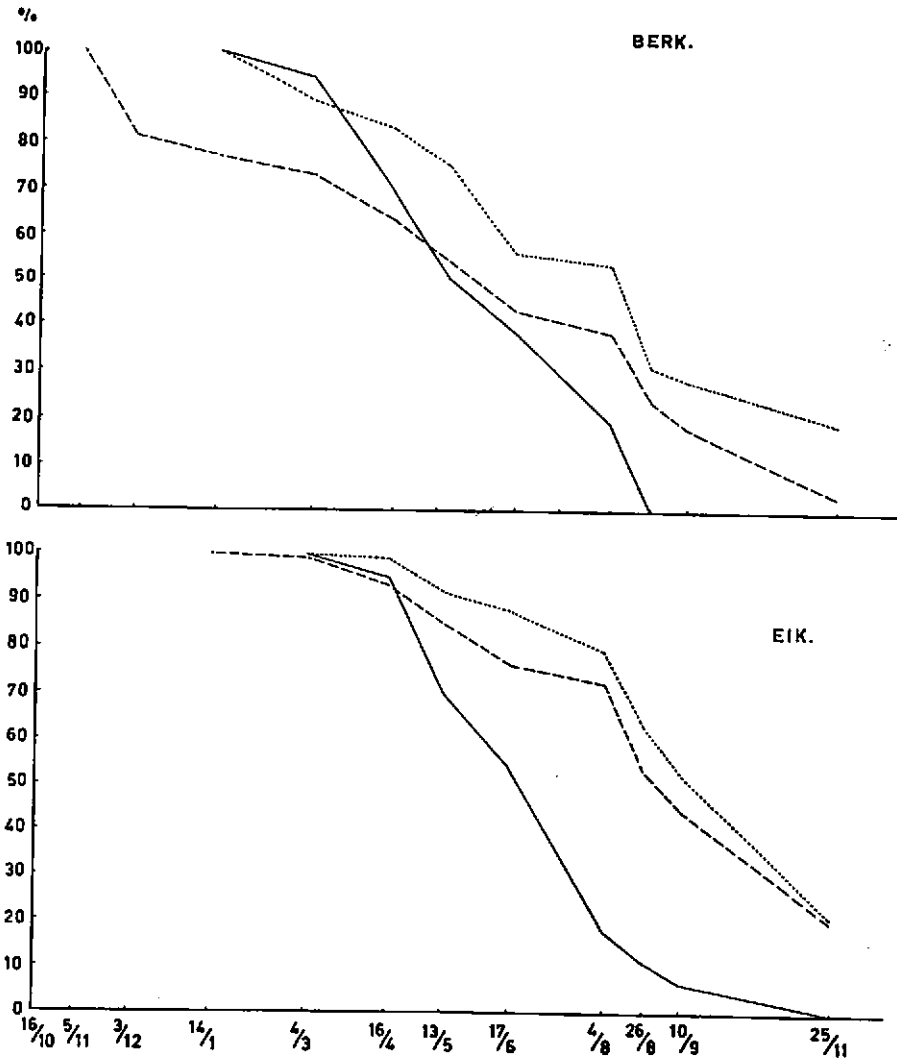


Fig. 7. Verloop van de aantasting door bodemdieren van het strooisel van els, populier, berk en eik in de drie bostypen.
Animal attack of litter of alder (els), poplar (populier), birch (berk) and oak (eik) in the three forest types.

voortschrijdende ontwikkeling, zowel van het milieu als van de levensgemeenschap.

Zoals reeds werd opgemerkt, heeft in het proefterrein de vegetatie zich vermoedelijk zonder noemenswaardige menselijke beïnvloeding ontwikkeld. De verschillen in de vegetatie moeten dan worden toegeschreven aan primair aanwezige verschillen, waarvan die in grondwaterstand en kalkgehalte wellicht de voornaamste zijn. De verschillen in vegetatie hebben weer verschillen in samenstelling van het strooisel en microklimatologische verschillen tot gevolg.

miljoenpoten en muizen) en de mechanische afbraak door de strooisel-elende soorten, heeft verkleining van het organische materiaal en vermenging ervan met de ondergrond, in zo sterke mate plaats, dat onder normale omstandigheden bij het begin van de zomer de strooisellaag vrijwel is verdwenen. Deze verkleining en vermenging van het strooisel schept weer omstandigheden, die tezamen met de gunstige watervoorziening en het hoge kalkgehalte het microbiologische leven (voornamelijk bacteriën en actinomyceten) in de grond stimuleren. Dit komt niet alleen tot uitdrukking in de aantallen van deze organismen, maar ook in de snelheid van aantasting van ingebracht organisch materiaal en in de koolzuurproductie, in het vrijkomen van voedingszouten en in het type humus dat wordt gevormd. De humus die hier ontstaat ligt als een colloïdale film om de minerale deeltjes en verbindt deze tot kruimels. Het aldus ontstane bodemtype werd als kalkrijke „mull” aangeduid.

Het hoger gelegen deel, waar bijna uitsluitend eiken voorkomen en de ondergroei heel schaars is, laat een geheel andere ontwikkeling zien. De aanzienlijk armere bodemfauna die zich onder deze omstandigheden ontwikkelt, draagt als geheel in trager tempo bij tot de mechanische afbraak van het strooisel, terwyl door het ontbreken van de in dit opzicht meest actieve groepen (regwormen en muizen) van een menging met de ondergrond in het geheel geen sprake is.

Toch bleek onder voor dierlijke aantasting gunstige weersomstandigheden, waarvan een vochtige zomer wel de voornaamste is, bij het begin van de herfst een hoeveelheid strooisel, overeenkomend met de produktie van een jaar, afgebroken te kunnen zijn. In minder gunstige jaren heeft echter een geringere afbraak plaats, waardoor een accumulatie van strooisel plaats heeft. Het achterwege blijven van menging met de ondergrond heeft tot gevolg dat het ten dele afgebroken materiaal als een dek op de minerale grond blijft liggen. Hierin komen micro-arthropoden (bacteriën en springstaarten) in veel mindere mate. De grote aantallen mijten en springstaarten tasten vooral het overjarige strooisel aan, hun excrementen worden echter slechts zeer langzaam afgebroken. De eveneens zeer talrijke schimmels leggen in vergelijking tot bacteriën veel meer koolstof in hun lichaamssubstantie vast, waardoor de koolstofmineralisatie langzamer verloopt. De bij dit afbraakproces gevormde humus is van geheel andere aard dan het bovengenoemde type. Hij komt voor in zwarte, hoekige, kleine elementen, die vaak tot agglomeraten verenigd en mechanisch vrij stabiel zijn. Door uitspoeling worden zij in de ondergrond gebracht, waar ze tot op vrij grote diepte worden waargenomen. Dit bodemtype voldoet in alle opzichten aan de door Müller omschreven kenmerken voor een „mor”.

Het met eiken en berken begroeide deel tenslotte, neemt een overgangsplaat in. De fauna heeft er zich door de eenzijdiger bodembegroeiing, de daardoor minder gevarieerde strooisellaag en het ontbreken van kalk in de bovengrond minder rijk ontwikkeld dan in kalkrijke „mull”. De in vergelijking tot de „mor” lagere ligging ten opzichte van de grondwaterstand en de rijkere begroeiing, zijn waarschijnlijk de oorzaak van een betere ontwikkeling van de bodemfauna, dan in dat type. Evenals de samenstelling van de strooiselfauna neemt in dit deel op de snelheid van de strooiselafbraak een tussenplaats in: de bladlaag verdwijnt nooit

geheel en eronder bevindt zich altijd een fragmentlaag. Tot de vorming van een humuslaag komt het hier echter niet, omdat een menging met de ondergrond, dank zij de aanwezigheid van een hoewel geringer aantal wormen en muizen, toch in zekere mate plaats heeft. Vanwege de hoge zuurgraad werd dit type aangeduid als zure „mull”. Ook de aard van de humusdeeltjes is intermediair: de structuur der humus-aggregaatjes is lossier en de kleur is lichter dan in het „mor”-type, terwijl soms om de minerale deeltjes een laagje van colloïdale humusdeeltjes voorkomt.

Het is duidelijk dat de bovengenoemde verschillen slechts ten dele zijn toe te schrijven aan de bodemfauna. De verschillende vormen waarin de humus voorkomt is vooral het effect van de activiteit van microorganismen. Het is echter zeer duidelijk dat deze microbiologische activiteit in hoge mate wordt bepaald door de eraan voorafgegangene macrobiologische activiteit.

Literatuur:

Drift, J. van der en M. Witkamp. The significance of the breakdown of oak litter by *Enocyla pusilla* Burm. Arch. Néerl. Zool. 13 (4) 1960 (486—492).

Witkamp, M. Seasonal fluctuations of the fungusflora in mull and mor of an oak forest. Inst. toegepast biol. onderz. natuur 46, 1960 (51 blz.).

Minderman, G. Mull and mor (Müller-Hesselman) in relation to the soil waterregime of a forest. Plant and Soil 13 (1) 1960 (1—27).

Enkele recente publicaties, die met betrekking tot dit onderwerp van belang zijn:

Birch, L. C. and C. P. Clark. Forest soil as an ecological community with special reference to the fauna. Quart. Rev. Biol. 28 (1) 1953 (13—36).

Murphy, P. W. The biology of forest soils with special reference to the mesofauna or meiofauna. J. Soil. Sci. 4 (2) 1953 (155—193).

Nef, L. Etat actuel des connaissances sur le rôle des animaux dans la décomposition des litières de forêts. Agricultura 5, 2e serie (3) 1957 (246—316).

Soil Zoology. Proc. Univ. Nottingham. Second Easter School in Agr. Sci., 1955. Ed. D. K. Kevan, London, Butterworth's Scientific Publ.