

Natuur.focus

Afgiftekantoor
9099 Gent X
P209602

Toelating – gesloten verpakking

Retouradres: Natuurpunt,
Coxiestraat 11,
2800 Mechelen

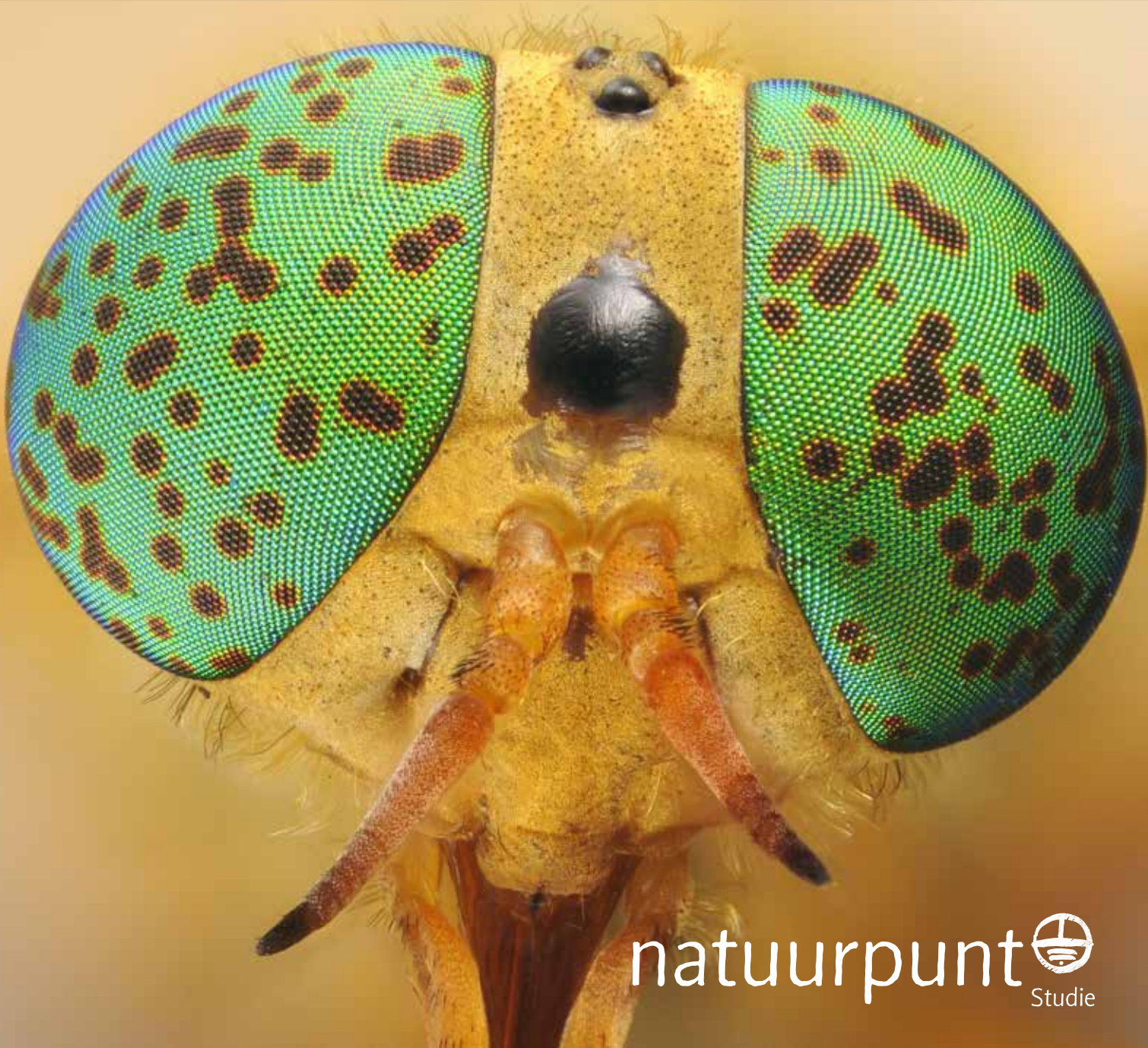
VLAAMS DRIEMAANDELIJKS TIJDSCHRIFT OVER NATUURSTUDIE & -BEHEER – JUNI 2013 – JAARGANG 12 – NUMMER 2
VERSCHIJNT IN MAART, JUNI, SEPTEMBER EN DECEMBER



**60 jaar natuurreservaten
in Vlaanderen**

Heivlinders op de helling

**Oerkreeftjes duiken
opnieuw op in België**



natuurpunt 
Studie

Focus op biogeochemie - deel 3

Sleutelrol voor half-parasieten in de biogeochemie van soortenrijke graslanden

Andreas Demey, Els Ameloot, An De Schrijver, Jeroen Staelens, Martin Hermy, Pascal Boeckx & Kris Verheyen

Het wereldrecord 'soortenrijkdom van planten' vinden we in tropisch regenwoud. Dat in Ecuador bevat 942 plantensoorten per hectare! Maar wist je ook dat op kleinere schaal (< 50 m²) het wereldrecord te vinden is in de gematigde streken, in nutriëntarme graslanden onder maai- of begrazingsbeheer? In Roemeense kalkgraslanden staan wel 98 soorten op 10 m² (Wilson et al. 2012). Deze soortenrijke graslanden hebben zich ontwikkeld onder invloed van eeuwenlang traditioneel beheer, maar kwamen de voorbije decennia sterk onder druk te staan door intensivering van het beheer (gebruik van kunst- en drijfmest, toepassing van herbiciden en drainage), veranderingen in landgebruik (stopzetten van beheer, omvorming naar akkerland of woongebied) en verzurende en vermestende deposities (zie eerste en volgende artikel in deze reeks). Sinds de jaren '90 van de vorige eeuw is er een stijgende belangstelling voor het herstel van deze waardevolle habitats (bv. Habitatrichtlijn, 1992). Inzicht in de biotische en biogeochemische factoren die de plantendiversiteit sturen is dan ook essentieel voor het beheer en herstel van graslanden. In dit artikel lichten we het belang van de halfparasieten Grote ratelaar en Heidekartelblad toe als sleutelsoorten in het behoud en herstel van soortenrijke graslanden.



Hooiland met Grote ratelaar in de Latemse meersen (foto: Vilda/Yves Adams)

Halfparasitaire planten?

Net zoals andere groene planten kunnen halfparasitaire planten licht gebruiken als energiebron (fotosynthese). Voor de opname van water en opgeloste mineralen en deels ook koolstof (C) zijn ze echter afhankelijk van gastheerplanten. Ze tappen de sapstroom van hun gastheren af door middel van speciale orgaantjes, de zogenaamde haustoria. Halfparasitaire planten zijn in alle biomen aanwezig. Enkele voorbeelden zijn Maretak *Viscum album* in de kruinen van vooral appelbomen en populieren, het geslacht *Striga* dat grote schade aanricht op maïsackers in Afrika en *Bartsia alpina*, een soort uit de toendra. Hier hebben we het over wortelhalfparasieten (de haustoria bevinden zich ondergronds) die kunnen parasiteren op een groot aantal gastheren (generalisten). Enkele halfparasieten die we in onze soortenrijke graslanden kunnen terugvinden zijn Kleine ratelaar *Rhinanthus minor*, Grote ratelaar *R. angustifolius*, Stijve ogentroost *Euphrasia stricta*, Rode ogentroost *Odontites verna*, Moeraskartelblad *Pedicularis palustris* en Heidekartelblad *P. sylvestris*.

Halfparasitaire planten als sleutelsoorten

Recent is aangetoond dat de invloed die halfparasitaire planten uitoefenen op de soortensamenstelling en diversiteit in graslanden niet alleen het gevolg is van parasitisme, maar ook van de nutriëntentoevoer via hun strooisel (Figuur 1). Het is al langer gekend dat het onttrekken van water en mineralen door de halfparasieten gastheersoorten onderdrukt ten voordele van niet-gastheersoorten (parasitair traject, zie Ameloot et al. 2005 voor een meta-analyse). Het effect op de plantengemeenschap hangt af van de gastheervoorkeur van de parasiet. Over het algemeen zien we een sterke afname van grassen ten voordele van kruidachtigen. Doordat halfparasitaire planten inefficiënt omspringen met de nutriënten die ze onttrekken aan hun gastheren, daalt ook de totale biomassa van de plantengemeenschap, waardoor vegetaties ijler worden. In de ijlere vegetatie is meer licht beschikbaar, waardoor minder competitieve soorten (kleine grassen en kruidachtigen) een kans krijgen en zaailingen van nieuwe soorten zich

gemakkelijker kunnen vestigen. Dit kan je vergelijken met het effect van nutriëntenafvoer via maaien of begrazen. Om die reden wordt het inzaaien van ratelaar *Rhinanthus* spp. naar voor geschoven als mogelijke beheermaatregel bij het herstel van soortenrijke graslanden (Pywell et al. 2004, Ameloot 2007).

Recent werd echter duidelijk dat halfparasitaire planten de vegetatiestructuur en soortensamenstelling ook kunnen beïnvloeden via de productie van nutriëntenrijk strooisel (strooiseltraject). De snelle afbraak van dit strooisel kan de hoeveelheid plantopneembare nutriënten in de bodem verhogen (Ameloot et al. 2008), met een positief effect op de totale biomassa. De positieve feedback van halfparasitair strooisel op de totale biomassa kan dus deels de afname in biomassa door parasitisme compenseren. Zo verhoogde het strooisel van Kleine ratelaar de totale biomassa in kunstmatig nagebouwde graslandgemeenschappen met 10%, wat deels de afname in biomassa door parasitisme (-26%) compenseerde (Fisher et al. 2013).

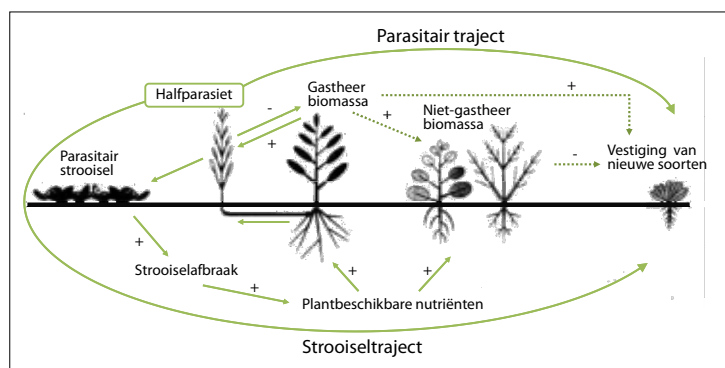
Het netto-effect op de biomassa hangt af van het relatieve belang van beide trajecten. Het strooiseltraject wordt verwacht aan belang te winnen naarmate de nutriëntenstatus en de productiviteit van het vegetatietype lager is. In productievere vegetaties verwachten we dat het strooiseltraject ondergeschikt is aan het parasitair traject, omdat nutriënten de plantengroei minder limiteren.

Studie van Grote ratelaar en Heidekartelblad

We kozen Grote ratelaar en Heidekartelblad, beiden behoren tot de bremraapfamilie (Orobanchaceae), als studiesoorten omdat ze voorkomen in sterk contrasterende plantengemeenschappen (Figuur 2). Grote ratelaar groeit in matig voedselrijke graslanden (Molinio-Arrhenatheretea), terwijl Heidekartelblad gedijt in heischraal grasland (Nardetea). We onderzochten drie ratelaarsites (Achter Schoonhoven in Aarschot, Doode Bemde in Sint-Joris-Weert en Papendel in Begijnendijk) en drie kartelbladsites (Hooiput in Aarendonk, Langdonken in Herselt en Walenbos in Tielt-Winge). Op die zes locaties bestudeerden we het strooiseltraject via het toedienen van strooisel van Grote ratelaar of Heidekartelblad. Het netto-effect, de som van het strooiseltraject en het parasitair traject, werd bestudeerd in een drie jaar durend wiedenexperiment waarin we zes plots per locatie parasieten-vrij hielden en vergeleken met nog geparasiteerde plots. Omdat Grote ratelaar en Heidekartelblad vaak vleksgewijs voorkomen in de vegetatie, werden de plots geplaatst in zones met hoge bedekking. Bovendien werden de plots zo gekozen dat de soortensamenstelling gelijkaardig was.

Strooiseltraject

Grote ratelaar is eenjarig, bloeit in juni en laat daarna zijn blaadjes vallen. Wanneer in juli gemaaid wordt, worden enkel de dorre ratelaarsstengels met het maaisel afgevoerd. De nutriëntenrijke blaadjes blijven ter plaatse en breken af, waardoor de nutriënten in het strooisel terug beschikbaar worden voor de vegetatie (zie Box 1). Grassen en vlinderbloemigen (bv. klaver) zijn over het algemeen goede gastheersoorten. Heidekartelblad is tweejarig en produceert het eerste jaar enkel een rozet waarvan de bladeren in de winter afvallen. In het tweede jaar schiet Heidekartelblad terug uit vanuit de



Figuur 1. De directe en indirecte effecten van halfparasitaire planten op de structuur en samenstelling van de vegetatie. Directe en indirecte effecten zijn voorgesteld door respectievelijk volle en gestreepte pijlen. **Parasitair traject:** parasitisme vermindert de gastheerbiomassa, wat op zijn beurt leidt tot een toename in de biomassa van niet-gastheersoorten. De vestiging van nieuwe soorten kan gestimuleerd worden als de afname van gastheerbiomassa groter is dan de toename van de biomassa van niet-gastheren, of door het ontstaan van gaten in de vegetatie na het afsterven van de parasiet. **Strooiseltraject:** snel afbreekbaar strooisel van halfparasieten kan de hoeveelheid plantopneembare nutriënten in de bodem verhogen. Dit bevordert de groei van zowel gastheren als niet-gastheersoorten. (Figuur samengesteld op basis van Press et al. 1999 en Spasojevic & Suding 2011)



Figuur 2. Matig voedselrijk dottergrasland met Grote ratelaar in de Doode Bemde in Sint-Joris-Weert (boven) en voedselarm heischraal grasland met Heidekartelblad in de Hooiput in Arendonk (onder).

Box 1: Afbraak van organisch materiaal

Na fysieke verkleining (fragmentatie) van het strooisel door bodemdieren zoals miljoenpotten, pissebedden en regenwormen wordt het verkruimelde organische materiaal omgezet naar plantopneembare minerale nutriënten (mineralisatie) door schimmels en bacteriën. Het organisch materiaal dat niet of zeer moeilijk kan worden afgebroken vormt stabiele, zwarte humus. In het geval van stikstof (N) wordt door mineralisatie eerst ammonium gevormd dat door nitrificatie verder kan worden omgezet naar nitraat. Ammonium en nitraat zijn de belangrijkste plantopneembare bronnen van stikstof. Nitraat is veel mobieler in de bodem dan ammonium, waardoor het gemakkelijk uitspoelt en in het grondwater terechtkomt.



Zakjes van nylongaas gevuld met strooisel van Heidekartelblad in het veld om na te gaan hoe snel het strooisel afbreekt (gewichtsafname) en hoeveel stikstof er wordt vrijgegeven.

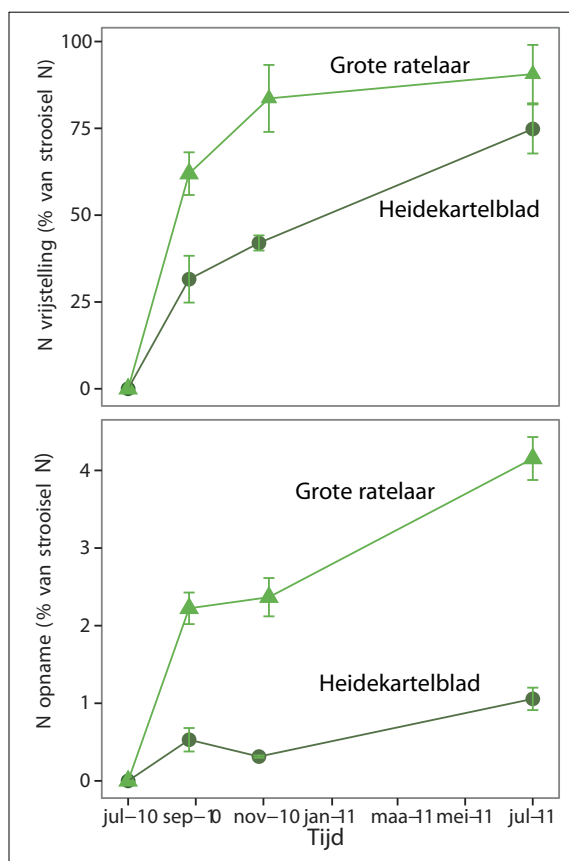
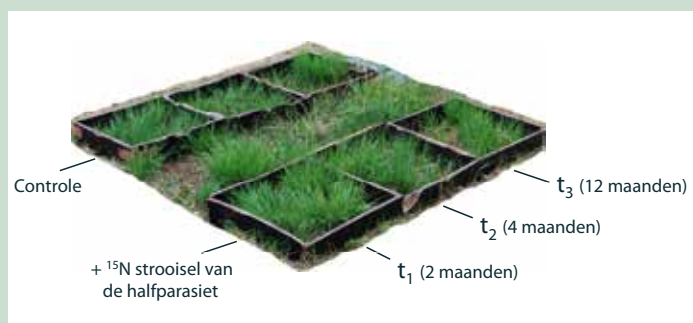
penwortel en bloeit eind mei. De plant sterft af in juli, wanneer de zaden rijp zijn. Door zijn lage groeivorm met verschillende liggende takken, wordt via het maaisel enkel het bovenste deel van de plant afgevoerd (ongeveer 20%). De rest blijft ter plaatse en breekt eveneens af. Over de gastheervoorkeur van Heidekartelblad is weinig geweten.

Het bladstrooisel van Grote ratelaar breekt veel sneller af dan het strooisel van Heidekartelblad (Demey et al. 2013a). Na acht maanden blijft minder dan 5% van het ratelaarstrooisel over, voor Heidekartelblad is dat ruim 40%. Dit is vooral te wijten aan de takjes en zaaddoosjes van Heidekartelblad die veel lignine (houtstof) bevatten, een zeer moeilijk afbreekbare stof. De totale hoeveelheid stikstof (N) die na acht maanden uit het strooisel wordt vrijgesteld is vergelijkbaar voor beide soorten (0,4 g N/m²). Dit komt overeen met 9% en 19% van de N afgevoerd door het maaibeheer in respectievelijk ratelaar- en kartelbladsites. Dit suggereert dat Heidekartelblad, via zijn strooisel, een grotere impact heeft op de N-beschikbaarheid dan Grote ratelaar. Dit wordt echter tegengesproken door het lage percentage van de strooisel-N dat uiteindelijk terug door de vegetatie wordt opgenomen (zie Box 2 voor methode) in kartelbladsites in vergelijking met ratelaarsites (Demey et al. 2013b) (Figuur 3). Een mogelijke verklaring is dat een veel groter deel van de N die uit het strooisel vrijkomt, vastgehouden wordt door schimmels en bacteriën in de bodem van het heischraal grasland, en dus niet meer plantopneembaar is. Zulke sterke N-immobilisatie is enigszins in tegenspraak met de aanwijzing dat naast N ook fosfor (P) de plantengroei limiteert in het heischraal grasland (Figuur 4, Güsewell 2004). Een alternatieve verklaring is dat in heischraal grasland minder N wordt opgenomen door de vegetatie (ook al is het beschikbaar), omwille van P-limitatie. Het aandeel van de N-inhoud van de totale vegetatie dat afkomstig is uit het halfparasitaire strooisel is laag (< 1%), maar er zijn grote verschillen tussen individuele soorten in de plantengemeenschap (tot 6%, zie Figuur 5). Dit kan ervoor

Box 2: Stikstof-15 tracer

Chemische elementen onderscheiden zich van elkaar door het aantal protonen dat een atoom bevat. Hetzelfde chemisch element kan van nature wel een verschillend aantal neutronen hebben, waardoor de massa van het atoom licht verschilt. Dit noemen we isotopen. In tegenstelling tot radio-isotopen zijn stabiele isotopen niet radio-actief en dus ongevaarlijk. Stikstof (7 protonen) komt in de natuur voor als 99.6% ^{14}N (7 neutronen) en 0.4% ^{15}N (8 neutronen).

Door het toedienen van stikstof met een hoger aandeel ^{15}N , kunnen we de bewegingen van het element volgen in het ecosysteem. We hebben op drie momenten in het voorjaar een ^{15}N -aangereikte oplossing gespreoid over groeiende plantjes van Grote ratelaar en Heidekartelblad in het veld. Wanneer deze volgroeid waren, werden ze verzameld en werden ratelaarblaadjes (40-80 g/m²) en kartelbladplantjes (100-160 g/m²) toegediend aan enkele andere proefvlakjes in het veld. De toegediende hoeveelheid strooisel was ruim dubbel zo hoog als onder natuurlijke omstandigheden. Nadien werd de vegetatie bemonsterd om na te gaan hoeveel ^{15}N opgenomen werd door elke individuele soort.



Figuur 3. Vrijstelling van stikstof (N) uit strooisel (boven) en opname door de vegetatie (onder) na toedienen van ^{15}N -gemerkt strooisel van Grote ratelaar en Heidekartelblad.

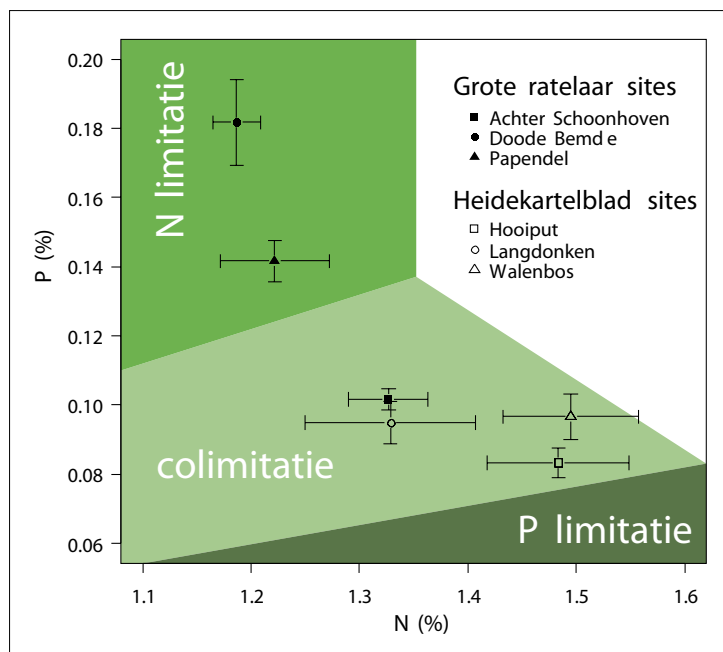
zorgen dat halfparasieten op lange termijn een invloed hebben op de soortensamenstelling via hun strooisel. Voor gras- en kruidachtigen (zonder vlinderbloemigen) vonden we dat vooral soorten met een snelle groeistrategie (hoge verhouding bladoppervlakte/massa, hoge nutriëntenconcentraties in de bladeren) relatief gezien meer N uit het halfparasitaire strooisel opnamen. Dit kan verklaard worden doordat snel groeiende soorten ook sneller reageren (nieuwe wortelgroei, hogere opnamesnelheid) wanneer de nutriëntenbeschikbaarheid vrij plots verhoogt door het snel afbreekbaar halfparasitaire strooisel. Voorbeelden van soorten met een snelle groeistrategie uit de ratelaarsites zijn Gestreepte witbol *Holcus lanatus*, Grasmuur *Stellaria graminea*, Gewoon reukgras *Anthoxanthum odoratum*, Veldzuring *Rumex acetosa* en Echte koekoeksbloem *Lychnis flos-cuculi*. Aan het andere uiterste vinden we soorten zoals Veldrus *Juncus acutiflorus* en Lidrus *Equisetum palustre*, die trager groeien en veel conservatiever omspringen met nutriënten.

Netto-effecten op de vegetatie

In een driejarig wiedenexperiment (Figuur 6) onderzochten we het effect van Grote ratelaar en Heidekartelblad op de bovengrondse biomassa (Demey et al. 2013a). In de helft van de plots werd de halfparasiet verwijderd (0), de andere helft diende als geparasiteerde controle (P). In het najaar van het tweede jaar (2010) zaaiden we in de helft van de gewiede en niet-gewiede plots een tiental 'doelsoorten' in (+s), om te kijken wat het effect van de halfparasieten op de vestigingskansen van deze soorten waren.

We vonden dat één jaar na het verwijderen van Grote ratelaar (2010) de totale bovengrondse biomassa significant hoger was (+24%) dan in niet-gewiede plots, hoofdzakelijk door een toename van de grasachtigen (+47%). Ook de kruidachtige biomassa nam toe (+20%). Na wieden van Heidekartelblad nam de totale biomassa (+16%) en de biomassa van grasachtigen (+19%) en dwergstruiken (+20%) eveneens toe, maar dit was statistisch niet significant. Deze resultaten geven aan dat de verhoging van de productiviteit door ratelaar- en kartelbladstrooisel ondergeschikt is aan de sterke vermindering in biomassa-productie door parasitisme. Dit rijmt met de relatief lage percentages N die de vegetatie opneemt uit het halfparasitaire strooisel (zie strooiseltraject).

We onderzochten ook welke soorten het beter of net minder goed deden na het verwijderen van Grote ratelaar en Heidekartelblad (Figuur 7) (Demey 2013). Soorten die een positief wiedeffect vertonen, werden voordien onderdrukt door de parasiet; het waren dus goede gastheren. Soorten die een negatief wiedeffect vertonen, worden dan weer onderdrukt door de toename van die goede gastheren. Dit kunnen we verklaren doordat de totale biomassa toeneemt en de beschikbaarheid van licht afneemt. Dit was het geval na het verwijderen van Grote ratelaar. Dit leidde tot een significante toename van russen, voornamelijk Veldrus en Wilde bertram *Achillea ptarmica*, maar ook Vogelwikke *Vicia cracca*, Kruiden- de boterbloem *Ranunculus repens* en Knoopkruid *Centaurea jacea* deden het beter. Daarentegen was er een beduidende afname in de abundantie van Veldzuring en Gevlekte orchis *Dactylorhiza maculata*, en gingen ook Echte koekoeksbloem en Lidrus erop achteruit. Het verwijderen van Heidekartelblad had een positief effect op Gewone dophei *Erica tetralix* en russen (voornamelijk Veldrus), maar dat was niet ten koste van



Figuur 4. Het percentage stikstof (N) en fosfor (P) in de vegetatie geeft een indicatie van welk nutriënt (of beide) de plantengroei limiteert (volgens Güsewell 2004). Heischrale graslanden zijn co-gelimeerd door N en P, terwijl dottergrasland als dat in de Dooie Bemde gelimeerd is door N. Er werd geen indicatie gevonden voor kalium (K) limitatie.

andere soorten. In deze ijle vegetatie (heischraal grasland) blijft er ook na de (beperkte) toename in totale biomassa voldoende licht beschikbaar. De plantengroei is hier eerder gelimeerd door de beschikbaarheid van nutriënten dan wel door licht.

Grassen (Poaceae) zijn over het algemeen goede gastheren voor halfparasieten (zie bv. het lange-termijnexperiment in Ameloot et al. 2006). In tegenstelling tot heel wat kruidachtigen kunnen grassen zich moeilijk verdedigen. Een efficiënt verdedigingsmechanisme in bijvoorbeeld Margriet *Leucanthemum vulgare* en Smalle weegbree *Plantago lanceolata* is de vorming van een laagje lignine (houtstof) rond het penetrerende weefsel van de parasiet. Sommige grassen kunnen dat ook, maar hun lignine heeft een minder complexe chemische structuur waardoor de afweer minder effectief is. Smalle weegbree kan zich bijkomend verweren door celfragmentatie: cellen rondom de binnendringende parasiet sterven af (Cameron et al. 2006). Dit blijkt echter niet uit onze data, waar grassen als groep vrij onverschillig zijn voor parasitisme (Figuur 7). Wel vonden we duidelijke verschillen in de individuele respons van grassen. Struisgrassen *Agrostis canina* en *A. stolonifera* bleken betere gastheren dan Reukgras, Gestreepte witbol en Pijpenstrootje *Molinia caerulea*. Van de russen *Juncaceae* was Veldrus een betere gastheer dan Veelbloemige veldbies *Luzula multiflora*.

Waarom bepaalde soorten kwetsbaarder zijn voor parasitisme dan andere soorten blijkt dus complexer dan verschillen in verdedigingsmechanismen tussen groeivormen. Een mogelijke nieuwe verklaring vonden we in vegetatieve groeistrategieën. Planten die zich vegetatief verbreiden via bovengrondse uitlopers (stolonen) of wortelstokken (rhizomen) vormen een netwerk van met elkaar verbonden klonale 'individuen'. Wanneer de parasiet een van deze individuen infecteert, heeft hij toegang tot het volledige netwerk, waardoor deze planten veel kwetsbaarder zijn. De soorten die het beter deden na het verwijderen van de halfparasieten vormden inderdaad

meestal stolonen of rhizomen, terwijl de soorten die het slechter deden er geen vormden (Figuur 7).

We keken ook naar het effect van het verwijderen van Grote ratelaar en Heidekartelblad op de kieming en vestiging van zaailingen (+s in Figuur 6). Deze doelsoorten zijn kenmerkend voor het type grasland, maar waren (meestal) nog niet in de proefvlakken aanwezig. Voor de ratelaarsites waren dit Moerasrolklaver *Lotus uliginosus*, Scherpe boterbloem *Ranunculus acris*, Echte koekoeksbloem, Blauwe knoop *Succisa pratensis*, Gewone berenklauw *Heracleum sphondylium*, Madeliefje *Bellis perennis*, Grote kattenstaart *Lythrum salicaria*, Wolfspoot *Lycopus europaeus*, Koninginnenkruid *Eupatorium cannabinum* en Echte valeriana *Valeriana repens*. Voor de kartelbladsites waren dit Moerasrolklaver, Blauwe knoop, Tormantil *Potentilla erecta*, Gewone dophei, Duizendblad *Achillea millefolium*, Schermhavikskruid *Hieracium umbellatum*, Muizenoor *Hieracium pilosella*, Smalle weegbree en Gewoon biggenkruid *Hy-pochaeris radicata*.

Slechts de helft van de ingezaaide soorten (ingezaaid in november 2010) kiemde in de loop van 2011. Het wieden van Grote ratelaar had een negatief effect op het aantal zaailingen van Echte koekoeksbloem en Blauwe knoop. Ook het wieden van Heidekartelblad had een negatief effect op het aantal zaailingen van Blauwe knoop en Schermhavikskruid/Muizenoor (welke als zaailing niet van elkaar te onderscheiden waren). Dat minder zaailingen zich konden vestigen wanneer de halfparasieten niet aanwezig waren, is wellicht te wijten aan de dichtere vegetatie waardoor minder licht tot op de bodem doordringt.

Halfparasieten en herstel van soortenrijke graslanden

Het inzaaien van ratelaarsorten zou overwogen kunnen worden om het herstel naar soortenrijke, matig voedselrijke graslanden, na het stopzetten van bemesting, te versnellen (Pywell et al. 2004, Ameloot et al. 2007). De dominantie van grassen wordt gebroken en het aantal kruidachtigen neemt toe, wat leidt tot meer bloemrijke hooilanden. Een belangrijke voorwaarde is wel dat de productiviteit van het grasland al sterk is afgenomen. Een grasland dat pas uit landbouwgebruik genomen wordt, kan nog heel productief zijn (>10 ton per ha per jaar), maar ratelaar kan zich enkel vestigen wanneer de bovengrondse biomassa lager is dan circa 6 ton per ha (Ameloot et al. 2006). Ook een grasland dat zich in de 'witbolfase' (6-8 ton per ha per jaar) bevindt, een typische fase in het verschrallingsbeheer, is dus nog te productief. Tenzij er (onrealistisch) hoge zaaaidichtheden gebruikt worden, zal met behulp van ratelaar de dominantie van Gestreepte witbol niet verbroken worden (Ameloot 2007). Bovendien is Gestreepte witbol een minder geschikte gastheer (zie hoger).

Bovenstaande maakt duidelijk dat om ratelaar succesvol te kunnen introduceren de voedselrijkdom in de bodem eerst sterk moet teruggeschroefd worden, maar te schraal is ook niet goed. Bovendien is ratelaar erg gevoelig aan voorjaarsdroogte, waardoor introductie in te droge percelen geen optie is. Om de voedselrijkdom (de biobeschikbare N- en P-concentraties) van de bodem te verlagen kan een frequent maaibeheer (≥ 3 sneden per jaar) worden ingesteld tot de productiviteit onder de 6 ton per ha per jaar is gezakt. Een knelpunt voor de P-verschralling via een klassiek maaibeheer is dat de stikstofvoorziening snel een beperkende factor wordt voor de



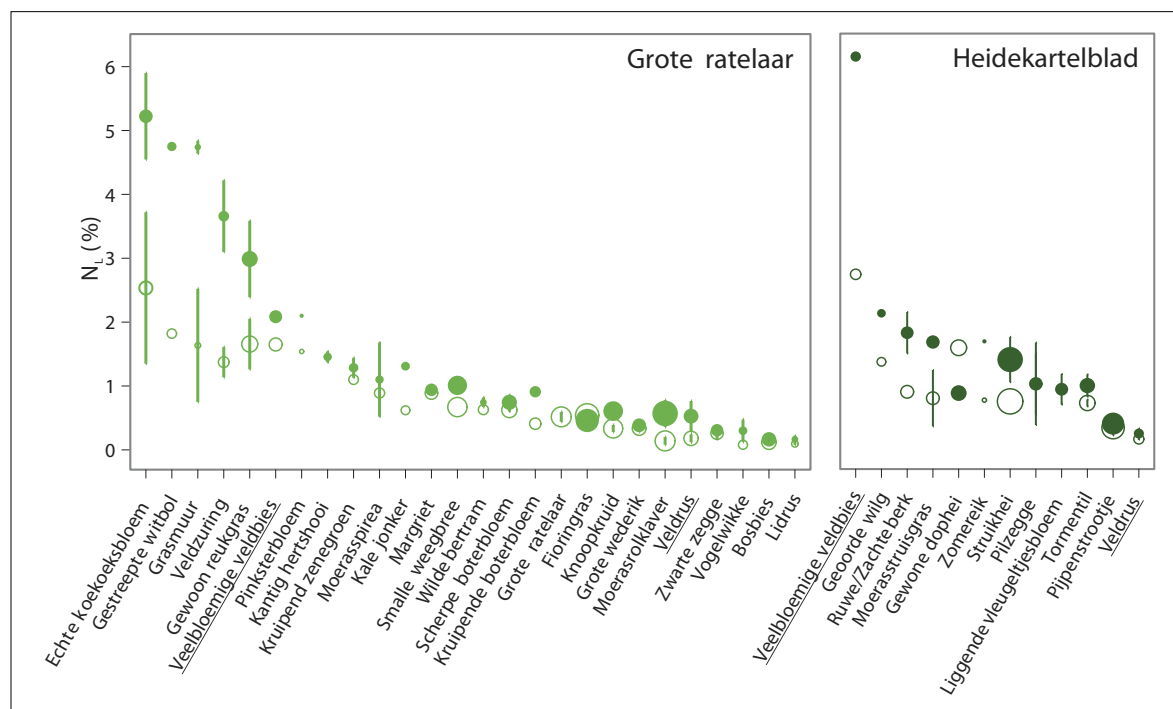
Heidekartelblad (foto: Vilda/Jeroen Mentens)



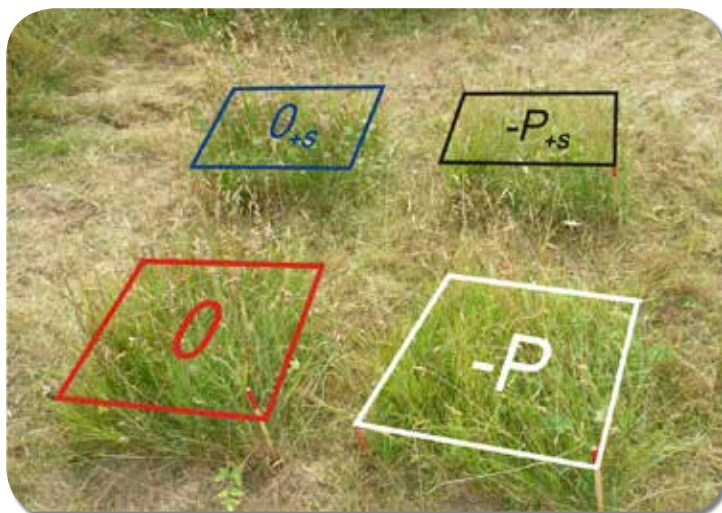
Grote ratelaar (foto: Vilda/Lars Soerink)

biomassaproductie, waardoor de in maaisneden afgevoerde hoeveelheden P sterk afnemen na een paar jaar. Uitmijnen kan, als overgangsmaatregel tussen landbouw en natuur, hiervoor een oplossing bieden. Door een aangepaste bemesting van N en K en door een regeling van de bodem-pH door bekalking kan de biomassaproductie, en dus ook de P-afvoer, langer hoog gehouden worden dan bij een klassiek maai-beheer. Het klinkt contradictorisch, maar door gerichte bemesting kan verschralling van de bodem dus een duwtje in de rug

krijgen. In een van de volgende artikels in deze reeks wordt deze verschrallingstechniek uitgebreid toegelicht. Pas wanneer de biomassaproductie sterk is afgenomen kan overwogen worden om ratelaar in te zaaien. Er wordt dan best niet gemaaid vooraleer het zaad van ratelaar rijp is (half juli). Gezien het geringe effect van ratelaarstrooisel op de N-opname door de vegetatie, hoeven we niet te vrezen dat de introductie van ratelaar het verschrallingsbeheer zal tegenwerken. Door de lagere biomassaproductie zal inderdaad wat minder



Figuur 5. Percentage stikstof (N) dat elke soort uit het halfparasitaire ratelaar- en kartelbladstrooisel heeft opgenomen in de herfst (volle cirkels) en de volgende zomer (lege cirkels) na strooiseltoediening (1 juli 2010). De grootte van de cirkels geeft de gemiddelde bedekking van de soorten weer (5-35%). Onderlijnde soorten kwamen voor in beide vegetatietypes.

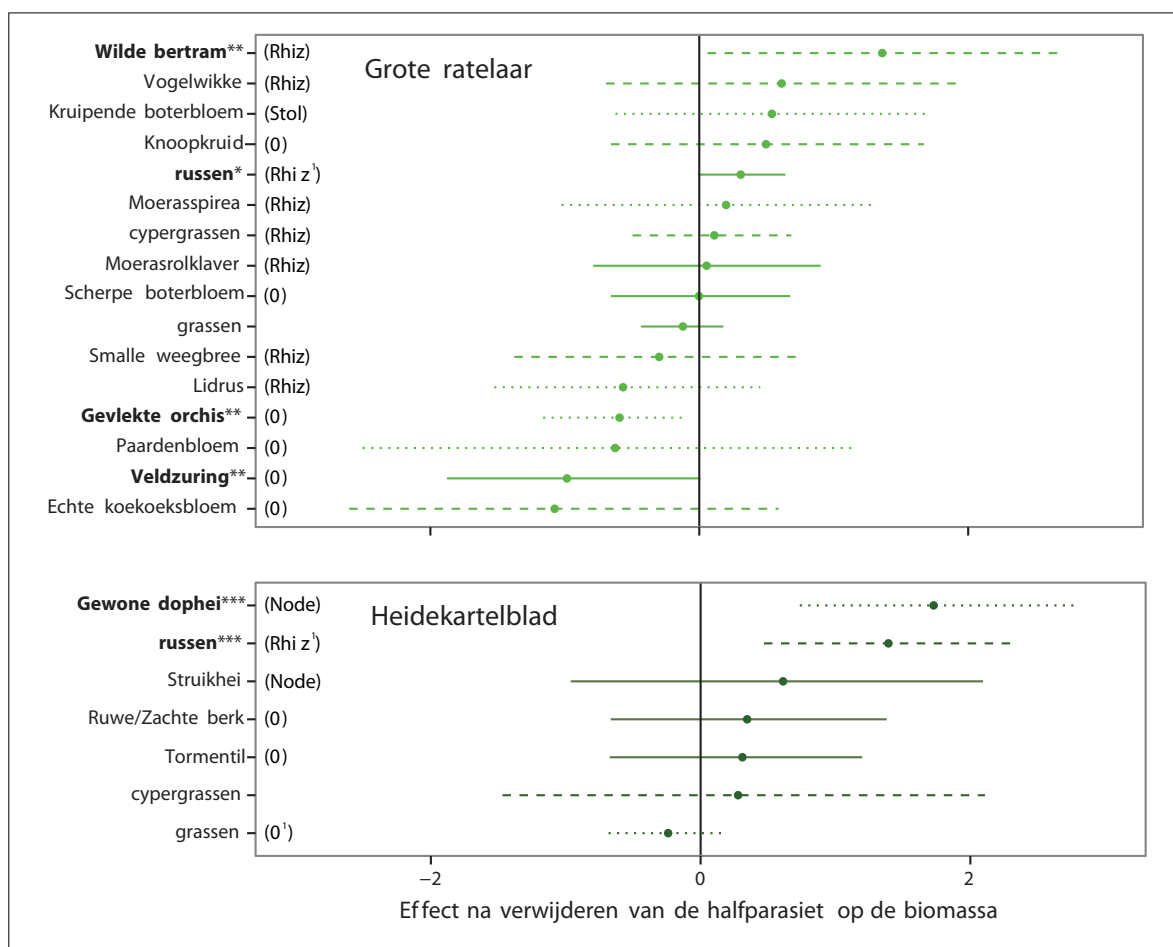


Figuur 6. De vier behandelings in het drie jaar durende wiedenexperiment (2009-2011). In de helft van de plots werd de halfparasiet verwijderd (0), de andere helft diende als geparasiteerde controle (P). In het najaar van 2010 werden in de helft van de gewiede en niet-gewiede plots een tiental 'doelsoorten' ingezaaid (+s). Deze setup werd drie maal herhaald, op drie locaties per halfparasiet

N worden afgevoerd met het maaisel (Ameloot et al. 2008), maar dit effect moeten we niet overdrijven gezien er sowieso nog een vrij hoge aanvoer is van N via atmosferische deposities (zie volgende artikel in deze reeks).

Het inzaaien van Heidekartelblad lijkt minder geschikt als herstelmaatregel voor heischraal grasland. Omdat Heidekartelblad een soort is van nutriëntenarme bodems is een succesvolle introductie in voormalig bemest grasland zeer onwaarschijnlijk. In (hei)schrale graslanden (<2 ton per ha jaar) waar Heidekartelblad wel kans maakt zich te vestigen, zal na infectie de biomassa slechts beperkt verder afnemen. Recent onderzoek (Decleer et al. 2013) toonde aan dat het inzaaien van het nauw verwante Moeraskartelblad *P. palustris* wel als effectieve herstelmaatregel kan worden ingezet in grote zeggevegetaties. De dominantie van Scherpe zegge *Carex acuta* werd gebroken en doelsoorten namen in abundantie toe.

De introductie van doelsoorten is in Vlaanderen nog niet algemeen aanvaard, maar stemmen gaan op dat het kan als het weloverwogen gebeurt, het zaad lokaal wordt verzameld en de introductie past in een globale aanpak richting ecosysteemherstel (zie o.a. Vanreusel en Verheyen 2003). Halfparasieten van de bremraapfamilie (zoals ratelaar en kartelblad) zijn kortlevende soorten die geen zaadbank vormen, wat hen



Figuur 7. Effect (± 95% betrouwbaarheidsinterval) van het verwijderen van Grote ratelaar (boven) en Heidekartelblad (onder) op de biomassa ($\ln[bio\text{massa}_{2011}/bio\text{massa}_{2009}]$) van andere soorten in de plantengemeenschap. Een positief effect suggereert dat soorten voordien geparasiteerd werden, het zijn dus goede gastheren. Een negatief effect suggereert dat soorten onderdrukt worden (lichtlimitatie) door de toegenomen groei van voormalig geparasiteerde soorten. Een wiedeffect van -1, 0 and 1 is equivalent aan respectievelijk een afname met 63%, geen effect en een stijging met 172%. Significante effecten zijn aangeduid in vet (*** $P < 0,01$; ** $P < 0,05$; * $P < 0,1$). De soorten kwamen voor op 1, 2 of 3 van de onderzochte locaties (stippellijn, gestreepte lijn en volle lijn). Verder is aangeduid welke soorten niet klonaal uitbreiden (0) en welke uitbreiden via rhizomen (Rhiz), stolonen (Stol) of wortels vormen op hun knopen (Node). (') Voor de russen werd 'Rhiz' genoteerd voor het dominante Veldrus en voor grassen in kartelbladsites werd '0' genoteerd voor het dominante Pijpenstrootje

erg kwetsbaar maakt (Bekker en Kwak 2005): eens verdwenen, hangt hun voortbestaan af van de toevoer van zaden uit andere populaties. In de praktijk worden soorten als Grote ratelaar en Moeraskartelblad nu al verspreid door het inzetten van hetzelfde maaimateriaal in verschillende natuurgebieden. Voor een geslaagde vestiging is het echter essentieel dat voldaan is aan de abiotische randvoorwaarden (zie hierboven en een van de volgende artikels in deze reeks).

De aanwezigheid van kortlevende halfparasieten veroorzaakt een grotere temporele variabiliteit in de soortensamenstelling van graslanden. Met name door voorjaarsdroogte, waarvan halfparasieten zeer gevoelig zijn (Ameloot et al. 2006), kan hun abundantie plots terugvallen op slechts 10% van het voorgaande jaar. Ook bij Heidekartelblad wisselen jaren met hoge en lage abundantie elkaar af, wat te maken heeft met de tweejarigheid van de soort (Petrů 2005).

Conclusie

Beide bestudeerde halfparasieten zorgen voor een netto-afname in productiviteit, vooral door een afname van de grasachtige biomassa. Het biomassaverlagende effect van parasitisme is dus belangrijker dan de strooiseffecten. We vonden sterke verschillen tussen individuele soorten, zowel in de effecten van halfparasitaire strooisel als van parasitisme. Parasitisme treft vooral soorten zonder goede verdediging alsook soorten met rhizomen of stolonen (clonaal netwerk). Parasitaire strooisel bevoordeelt soorten met een snelle groeistrategie.

Afhankelijk van de omstandigheden kunnen halfparasieten ingezet worden om het herstel van soortenrijke graslanden te versnellen. De voedselrijkdom moet wel eerst voldoende naar omhoog (via frequent maaibeheer of uitmijnen). Bovendien zal het succes afhangen van de aanwezige soortenpool. Als de dominante soorten goede gastheren zijn, zoals grassen voor ratelaar of Scherpe zegge voor Moeraskartelblad, worden minder abundante soorten (vooral kruidachtigen) bevoordeeld. Maar wanneer de dominante soorten minder goede gastheren zijn, zal de introductie niet leiden tot de toename van gewenste soorten.

Summary:

DEMEY A., AMELOOT E., SCHRIJVER A., STAELENS J., HERMY M., BOECKX P. & VERHEYEN K. 2013.

KEY ROLE FOR HEMIPARASITIC PLANTS IN THE BIOGEOCHEMISTRY OF SPECIES-RICH GRASSLANDS. *Natuur.FOCUS* 12(2): 69-76 [IN DUTCH]

Hemiparasitic plants are keystone species in semi-natural grasslands and impact on structure and species composition of the plant community by both parasitism and litter pathways. Because of the suppression of hosts and insufficient nutrient use, total biomass decreases and space becomes available to other species. By producing high-quality litter, hemiparasites increase nutrient availability, compensating some

of the biomass decrease due to parasitism. We studied the litter pathway and the overall net effect of *Rhinanthus angustifolius* and *Pedicularis sylvatica* on the vegetation. The parasitism pathway proved more important than the litter pathway. Compared to *Pedicularis*, *Rhinanthus* has a bigger impact on its plant community, reducing total biomass more and therefore promoting less abundant species as light becomes more available. The litter pathway provides an additional way through which hemiparasites might impact on species composition and promotes fast-growing species. Introduction of hemiparasites can be considered as a means to facilitate the restoration of species-rich grasslands, if applied properly.

AUTEURS:

Andreas Demey is wetenschappelijk medewerker aan het Labo voor Bos & Natuur van de Universiteit Gent. Hij schreef er zijn doctoraat over de effecten van Grote ratelaar en Heidekartelblad op de vegetatie en nutriëntendynamiek van halfnatuurlijke graslanden, met financiering van IWT-Vlaanderen en FWO-Vlaanderen. Els Ameloot ging hem voor met een doctoraat over de effecten van ratelaarsoorten op de vegetatiestructuur en -dynamiek (KU Leuven) en is nu werkzaam als ecooloog bij de Vlaamse Landmaatschappij. An De Schrijver is post-doctoraal onderzoeker aan het Labo voor Bos & Natuur, gefinancierd door FWO-Vlaanderen. Kris Verheyen is professor aan datzelfde labo. Jeroen Staelens is wetenschappelijk medewerker bij de Vlaamse Milieumaatschappij. Martin Hermey is professor bij de Afdeling Bos, Natuur en Landschap van de KU Leuven. Pascal Boeckx is professor aan het Laboratorium Toegepaste Fysicochemie van de Universiteit Gent.

CONTACT:

Andreas Demey, Universiteit Gent, Labo voor Bos & Natuur, Geraardsbergsesteenweg 267, 9090 Gontrode
E-mail: andreas.demey@ugent.be

Referenties:

- Ameloot E., Verheyen K. & Hermey M. 2005. Meta-analysis of standing crop reduction by *Rhinanthus* spp. and its effect on vegetation structure. *Folia Geobotanica* 40: 289-310.
- Ameloot E., Verheyen K., Bakker J.P., De Vries Y. & Hermey M. 2006. Long-term dynamics of the hemiparasite *Rhinanthus angustifolius* and its relationship with vegetation structure. *Journal of Vegetation Science* 17: 637-646.
- Ameloot E. 2007. Impact of hemiparasitic *Rhinanthus* spp. on vegetation structure and dynamics of semi-natural grasslands. Doctoraats thesis, KU Leuven
- Ameloot E., Verlinden G., Boeckx P., Verheyen K. & Hermey M. 2008. Impact of hemiparasitic *Rhinanthus angustifolius* and *R. minor* on nitrogen availability in grasslands. *Plant and Soil* 311: 255-268.
- Bekker R.M. & Kwak M.M. 2005. Life history traits as predictors of plant rarity, with particular reference to hemiparasitic Orobanchaceae. *Folia Geobotanica* 40: 231-242.

DANK

Bijzondere dank aan de beheerders van de studiegebieden: Piet De Becker, Frank Delbecq, Ronny Weckhuysen, Lon Lommaert, wijlen Alfredo Guillaume, en Jan Vandenberghe. Wout Opdekamp en Kevin Lambeets leverden uitgebreide commentaar op een eerdere versie van dit artikel.

- Cameron D.D., Coats A.M. & Seel W.E. 2006. Differential resistance among host and non-host species underlies the variable success of the hemi-parasitic plant *Rhinanthus minor*. *Annals of Botany* 98: 1289-1299.
- Declerck K., Bonte D. & Van Diggelen R. 2013. The hemiparasite *Pedicularis palustris*: 'Ecosystem engineer' for fen-meadow restoration. *Journal for Nature Conservation* 21: 65-71.
- Demey A. 2013. Impacts of hemiparasitic plants on the vegetation and biogeochemical cycling in two contrasting semi-natural grassland types. Doctoraats thesis, UGent.
- Demey A., Ameloot E., Staelens J., De Schrijver A., Verstraeten G., Boeckx P., Hermey M. & Verheyen K. 2013a. Effects of two contrasting hemiparasitic plant species on biomass production and nitrogen availability. *Oecologia* (in druk).
- Demey A., Staelens J., Baeten L., Boeckx P., Hermey M., Kattge J. & Verheyen K. 2013b. Nutrient input from hemiparasitic litter favors plant species with a fast-growth strategy. *Plant and Soil* (in druk).
- Fisher J.P., Phoenix G.K., Childs D.Z., Press M.C., Smith S.W., Pilkington M.G. & Cameron D.D. 2013. Parasitic plant litter input: a novel indirect mechanism influencing plant community structure. *New Phytologist* (in druk).
- Güsewell S. 2004. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist* 164: 243-266.
- Petrů M. 2005. Year-to-year oscillations in demography of the strictly biennial *Pedicularis sylvatica* and effects of experimental disturbances. *Plant Ecology* 181: 289-298.
- Press M.C., Scholes J.D. & Watling J.R. 1999. Physiological plant ecology. In: Press M.C., Scholes J.D. & Barker M.G. (eds) *Physiological Plant Ecology*. Blackwell, Oxford. pp 175-197.
- Pywell R.F., Bullock J.M., Walker K.J., Coulson S.J., Gregory S.J., Stevenson M.J. 2004. Facilitating grassland diversification using the hemiparasitic plant *Rhinanthus minor*. *Journal of Applied Ecology* 41: 880-887.
- Spasojevic M. & Süding K. 2011. Contrasting effects of hemiparasites on ecosystem processes: can positive litter effects offset the negative effects of parasitism? *Oecologia* 165: 193-200.
- Vanreusel W. & Verheyen K. 2003. Spelregels voor herintroductie van soorten: de lokale aanpak. *Natuur.FOCUS* 2(4): 157-160.
- Wilson J.B., Peet R.K., Dengler J. & Partel M. 2012. Plant species richness: the world records. *Journal of Vegetation Science* 23: 796-802.