FUNCTIE VAN DE BODEMFAUNA IN DE GENESE VAN TWEE MODER-HUMUSPROFIELEN

The part played by the soil fauna in the genesis of two moder humus profiles

L. Bal[1])

DEFINITIES EN DOEL VAN HET ONDERZOEK

Er worden in de bodem talloze dieren aangetroffen. Bekend is dat een aantal ervan belangrijk is voor de kringloop van de organische stof en naar alle waarschijnlijkheid ook voor de vorming van stabiele, hoogwaardige humine stoffen.

De verwerking van het strooisel onder een natuurlijke vegetatie verloopt volgens een bepaald patroon, waardoor een karakteristiek morfologisch beeld ontstaat in de vorm van een profiel, dat men wel aanduidt met 'humusvorm' of, minder gebruikelijk, met 'humustype'. Gezien de grote verwarring en de mogelijkheid deze benamingen verschillende betekenissen te geven, bijvoorbeeld:

– humusvorm als profiel (Kubiëna, 1953, 1955), tegenover humusvorm als horizont binnen dit profiel (Ramann, 1911),

– humustype als profiel (Hartmann, 1965) tegenover humustype als horizont binnen dit profiel (Jongerius en Schelling, 1960), wordt hier doelbewust een nieuwe naam geïntroduceerd en wel 'humusprofiel'. Hieronder wordt verstaan: het profiel dat ontstaat als gevolg van de afbraak van het strooisel, dat zijn bovengrens heeft in de vorm van een L-laag (ook wel 0 of A00 genoemd) en zijn ondergrens in een horizont, waarin de laatste restanten van de organische stof gemineraliseerd worden. Het humusprofiel ligt ten dele *op* en ten dele *in* de minerale bodem. Het deel op de minerale bodem kan worden aangeduid als 'het organische profiel'. Men kan verdedigen dat de horizontale gelaagdheid in het humusprofiel pedogenetisch is; met name de bodemfauna treedt daarin bodemvormend op: consumptie van strooisel, vorming van excrementen. Derhalve wordt bewust gesproken van (F- en H-) 'horizonten', die voor een groot deel kunnen bestaan uit faecaal materiaal.[2]) De L-laag is geen horizont, immers het gevallen blad van de bomen arriveert tenslotte, na door de wind te zijn verplaatst, in de L-laag. Men zou deze laag een eolische afzetting kunnen noemen, die dan geogenetisch is. Daar het materiaal in de L-laag de bron is voor het ontstaan van het humusprofiel kan, wederom in analogie met de C-horizont in de minerale bodem, ook gesproken worden van moedermateriaal.

[1]) Van februari tot juli 1966 gastmedewerker bij de afdeling Micropedologie, Stichting voor Bodemkartering.

[2]) Veelal wordt gesproken van coprogeen materiaal en coprogene horizont (Ramann, 1911; Kubiëna, 1953; Jongerius, 1961 e.a.). Kopros = uitwerpselen. Coprogeen betekent letterlijk: 'ontstaan door excrementen', terwijl juist wordt bedoeld aan te geven, dat de horizont is opgebouwd uit excrementen; m.a.w. de horizont is 'zoögeen' en de excrementen zijn dus geen coprogene deeltjes, maar 'zoögene deeltjes'. De aanduiding coprogeen wordt daarom ook bewust achterwege gelaten, in plaats daarvan wordt gesproken van 'faecaal materiaal' of 'excrementen'.

Het doel van ons onderzoek was een antwoord te vinden op de vragen: Welke rol vervult de bodemfauna in de genese van het humusprofiel; welke zijn deze dieren en welke factoren zijn hierop van invloed? Hiertoe werd een vergelijkend onderzoek verricht tussen een profiel onder Douglas-spar en een onder Amerikaanse eik. Beide profielen (gestuwd preglaciaal zand, buiten grondwaterinvloed) liggen op het landgoed 'De Warnsborn', eigendom van het Gelders Landschap, in de gemeente Arnhem tussen Oosterbeek en Schaarsbergen. Naar de mediaan van de zandfractie (De Bakker en Schelling, 1966) kan de minerale bodem onder Amerikaanse eik worden gekarakteriseerd als een matig grof tot zeer grof zand, die onder Douglas-spar als een matig grof zand. Beide profielen zijn dus droogtegevoelig.

Bij de keuze is gezocht naar beperking van het aantal variabelen. Zo is de onderlinge afstand zo kort mogelijk gehouden (20 m). Bovendien ontbrak een onkruiden- en struikvegetatie. De pH (H_2O)-waarden zijn in beide profielen dezelfde: van de L-laag en de F1-horizont 3,80, in de F2-horizont 3,50 en in de H- en A1(2)-horizont 3,20.

METHODIEK VAN ONDERZOEK

In het onderzoek kunnen de volgende vier stadia worden onderscheiden:

1. Macromorfologische beschrijving van het profiel; kwalitatieve micromorfologische analyse aan de hand van mammoetslijpplaten, vervaardigd met Vestopal-H (Jongerius en Heintzberger, 1963); granulair analyse en meting van de pH-waarden. Meting van de pH van organisch materiaal gebeurde zonder voorafgaand drogen hiervan.
2. Fauna-analyse met behulp van een Berlese-Tullgren-trechter voor macro- en micro-arthropoda alsook voor regenwormen. Bepaling van de aanwezigheid van Enchytraeën geschiedde door onderdompeling van het monster in een met water gevulde trechter en verwarming van dit water van boven door middel van een lamp. Na verloop van tijd kunnen de uitgekropen Enchytraeën, die in de trechter zijn gezakt, worden verzameld (Van der Drift, 1949; Kevan, 1955, pp. 313–412; Schaller, 1962; Murphy, 1962).

Bemonsterde hoeveelheid (oppervlakte):

Macro-arthropoda en regenwormen	50 × 50 cm
Micro-arthropoda	25 cm^2 (in vijfvoud)
Enchytraeën	100 cm^2.

3. Kweek en observatie van dieren. De dieren werden gekweekt op materiaal uit de verschillende horizonten van beide profielen. Dit werd gedaan in petrischaaltjes, waarvan de bovenrand werd ingesmeerd met 'Fluon', een stof die na indroging een zo glad oppervlak doet ontstaan, dat ontsnappen van de dieren onmogelijk is (Elton en Holleman, 1965). De schaaltjes werden in een donkere ruimte met een constante temperatuur van 15°C geplaatst, waarbij er voor gezorgd werd dat geen uitdroging kon optreden. Gedurende drie maanden werden de dieren geobserveerd, vraatbeelden genoteerd, excrementen verzameld en bestudeerd; de laatste zowel in glycerinepreparaten (bepaling van de fragmentatie van het strooisel) als in ongestoorde toestand in slijpplaatjes van ± 4 cm^2.

4. Kwantitatieve bepaling van de onderscheiden grootheden in de slijpplaat volgens de 'trefpunten-methode' (Jongerius, 1963). De resultaten hiervan zijn in de tabellen 1 en 2 weergegeven. Door bestudering zoals in de punten 2 en 3 is beschreven, werd getracht de sporen van de fauna in het profiel (punt 1) te identificeren en vervolgens te kwantificeren (punt 4).

MACROMORFOLOGISCHE BESCHRIJVING VAN DE PROFIELEN
(november 1965, 1 maand na bladval)

Het profiel onder Amerikaanse eik

0–0,5 cm L-laag: Los, horizontaal gestapelde (soms iets opkrullende), nog veerkrachtige, bruine bladeren; uiterlijk gaaf (ten dele ronde vraatplekken door arboricole fauna).

0,5–1 cm F1-horizont: Grauw (geelbruine, min of meer horizontaal dicht opeengestapelde, sterk verzwakte (gemakkelijk te breken) bladfragmenten. Lokaal bezet met zwartbruin gekoekt, fijn faecaal materiaal. Horizontale gelaagdheid kan lokaal verstoord zijn, o.a. door activiteit van regenwormen en emelten, doch ook van lijsters die naar voedsel zoeken.

1–3 cm F2-horizont: Een grauwbruine horizont, bestaande uit (in vochtige toestand) los en rul faecaal materiaal, dat een zekere samenhang heeft door een intensieve beworteling (mineralisatie en gunstig waterhoudend vermogen; zie fig. 1). Nog slechts enkele zeer sterk verzwakte bladfragmenten van 3–5 mm. De begrenzing met de F1 is vrij scherp.

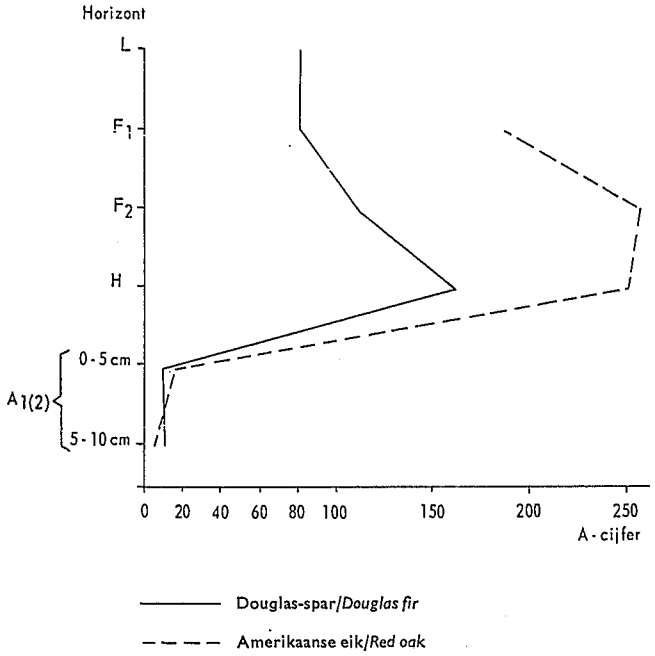


Fig. 1. Het A-cijfer (gewichtspercentage vocht) in de verschillende horizonten van het humusprofiel onder Amerikaanse eik en van het humusprofiel onder Douglas-spar

Fig. 1. The A figure (percentage by weight of moisture) in the various horizons of the humus profile below Red oak and of the humus profile below Douglas fir

De profielen zijn ongeveer op veldcapaciteit. Duidelijk blijkt: 1. dat het faecale materiaal het vocht beter vasthoudt dan de bladeren en de naalden, 2. dat er in dit opzicht ook verschillen zijn tussen de excrementen die ontstaan zijn uit strooisel van Douglas-spar enerzijds en van Amerikaanse eik anderzijds

The profiles are approximately at field capacity. It can be clearly seen that: – 1. the faecal matter retains the moisture better than the leaves and needles, 2. in this respect differences exist between the excrements formed from Douglas fir litter on the one hand and from Red oak on the other.

3–6 cm H-horizont: Donkerbruine tot zwartbruine horizont, geheel bestaande uit, door de intensieve beworteling samenhangend, rul faecaal materiaal, waarin geen bladresten meer voorkomen. Micromorfologisch duidelijk, macromorfologisch moeilijker te verdelen in een H1- en H2-horizont. De H2-horizont onderscheidt zich door een zwarter wordende kleur. De onderzijde ligt scherp begrensd op het minerale profiel.

6–17 cm A1(2)-horizont: Humus in de vorm van zwarte aggregaatjes van 100-500 mu, liggend tussen de zandkorrels, waarmee het geen binding heeft.

Het profiel onder Douglas-spar

0–2 cm L-laag: Grauwgelige, duidelijk herkenbare, los opgestapelde naalden, waarvan de meeste nog massief zijn. Zij geven een sterk 'verweerde' indruk. De naalden zijn lokaal bezet met plakaten zwartbruin faecaal materiaal. De meeste naalden zijn niet gefragmenteerd. Vaak blijft bij het vallen der naalden de basis aan de boom achter, zodat het roodbruin gekleurde mesofyl te zien is. De L-laag gaat geleidelijk in de F1-horizont over.

2–3 cm F1-horizont: De pakking is dichter dan in de L-laag, o.a. doordat de meeste naalden zijn gefragmenteerd. Op vele naalden is een zwart streepje overdwars te zien: dit is een verzwakte plek waar de naald gemakkelijk kan breken. Een weinig faecaal materiaal ligt als donkerbruine 'vulstof' tussen de naalden, waardoor de kleur van deze horizont een mengsel is van grauwgeel en donkerbruin.

3–4,5 cm F2-horizont: Een in vochtige toestand rulle donkerbruine horizont, waarin samenhang is door de beworteling. De nog vrij talrijke naaldfragmenten worden sterk gemaskeerd door de donkerbruine faecale massa's, waaraan de horizont zijn kleur dankt.

4,5–5,5 cm H-horizont: Een in vochtige toestand, losse, rulle diep donkerbruine horizont, waarin een zekere samenhang is door de vrij sterke beworteling. Enkele naaldfragmenten en geheel met excrementen opgevulde naalden zijn aanwezig. Micromorfologisch is deze horizont te benoemen als een H2(F2). De overgang naar het onderliggende minerale profiel is scherp.

5,5–22 cm A1(2)-horizont: Hier ligt de humus in de vorm van zwarte aggregaatjes van 100–500 mu, die in droge toestand hard zijn, los tussen de zandkorrels. In de bovenste 4 centimeters kunnen schimmeldraden de aggregaatjes doorgroeien en deze tussen de zandkorrels ophangen. Dieper in het profiel ontbreken deze schimmels.

GENESE VAN HET HUMUSPROFIEL ONDER AMERIKAANSE EIK

L-laag en vorming F1-horizont

De L-laag en de F1-horizont hebben een afschermende functie (microklimaat, breken van de kracht van regendruppels). Het blad in de L-laag is bovendien niet direct consumeerbaar voor de bodemfauna. Daartoe moet het eerst microbiologisch worden aangetast (Minderman, 1961; Van der Drift, 1965), hetgeen voor de *Mycetophilidae*-larven werd aangetoond. Deze larven ontwikkelden zich op materiaal uit de F1-horizont snel tot adult, terwijl ze materiaal uit de L-laag weigerden en dood gingen.

De microbiologische aantasting van het blad begint reeds aan de boom en is in de F1-horizont zo ver voortgeschreden, dat grote delen van het mesofyl kunnen zijn verdwenen. Maar dan zijn epidermis en nerven veelal nog intact, o.a. door het hoge gehalte aan moeilijk aantastbare cellulose (Meyer, 1962; Babel, 1964). Meyer veronderstelt dat de cellulose gekoppeld is aan lignine-achtige stoffen. Er zijn inderdaad aanwijzingen, dat er verbindingen zijn tussen lignine en koolhydraten (Richtzenhain, 1955).

De enkele excrementen in de F1-horizont zijn afkomstig van *Diptera*-larven en worden door coprofage *Enchytraeën* en *Collembola (Onychiurus quadri ocellatus)* gezamenlijk met bacteriënslijm, pollenkorrels, algen etc. verwerkt. Deze

coprofage fauna verkleint het materiaal verder en deponeert haar inktzwarte faeces[1]) als bolletjes of vormloze massa's tussen de bladfragmenten, waardoor deze aan elkaar kunnen kitten. Door indroging ontstaan vormloze donkere koeken en door verspoeling met regenwater ophopingen langs bladnerven.

Afgezien van epidermis en nerven zijn de bladfragmenten in de F1 rijk aan gemakkelijk aantastbare stoffen en daarom is de bezettingsdichtheid en activiteit van de microflora in deze horizont meestal groter dan in alle andere horizonten (Meyer, 1959). Bovendien zou hier het vitaminegehalte het hoogst zijn (Schmidt en Starkey, 1951).

Vorming F2-horizont

Door de dichte bladstapeling op de overgang naar de F2, die samenhangt met de platte vorm der bladeren, de zetting, de aanwezigheid van faecale en slijmkitstoffen en een filmpje van water is het milieu geschikt voor kleinere soorten *Diptera*-larven. Door de vergevorderde microbiologische aantasting (blad sterk verzwakt en daardoor tot fragmenten gebroken) is het blad geschikt geworden voor consumptie door primaire consumenten.[2]) Aan de onderzijde van de F1-horizont vindt dan ook een intensieve vermodering plaats en gaat de F1 binnen 1 cm over in de F2-horizont.[3]) Met name de kleine *Diptera*-larven zijn verantwoordelijk voor de vermodering, in veel mindere mate de grotere emelten. Een klein deel komt voor rekening van *Oribateï*.

Van de kleine Diptera-larven zijn hier met name die van Mycetophilidae werkzaam. Deze zich snel ontwikkelende larven opereren vanuit een door hen gevormde slijmkoker. Deze dient als een 'home', waarin de larve zijn tere huid kan beschermen tegen mechanische beschadiging en uitdroging. Zachariae (1965) is van mening dat deze kokers dienen om de larven gelegenheid te geven zich bij de voortbeweging en andere activiteiten te kunnen afzetten. Er is echter waargenomen, dat ze zich met het grootste gemak over een glasoppervlak in alle richtingen voortbewegen. Zij consumeren het blad in de vorm van 'skelet'- en 'gat'-vraat, aanvankelijk de nerven niet en de hoofdnerf in het geheel niet. Ook afgestorven wortels (in mindere mate) en mycelium worden geconsumeerd (zie ook Kühnelt, 1961, pag. 275). Het blad wordt waarschijnlijk hoofdzakelijk gefragmenteerd tot deeltjes van $\pm$ 80 $\times$ 160 mu, met vaak nog een duidelijke weefselstructuur en cellulose. Deze deeltjes worden in dit artikel als primaire deeltjes aangeduid.

Om voldoende stoffen voor de lichaamsopbouw te verkrijgen, moet dus veel van dit materiaal door de larve geconsumeerd worden. Retentie-waar-

[1]) Eigenlijk een mengeling van donkerbruin en veel inktzwart materiaal.

[2]) In de indeling naar voedingsgewoonten volgens Kühnelt (1957) worden dieren, die leven van dood plantenmateriaal dat nog niet eerder geconsumeerd werd, 'primaire consumenten' genoemd.

[3]) Kubiëna (1953) verstaat onder vermodering de afbraak van organische stof door bodemdieren, waarbij de excrementen door de dieren niet in de minerale bodem worden geïncorporeerd. De zuiver organische excrementen blijven dus in het organische profiel. Dit in tegenstelling tot mullvorming, waarbij door een actieve biologische homogenisatie de excrementen bestaan uit een mengsel van organisch en mineraal materiaal.

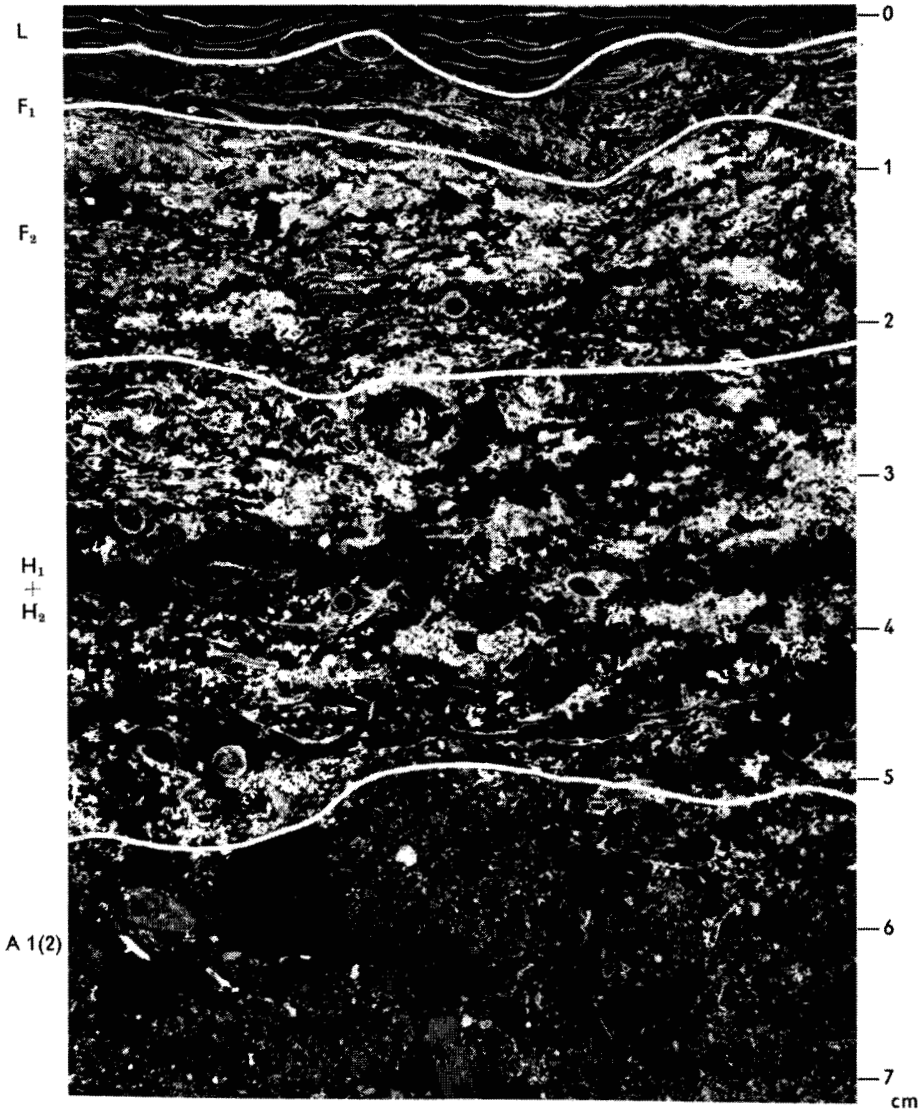
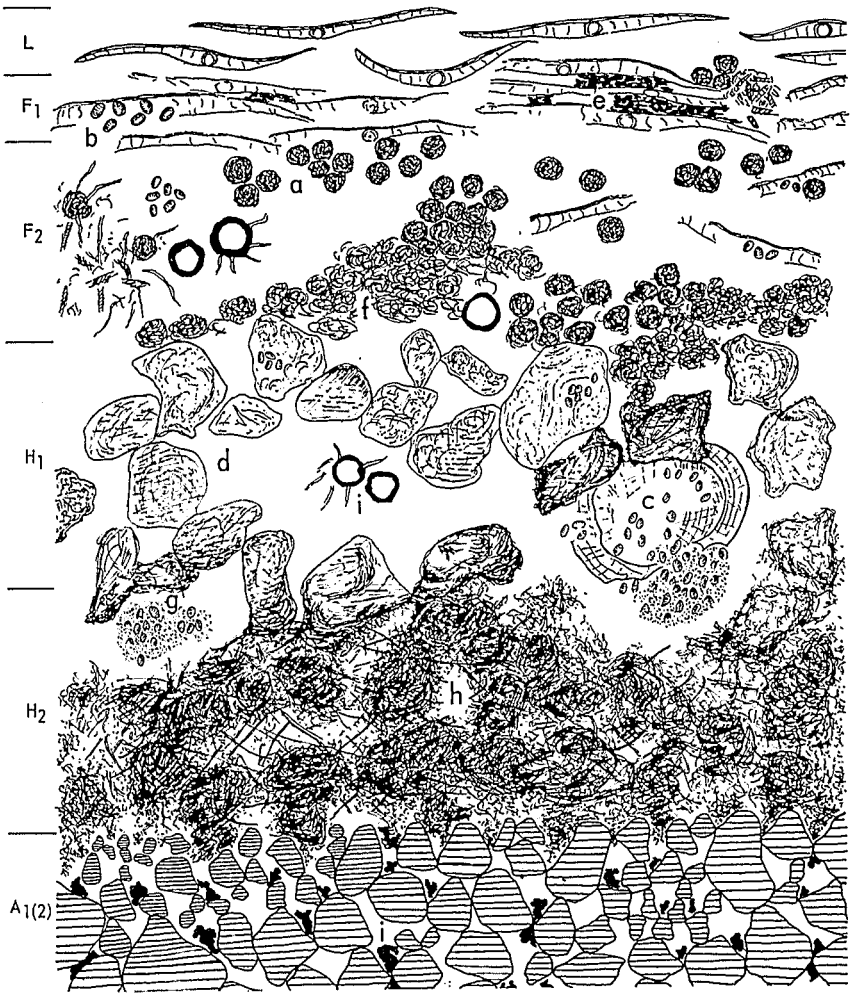


Fig. 2. Foto van een mammoetslijpplaat van het humusprofiel onder Amerikaanse eik (vergrotingsfactor 2)

Fig. 2. Photo of a mammoth-sized thin section of the humus profile below Red oak (2 × natural size)

Foto's: Stiboka; Afd. Micropedologie



Excrementen van:
Excrements of:

a. Mycetophilidae-larven

b. Northrus silvestris

c. Northrus silvestris en Rhysotritia minima na exo- en endogene wortelvraat
c. Northrus silvestris and Rhysotritia minima after exogenous and endogenous root glutting

d. Dendrobaena rubida

e. Enchytraeën en Onychiurus 4-oc.

Verouderende excrementen van:
Ageing excrements of:

f. Mycetophilidae-larven

Verouderende excrementen van:
Ageing excrements of:

g. Oribatei

h. Dendrobaena rubida

i. Vanuit de H-horizont in de A1(2)-horizont ingespoelde faecale delen
i. Faecal parts from the H-horizon illuviated into the A 1 (2)-horizon

j. Wortelrestant (periderm), waarin door schimmelaantasting zwarte humine stoffen
j. Root remnant (periderm) filled by fungi with black humin substances

Fig. 3. Micromorfologisch beeld van het in figuur 2 weergegeven moder-humusprofiel onder Amerikaanse eik. De genese van het profiel is in deze figuur duidelijk af te lezen.
Fig. 3. Micromorphological pattern of the moder humus profile below Red oak shown in figure 2. The genesis of the profile is clearly seen in this figure

TABEL 1. Analyse van de droge stof in het humusprofiel onder Amerikaanse eik (fig. 2). De gevonden hoeveelheden zijn uitgedrukt in volumeprocenten

TABLE *1. Analysis of the dry matter in the humus profile below Red oak (fig. 2). The amounts are expressed in percentages of the soil volume*

Diepte in cm *Depth in cm*	Horizont *Horizon*	Percentages van de onderscheiden grootheden (zie voor verklaring der nummers 1–18 de voet van de tabel) *Percentages of the different quantities (for explanation of the numerals 1–18 see the legend below the table)*																		Percentage minerale delen % *organic-free soil*	Percentage holten > 30 mu % *cavities > 30 micron*
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		
0,5–1	F1	12,5	12,5	2,5	0,0	2,0	0,0	1,0	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	3,0	3,5	0,5	0,5	1,0	0,0	2,5	58,0
1 –2	F2	0,5	7,5	5,5	3,0	3,0	11,0	1,5	3,0	1,5	0,0	0,0	1,0	1,5	5,0	0,5	1,5	3,0	0,0	3,0	48,0
2 –3	F2	0,0	3,0	2,0	4,0	0,5	1,5	4,5	3,5	1,3	2,0	0,0	1,5	0,5	10,0	2,0	2,0	5,0	0,0	1,2	55,5
3 –4	H	0,0	0,5	0,0	0,5	0,5	0,0	3,0	2,0	1,5	3,0	2,0	11,5	0,0	7,5	3,0	3,0	5,5	0,0	0,0	56,5
4 –5	H	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,0	4,0	4,0	1,0	2,0	1,5	5,0	0,0	6,5	2,5	3,0	3,5	0,0	0,0	66,5
5 –6	H	0,0	0,0	0,0	0,8	0,0	0,0	3,5	2,0	0,0	1,5	1,0	7,5	0,0	7,5	1,5	1,0	4,5	0,0	6,5	62,7
6 –7	A1 (2)	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,5	0,0	1,0	1,0	6,5	45,0	44,0

1. Microbiologisch aangetaste bladeren
1. Microbiologically affected foliage
2. Door fauna aangevreten blad
2. Leaf attacked by fauna
3. Gave excrementen van kleine Diptera-larven, voornamelijk Mycetophilidae
3. Intact excrements of small Diptera larvae, mainly Mycetophilidae
4. Verouderende excrementen van Mycetophilidae-larven
4. Ageing excrements of Mycetophilidae larvae
5. Al dan niet verouderende excrementen van Tipulidae-larven
5. Ageing and non-ageing excrements of Tipulidae larvae
6. Verouderende faecale massa's van Mycetophilidae- en Tipulidae-larven (soms als gevolg van hevige schimmelaantasting)
6. Ageing faecal masses of Mycetophilidae and Tipulidae larvae (sometimes as a result of severe fungal attack)
7. Ongedifferentieerde faecale massa's, waarin geen weefselresten. Niet onwaarschijnlijk is, dat zij afkomstig zijn van Dendrobaena rubida
7. Non-differentiated faecal masses without tissue remnants. Quite possibly derived from Dendrobaena rubida
8. Veroudering van de onder 7 genoemde massa's vindt plaats door doorwoekering met schimmels
8. Ageing of the masses mentioned in no. 7 by fungal infestation
9. Vrijliggende excrementen van Oribateï (waarschijnlijk van Nothrus silvestris)
9. Exposed Oribatei excrements (probably from Nothrus silvestris)
10. Verouderende, uiteengevallen excrementen van Oribateï
10. Ageing, broken down Oribatei excrements
11. Gave excrementen van Oligochaeten (Dendrobaena rubida)
11. Intact Oligochaeta excrements (Dendrobaena rubida)
12. Verouderende faecale massa's van Dendrobaena rubida
12. Ageing faecal masses of Dendrobaena rubida
13. Faecale massa van Enchytraeën en Onychiurus quadri ocellatus
13. Faecal mass of Enchytraeidae and Onychiurus quadri ocellatus
14. Door fauna aangevreten wortel of tak
14. Root or branch attacked by fauna
15. Door Oribateï aangevreten wortel of tak
15. Root or branch attacked by Oribatei
16. Niet aangevreten, vaak levende wortels
16. Roots not attacked, often living
17. Door schimmels met zwarte humine stoffen opgevulde wortelperiderm
17. Root periderm filled by fungi with black humic substances
18. In de minerale bodem ingespoelde faecale delen
18. Faecal parts illuviated in the mineral soil

den zijn echter niet bekend. Het materiaal wordt in het darmkanaal met slijmstoffen verkit en als bolvormige excrementen met een diameter van 75 tot 150 mu ter plaatse gedeponeerd. Deze larven zijn voornamelijk actief juist aan de onderzijde van de F1-horizont en verplaatsen zich nauwelijks. Hierdoor ontstaan bovenin de F2-horizont opeenstapelingen van excrementen, die na verloop van tijd door een verdergaande microbiologische aantasting en doorsijpelend regenwater vrij snel hun individuele karakter verliezen en overgaan in een min of meer, gemakkelijk te vervormen, versmeerde massa. Lokaal worden deze excrementen in hevige mate aangetast door schimmels, waardoor zij volledig uiteenvallen.

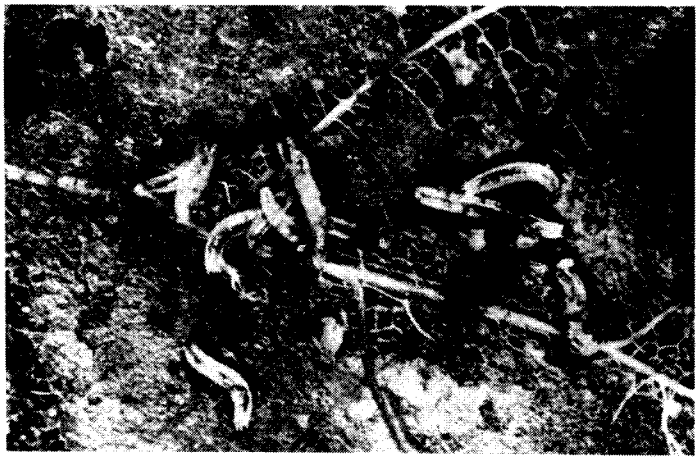
De grotere emelten verwerken het blad (gatvraat) ook en vormen ronde tot min of meer spoelvormige excrementen van 250 × 350 mu tot 500 × 600 mu.

De verspreid en in nesten liggende eivormige excrementen van *Oribateï* (50 × 90 mu tot 120 × 260 mu) van zuiver macrofytisch materiaal en van een mengsel van macro- en microfytisch materiaal worden toegeschreven aan *Nothrus silvestris*, een 'niet-specialist', (Schuster, 1956, en eigen kweekresultaten). Zij consumeren het blad in de vorm van 'skeletvraat' of de gehele morfologische onderzijde hiervan en deponeren ter plaatse, dan wel elders hun excrementen. Hoewel in de kweek een verspreide ligging van de excrementen werd waargenomen (zij zijn mobiel), wordt toch ook een deel van in 'nesten' liggende excrementen aan deze *Oribateï* toegeschreven vanwege de grote populatiedichtheid van deze mijten (2 per cm^3) en omdat zekere soorten van mijten, indien zij niet door de nood gedwongen zijn te vluchten (bijv. door droogte of vorst), alle nymfe-stadia en waarschijnlijk ook een deel van het adultstadium doorbrengen op dezelfde plaats, bijv. in een wortel of tak (Schuster, 1956; Zachariae, 1965). De sterke fragmentatie blijkt uit de grootte van de primaire deeltjes: gemiddeld 12 × 20 mu, met extremen van $< 4 \times 4$ tot 100 × 100 mu. Het zijn celwandresten, een enkel huidmondje, houtvatfragmenten en fragmenten van schimmelhyfen.

De gemineerde takjes, wortels en bladnerven, opgevuld met excrementen van 30 × 20 mu van zuiver, sterk verkleind macrofytisch materiaal (celwandresten en houtfragmenten), worden toegeschreven aan de activiteit van de Oribatide *Rhysotritia minima*, een uitgesproken consument van macrofytisch materiaal (Schuster, 1956).

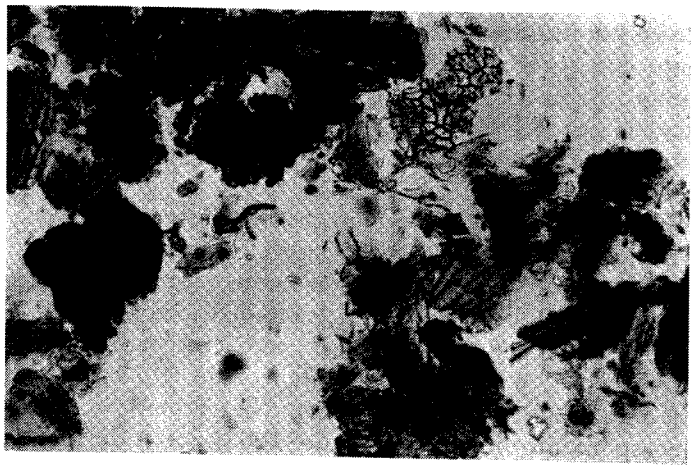
Excrementen van *Oribateï* zijn bijzonder stabiel, zoals ook elders zal blijken, en getuige ook het feit dat ze passage door een regenwormdarm ongeschonden kunnen doorstaan.

Opvallend is het afbraakproces van de *Oribateï*-excrementen. Ze blijven lang hun vorm behouden en worden slechts langzaam door bacteriën aangetast, waarbij dan zwarte humine stoffen kunnen worden gevormd. Omdat ze slechts uiterst moeilijk door schimmels kunnen worden afgebroken, liggen ze veelal duidelijk herkenbaar tussen ander, wel door schimmels aangetast faecaal materiaal. Men kan zich afvragen of de *Oribateï* persistente antibiotica aan hun excrementen meegeven. Na verloop van tijd vallen de excrementen spontaan uiteen; Jongerius (1963) zocht de verklaring onder



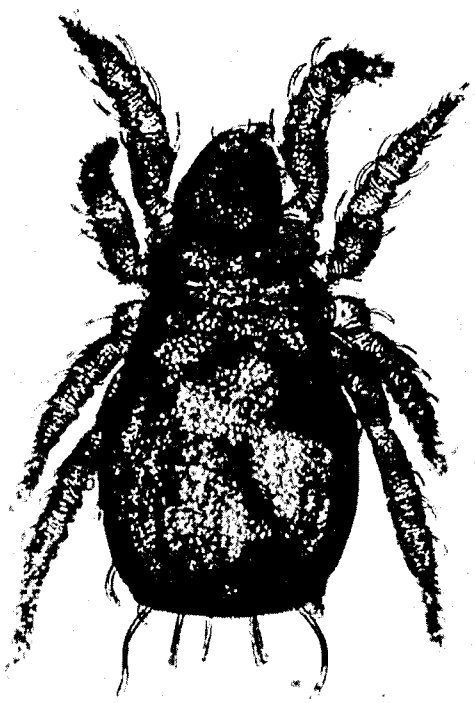
4

5



6

Fig. 7. De Oribatide Nothrus silvestris (Vergrotingsfactor 83)
Fig. 7. The Oribatid Nothrus silvestris (83 × natural size)



andere in een gasontwikkeling in de vaste excrementen. Deze veronderstelling is aanvaardbaar wanneer de excrementen omhuld zijn door een zgn. peritroof membraan. Dit is een semi-permeabel membraan, dat gevormd wordt in het darmkanaal (pag. 101). Het is niet onmogelijk, dat dit membraan impermeabel is voor zuurstof en andere gassen. Hierdoor kunnen anaerobe bacteriën, afkomstig uit het darmkanaal, in het excrement gassen ontwikkelen, waardoor het tenslotte explodeert. Men moet dit uiteraard wel in de juiste dimensies zien. Waarschijnlijk worden ze pas in dit stadium, te zamen met de faecale massa's van de *Diptera*-larven en enkele bladfragmenten, geconsumeerd door de regenworm *Dendrobaena rubida*.

◀ Fig. 4, 5 en 6. Mycetophilidae-larven consumeren het in de F1- en F2-horizont microbiologisch aangetaste blad in de vorm van 'skelet'- en 'gat'-vraat (bovenste foto). De larven deponeren hun bolvormige excrementen ter plaatse: vorming van F2-horizont (middelste foto). De bolvormige excrementen bestaan uit afgebeten deeltjes (primaire deeltjes) met een nog duidelijke weefselstructuur (onderste foto)
(Vergrotingsfactor van fig. 4: 2,1, fig. 5: 105, fig. 6: 115)
Fig. 4, 5 and 6. The microbiologically attacked leaf in the F1 and F2 horizon is consumed by Mycetophilidae larvae to form a 'skeleton' or 'hole' pattern (top photo). The larvae deposit their spherical excrements in situ, forming the F2 horizon (centre photo). The spherical excrements consist of bitten-off particles (primary particles) with a tissue structure which is still well defined (lower photo)
(Fig. 4: 2.1 × natural size, fig. 5: 105 × natural size, fig. 6: 115 × natural size)

Vorming H1-horizont

De zojuist genoemde regenworm houdt zich hoofdzakelijk op aan de basis van de F2-horizont, gezien het feit dat direct hieronder een accumulatie van zijn excrementen plaatsvindt (vorming H1-horizont). Zijn excrementen zijn al of niet karakteristiek: onregelmatig, afgerond hoekig begrensd; $\pm$ 300 $\times$ 300 mu in grootte. Soms worden niet-gemodelleerde excrementen aangetroffen van wel 2000 $\times$ 2000 mu, waarin een karakteristiek stromingspatroon. Dit patroon wordt onder andere veroorzaakt doordat het excrement, dat als een waterrijke massa door de worm geloosd wordt, sterk aangetaste, maar toch nog in hun oorspronkelijke vorm zijnde, geconsumeerde bladfragmenten bevat. De waterrijke massa stroomt langs de bladfragmenten en brengt daarin een bepaald patroon teweeg, dat tenslotte door indrogen wordt gefixeerd. Deze worm verkleint het materiaal verder tot deeltjes $<$ 15 $\times$ 15 mu en zelfs $<$ 4 $\times$ 4 mu, hoewel er in de excrementen toch ook gave Oribateï-excrementen en enkele bladfragmenten van 430 mu kunnen voorkomen. Na verloop van tijd zullen de wormen hun eigen faeces, na verdere microbiologische aantasting weer kunnen consumeren. Door het steeds relatief rijker worden aan moeilijk aantastbaar materiaal (lignine, cellulose, harsen, wassen) zal echter iedere volgende 'herconsumptie' steeds minder effect hebben en steeds langer op zich laten wachten. Bovenstaande verklaart dan ook waarom de H-horizont bestaat uit een accumulatie van steeds ouder wordende regenwormexcrementen, waardoor tenslotte de reeks van faunistische processen wordt afgesloten.

Vorming H2-horizont

Aan de basis van de H-horizont, in de H2-horizont, zijn het alleen nog schimmels die de afbraak voortzetten, het materiaal zwart doen kleuren en het uiteen doen vallen.

De afbraak van wortels in de gehele H-horizont komt praktisch geheel voor rekening van *Oribateï*, zowel door het mineren van *Rhysotritia minima* als ook door exogene vraat van *Nothrus silvestris* (en mogelijk *Rhysotritia minima*). De wortels bevinden zich op plaatsen waar deze *Oribateï* de minste concurrentie ondervinden van de zich snel ontwikkelende en veel meer etende *Diptera*-larven. De laatste ontbreken in de H-horizont praktisch geheel.

Interessant is het lokaal optreden van aantasting van (vooral kleinere) wortels door schimmels, zowel in de F- als H-horizont. Het xyleem verschrompelt tot een kleine kern en verdwijnt tenslotte geheel. De periderm blijft echter intact en wordt opgevuld met door de schimmels gevormde donkere humine stoffen. Waarschijnlijk worden deze stoffen (melanine? Scheffer en Ulrich, 1960, pag. 173) pas gevormd na autolyse. Tenslotte verdwijnen ook de schimmels, waarna een zwarte koker achterblijft. De schimmelaantasting – vermoed wordt dat het schimmels uit de rhizosfeer zijn, die na afsterven van de wortel actief worden – en de produktie van humine stoffen kunnen zo hevig zijn, dat zelfs omringend faecaal materiaal door deze kleurstof wordt zwartgekleurd. Van grotere wortels en takken blijven de delen

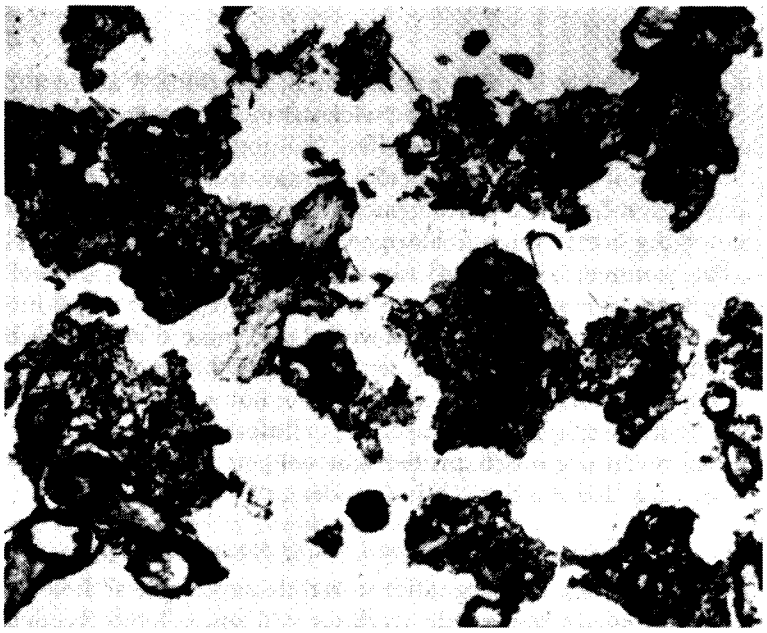


Fig. 8. Excrementen van de regenworm Dendrobaena rubida in de H1-horizont. (Vergrotingsfactor 35)
Fig. 8. Excrements of the Dendrobaena rubida earthworm in the H1 horizon (35 × natural size)

Fig. 9. Veroudering van excrementen van Dendrobaena rubida in de H2-horizont. Door hevige schimmelaantasting vallen de excrementen uiteen en kleuren naar zwart. De zwartkleuring staat in verband met de vorming van huminezuren door schimmels na autolyse (Vergrotingsfactor 435)
Fig. 9. Ageing of Dendrobaena rubida excrements in the H2 horizon. As a result of severe fungal attack the excrements are broken down and turn black. The black coloration is associated with the formation of humic acids by fungi after autolysis (435 × natural size)

waarin nog cellulose (xyleem) is aan te tonen, kleurloos. Van de andere cellen, bijv. van de schors en in het wortelcentrum, kleurt de inhoud geel tot bruin door vorming van humine stoffen (Kononova, 1961, pag. 139–150; Babel, 1964). In dit stadium kan dierlijke vraat optreden. Blijft deze achterwege, dan worden de cellen verder bacteriologisch aangetast, waardoor een aantal de neiging heeft samen te klappen. Andere blijven hun vorm lang behouden. Pas wanneer zij in een 'rand-positie' komen, of ook wel eerder, vloeien zij uiteen tot een vormloze, gladde massa. In geval van schimmelaantasting kan deze zo hevig zijn, dat de wortel van 'macrofytisch' als het ware verandert in 'microfytisch'-weefsel, waarbij de schimmels in een patroon zitten dat bepaald wordt door de anatomische bouw van de wortel, bijvoorbeeld door de aanwezigheid van pectine, cellulose, lignine etc.

Bovenbeschreven organisch profiel kan volgens Kubiëna (1953) worden geclassificeerd als 'Feinmoder' (Fijne moder).

Vorming van de A1(2)-horizont en herkomst van de humusaggregaatjes

Hoe komen nu de humusaggregaatjes tussen de zandkorrels? Een mengende fauna ontbreekt en de mengende werking van omvallende bomen wordt, zeker voor de relatief jonge gronden in Nederland waar veel meer bomen gekapt worden dan omvallen, niet waarschijnlijk geacht. Hoewel vermodering van wortels in de minerale grond inderdaad plaatsvindt, wordt een zeer groot gedeelte afkomstig gedacht vanuit het op de minerale bodem liggende organische profiel. Het is verplaatst met het doorzakkende regenwater (Jongerius, 1957, 1961). Deze onderzoeker dacht echter aan inspoeling van excrementen, waarmee slechts ten dele kan worden ingestemd. Bezien we namelijk de aggregaten van 100 tot 500 mu, dan blijken deze te zijn opgebouwd uit aggregaten van 20 tot 30 mu. Deze zijn op hun beurt weer samengesteld uit deeltjes van $< 12 \times 12$ mu. De aggregaatjes van 20 tot 30 mu zouden volgens Jongerius sterk verdichte excrementen zijn. Uit het onderzoek is echter gebleken dat de kleine *Oribateï*-excrementen al relatief vast zijn. De grotere, van andere dieren afkomstige excrementen van bijv. 500×500 mu zouden dus wel zeer sterk moeten verdichten om die afmetingen te krijgen, dat transport mogelijk is. Bovendien blijkt dat in de H-horizont de faecale massa's uiteenvallen. Het ligt dus meer voor de hand om aan te nemen dat de primaire deeltjes of grotere onderdelen (20–30 mu) van de excrementen de minerale grond in spoelen. Op een punt waar de zandkorrels elkaar raken, zal, afhankelijk van de kracht van de waterstroom, het deeltje worden afgeremd en blijven zitten. Op dit punt zullen later meer deeltjes arriveren, waardoor, bij voortgaande humificatie, ter plaatse een groter aggregaat ontstaat.

Vorming initiële podzol-B-horizont

Tenslotte ontkleuren de aggregaatjes op een diepte van circa 17 cm plotseling naar geel, vallen uiteen en vormen een gele coating van maximaal 20 mu dik om de zandkorrels en zelfs zwakke brugstructuren. Dieper in het profiel zijn de coatings weer verdwenen. Het gehele ontkleuringsproces en het proces

van vorming en verdwijning van de coating voltrekken zich over een afstand van enkele centimeters. Jongerius (1961) komt tot de slotsom, dat de stroom van mechanisch ingespoelde deeltjes wordt geneutraliseerd door afbraak (vorming van gele coating) en zelfs volledige mineralisatie van de organische stof (verdwijning van de coating), waarmee het afbraakproces voltooid is.

Het lijkt zeer waarschijnlijk dat in de vorming en verdwijning van de gele coating het ijzer een belangrijke rol speelt. Daarbij wordt aangenomen dat er transport van ijzer plaatsvindt tot op een diepte waar coating optreedt. Zo gezien wordt er dan een initiële podzol-B-horizont gevormd. Dan kan dus het deel tussen de initiële B-horizont en de H-horizont worden aangeduid als A1(2)-horizont.

Voor bovengenoemde theorie is een aantal argumenten aan te voeren:
1. De humusaggregaatjes liggen zeer regelmatig verspreid in het minerale profiel (Jongerius, 1957). Alleen afbraak van lokale wortels zou niet een dergelijke verdeling ten gevolge hebben.
2. Bij vergelijking van de primaire deeltjes in de H-horizont met de deeltjes in de aggregaatjes van de minerale bodem blijkt, dat deze even groot zijn ($<12 \times 12$ mu). Als nu de deeltjes uit de minerale bodem worden geëxtraheerd met KOH 0,1 n, blijken deze een duidelijke plantaardige weefselstructuur te hebben en een sterke gelijkenis met de primaire deeltjes in de H-horizont. In de verdunde loog lossen nl. de aan het oppervlak van het deeltje gevormde zwarte humine stoffen op, waardoor het skelet hiervan vrijkomt. De deeltjes in de minerale bodem blijken dus verder gehumificeerde primaire deeltjes, afkomstig uit de H-horizont, te zijn.
3. Zou er uitsluitend van vermodering ter plaatse sprake zijn, dan zouden (gezien de deeltjes $<12 \times 12$ mu) alleen de sterk verkleinend werkende dieren als *Oribateï* daarvoor in aanmerking komen. Uit de fauna-analyse blijkt echter, dat op deze diepte ook *Diptera*-larven kunnen voorkomen, die ook aan de hout-(dus wortel-)afbraak kunnen deelnemen (pag. 83).
4. Hoe zou er een zone van gele coatings gevormd kunnen zijn, indien er geen transport had plaatsgevonden? Als vermodering alleen ter plaatse optreedt, kan de aanwezigheid van deze zone niet worden verklaard.

In het profiel onder Douglas-spar met de zone van gele coatings op 22 cm diepte werd op 30 cm vermodering van een wortel waargenomen door *Phtiracaridae* en larven. Op deze diepte ontbreken gele coatings.

GENESE VAN HET HUMUSPROFIEL ONDER DOUGLAS-SPAR

L-laag

Accumulatie van naalden in de L-laag is mogelijk door twee oorzaken. In de eerste plaats door moeilijke aantastbaarheid van de naalden als gevolg van het hoge C/N-quotiënt[1]) en mogelijk ook door aanwezigheid van microbiciden, die de activiteit van micro-organismen en de bodemfauna remmen (Gisin, 1949; Winter en Willeke, 1952, Winter, 1955; Kubiëna, 1953).

In de tweede plaats zal door de losse ligging der stugge stijve naalden het

[1]) De naalden hebben een C/N-quotiënt van circa 77. Ter vergelijking: het blad van de Amerikaanse eik heeft een C/N-quotiënt van circa 47 (Kühnelt, 1950).

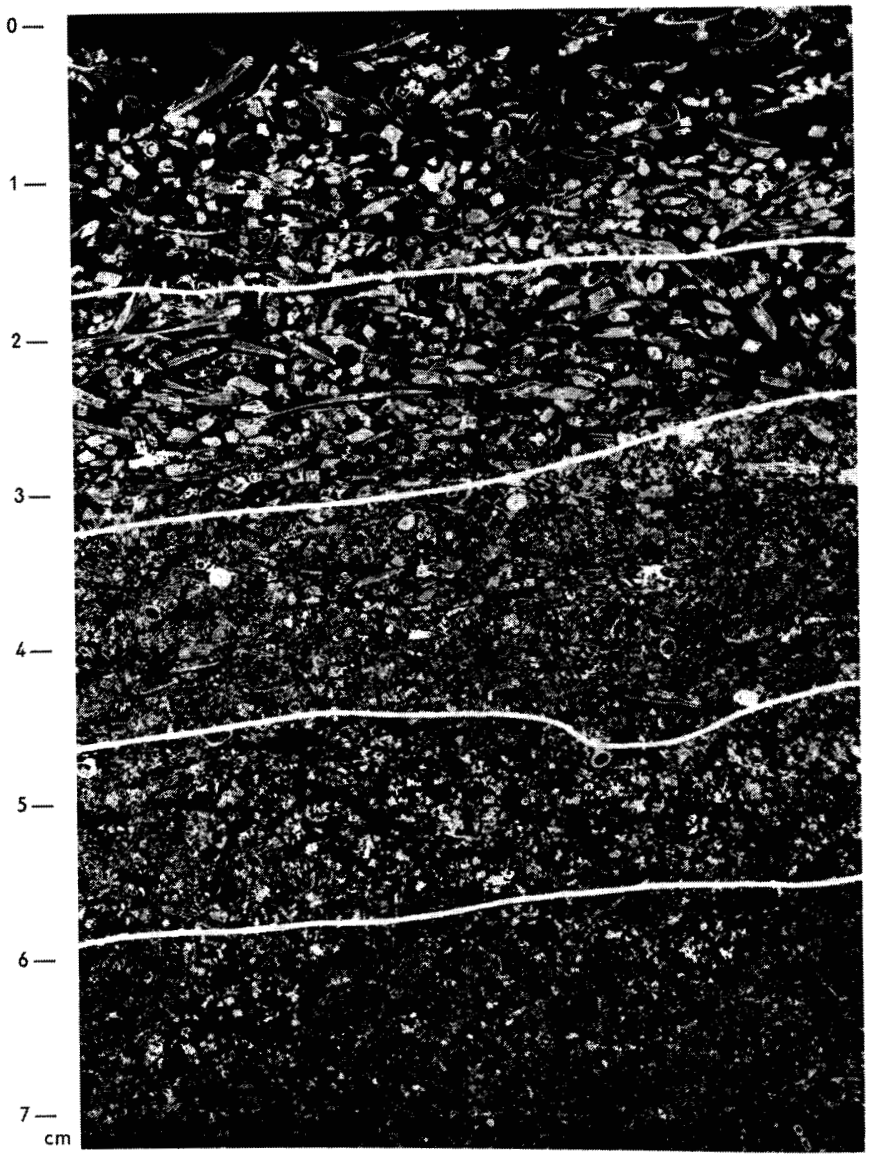


Fig. 10. Foto van een mammoetslijpplaat van het humusprofiel onder Douglas-spar (vergrotingsfactor 2). De naalden zijn door indrogen tijdens de vervaardiging van de slijpplaat sterk gekrompen.

Fig. 10. Photo of a mammoth-sized thin section of the humus profile below Douglas fir (2 × natural size). The fir needles have shrunk greatly owing to drying during preparation of the thin section

Excrementen van:
Excrements of:

a. Tipulidae-larven
a. Tipulidae larvae

b. Adela-larven
b. Adela larvae

c. Mycetophilidae-larven
c. Mycetophilidae larvae

d. Door Phtiracaridae gemineerde en met excrementen opgevulde naald
d. Needle mined by Phtiracaridae and filled with excrements

e. Veroudering van Phtiracaridae-excrementen; buiten de naald verkleven deze onderling
e. Ageing of Phtiracaridae-excrements; outside the needles adhering of the excrements

Verouderende excrementen van:
Ageing excrements of:

f. Adela-larven
f. Adela larvae

g. Mycetophilidae-larven
g. Mycetophilidae larvae

h. Phtiracaridae

i. Vanuit de H-horizont in de A1(2)-horizont ingespoelde faecale delen
i. Faecal parts from the H-horizon illuviated into the A 1 (2)-horizon

j. Zwarte humine stoffen in de sparrenaald
j. Black humin substances in the needle

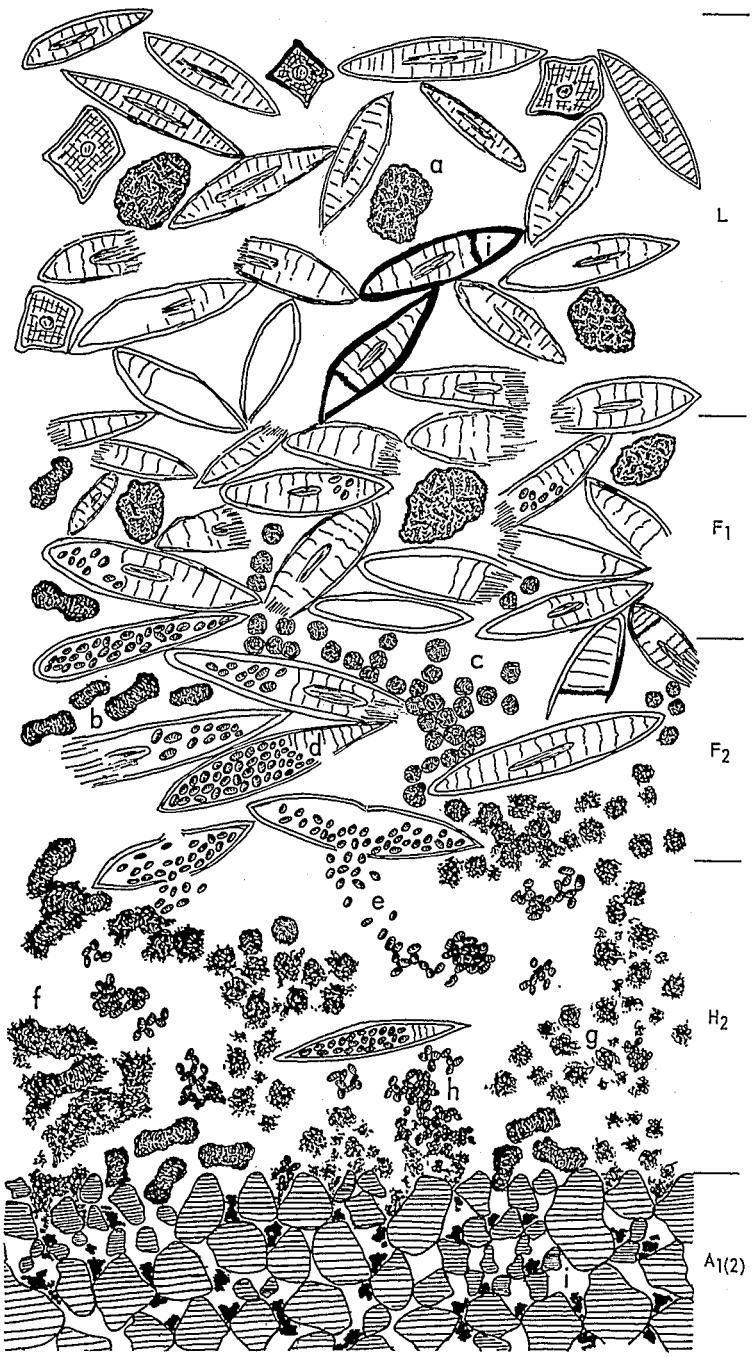


Fig. 11. Micromorfologisch beeld van het in figuur 10 weergegeven moder-humusprofiel onder Douglas-spar. De genese van het profiel is in deze figuur duidelijk af te lezen
Fig. 11. Micromorphological pattern of the moder humus profile below Douglas fir shown in figure 10. The genesis of the profile can be clearly seen in this figure

watervasthoudend vermogen van de L-laag en daardoor de biologische activiteit gering zijn (fig. 1). Het mesofyl der naalden zal het water als een spons vasthouden.

In deze laag hebben vele naalden nog een gave weefselstructuur, waarin de geelbruine celinhoud of alleen bruine celwanden wijzen op microbiologische activiteit. Schimmels zijn in dit sparreprofiel veel minder opvallend dan in het profiel onder Amerikaanse eik. Slechts in een enkele naald penetreren bruine schimmelhyfen de celwanden. Het moeilijkst aantastbaar is de epidermis (cellulose) en de centrale vaatbundel. In een aantal naalden is door microbiologische activiteit de epidermis en/of een (dwars)vlak in de naald zwartgekleurd door ophoping van humine stoffen. Dit vlak correspondeert met het eerder genoemde zwarte streepje op de naald (pag. 82). Op deze plaats zijn de naalden zo sterk verzwakt, dat slechts een geringe mechanische kracht nodig is om ze te doen breken (naaldfragmenten in de F1-horizont). Uit enkele naalden is het mesofyl door microbiologische activiteit geheel verdwenen. In de L-laag komen op een aantal naalden dunne zwarte faecale koeken voor. Zij zijn afkomstig van *Enchytraeën*, die het op de naalden aanwezige stof, pollenkorrels, algen, micro-organismen etc. consumeren. Voorts vindt men er een enkel excrement van *Oribateï*.

Opvallend is de weliswaar geringe activiteit van emelten. Deze bijten van de naalden stukjes af ter grootte van 85 × 50 mu tot 170 × 280 mu en vormen deze in hun darmkanaal tot vaste, ronde of spoelvormige excrementen van 500 × 500 mu tot 1450 × 870 mu, die ze verspreid afzetten. De primaire deeltjes hebben nog een duidelijke weefselstructuur. Deze dieren stellen kennelijk geringe eisen aan de voorafgaande microbiologische aantasting van het strooiselmateriaal.

De verspreide ligging van de excrementen wijst op de mobiliteit van deze emelten. Hierdoor en door hun grootte zullen ze de L-laag loshouden en dus een dichte pakking der naalden voorkomen. Wij laten de vraag onbeantwoord of dit al dan niet gunstig is. Opvallend is voorts de gave toestand van deze excrementen. Zij zijn bijzonder stabiel en gemakkelijk uit het profiel te isoleren.

Vorming F1-horizont

De F1-horizont bestaat voor het merendeel uit naaldfragmenten, die, afgezien van de fragmentatie, morfologisch weinig verandering ten opzichte van de L-laag hebben ondergaan. Men mag daaruit echter niet concluderen, dat ze chemisch eveneens weinig veranderd zijn. Wittich (1939) heeft namelijk aangetoond dat morfologische en microbiologische (dus chemische) aantasting niet altijd parallel behoeven te gaan. Aan het bodemoppervlak achtergebleven sparrenaalden vertoonden na 26 maanden nog geen anatomische veranderingen, hoewel reeds 33,6% van de droge stof verloren was gegaan.

Fragmentatie zal het mesofyl snel toegankelijk maken voor aantasting door micro-organismen. Dat dit ook werkelijk het geval is, kan worden afgeleid uit het feit dat er naast vraat door emelten ook reeds enige vraat door *Mycetophilidae*-larven en *Phtiracaridae* plaatsvindt.

TABEL 2. Analyse van de droge stof in het humusprofiel onder Douglas-spar (fig. 10). De gevonden hoeveelheden zijn uitgedrukt in volume-procenten

TABLE 2. *Analysis of the dry matter in the humus profile below Douglas fir (fig. 10). The amounts are expressed in percentages of the soil volume*

Diepte in cm *Depth in cm*	Horizont *Horizon*	Percentages van de onderscheiden grootheden (zie voor verklaring der nummers 1–21 de voet van de tabel) *Percentages of the different quantities (for explanation of the numerals 1–21 see the legend below the tabel)*																					Percentage minerale delen *% organic-free soil*	Percentage holten > 30 mu *% cavities > 30 micron*
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21		
0 –1	L	16,0	10,5	3,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	3,5	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	1,0	64,0
1 –2	L	15,0	6,5	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,5	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	4,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,0	61,5
2 –3	F1	15,5	4,5	16,5	4,0	0,0	1,0	0,0	4,0	0,0	0,5	0,0	0,5	0,0	0,0	2,5	2,5	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,0	48,0
3 –3,5	F2	10,0	2,5	7,0	8,0	2,0	2,0	1,5	7,0	4,0	0,0	2,5	0,5	0,0	1,0	2,0	8,0	0,0	0,0	2,5	1,0	0,0	0,5	38,0
3,5–4,5	F2	4,0	1,0	3,0	5,0	5,0	4,0	4,0	5,5	5,0	0,0	1,0	0,5	1,0	4,5	0,5	4,0	1,5	3,0	0,0	2,0	0,0	1,0	44,5
4,5–5,0	H	0,0	0,0	0,5	0,5	2,0	6,5	7,0	0,0	5,0	0,0	0,0	1,0	8,0	8,0	0,0	5,0	0,0	0,0	5,0	5,5	0,0	0,0	46,0
5,0–5,5	H	0,5	0,0	0,5	0,0	2,5	3,0	3,0	1,5	4,5	0,0	0,0	1,5	12,5	8,5	0,0	3,5	0,5	0,0	0,0	3,5	0,0	8,5	46,0
5,5–6,5	A1 (2)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,5	12,5	60,0	24,5

1. Naalden anatomisch intact
1. Anatomically intact needles
2. Parenchym door microbiologische aantasting bijna geheel verdwenen
2. The parenchyma has almost entirely disappeared as a result of microbiological attack
3. Gefragmenteerde naalden
3. Fragmented needles
4. Door Phtiracaridae ten dele gemineerde naalden
4. Needles partly mined by Phtiracaridae
5. Door Phtiracaridae geheel gemineerde en met excrementen opgevulde naalden
5. Needles entirely mined by Phtiracaridae and filled with excrements
6. Vrijliggende excrementen van Phtiracaridae
6. Exposed Phtiracaridae excrements
7. Verouderende, onderling verklevende excrementen van Phtiracaridae
7. Ageing Phtiracaridae excrements, adhering to each other
8. Gave excrementen van Mycetophilidae-larven
8. Intact Mycetophilidae larvae excrements
9. Verouderende excrementen van Mycetophilidae-larven
9. Ageing Mycetophilidae larvae excrements
10. Gave excrementen van Tipulidae-larven
10. Intact Tipulidae larvae excrements
11. Verouderende excrementen van Tipulidae-larven
11. Ageing Tipulidae larvae excrements
12. Gave excrementen van Adela-larven
12. Intact Adela larvae excrements
13. Verouderende excrementen van Adela-larven
13. Ageing Adela larvae excrements
14. Mengsel van verouderende excrementen
14. Mixture of ageing excrements
15. Faecale massa van Enchytraeën
15. Faecal mass of Enchytraeidae
16. Door fauna aangevreten wortels
16. Roots attacked by fauna
17. Door Phtiracaridae geheel gemineerde en met excrementen opgevulde wortel of tak
17. Root or branch entirely mined by Phtiracaridae and filled with excrements
18. Door Phtiracaridae aangevreten wortel of tak
18. Root or branch attacked by Phtiracaridae
19. Niet aangevreten, vaak levende wortels
19. Roots not attacked, often living
20. Door schimmels met zwarte humine stoffen opgevulde wortelperiderm
20. Root periderm filled by fungi with black humic substances
21. In de minerale bodem ingespoelde faecale delen
21. Faecal parts illuviated in the mineral soil

Vorming F2-horizont

De vermodering zet echter pas actief in, hoewel niet zo abrupt als in het profiel onder Amerikaanse eik, op de overgang naar de F2-horizont, waar het materiaal de grootste dichtheid heeft (tabel 2). Met name *Mycetophilidae*-larven en *Phtiracaridae* zijn hier actief; in mindere mate de *Adela*-larven. De activiteit van emelten is er mogelijk nihil.

De *Phtiracaridae (Steganacarus striculus, Rhysotritia duplicata, Rhysotritia minima)* zijn consumenten van macrofytisch materiaal. Het zijn bovendien de houtvreters onder de *Oribateï* (Schuster, 1956). Zij mineren de sparrenaalden en wortel- en houtresten door zich in dit materiaal te vreten en vervolgens het inwendige te consumeren. De zo ontstane ruimte wordt opgevuld met hun karakteristieke, eivormige, vaste excrementen, die sterk in grootte variëren van 12 × 17 mu tot 200 × 140 mu. De grootte wordt bepaald door soort en ontwikkelingsstadium van het individu. Door de grote onderlinge gelijkenis der excrementen is het moeilijk de producent ervan exact te identificeren. Het kweken van de zojuist genoemde dieren leverde voor adulte of bijna adulte exemplaren de excrementgrootte op, die in de hieronder afgedrukte tabel is vermeld.

Phtiracaridae	Excrementgrootte in mu *Size of excrements in microns*
Rhysotritia minima	12 × 7
Steganacarus striculus	57 × 34 tot 100 × 75
Rhysotritia duplicata	220 × 140

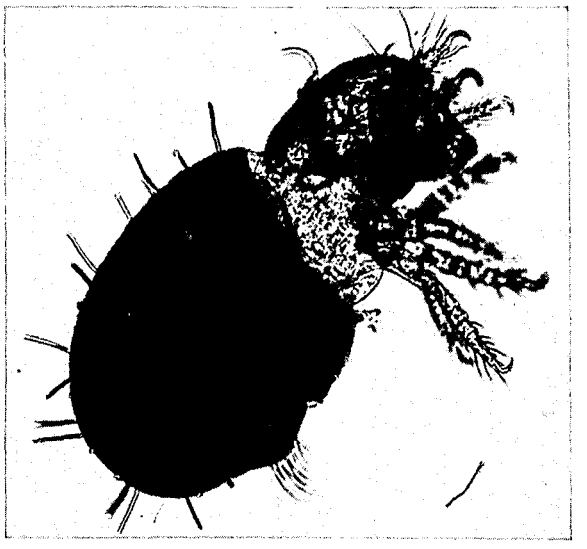


Fig. 12. Phtiracaride Steganacarus striculus (vergrotingsfactor 131)
Fig. 12. Phtiracarid Steganacarus striculus (131 × natural size)

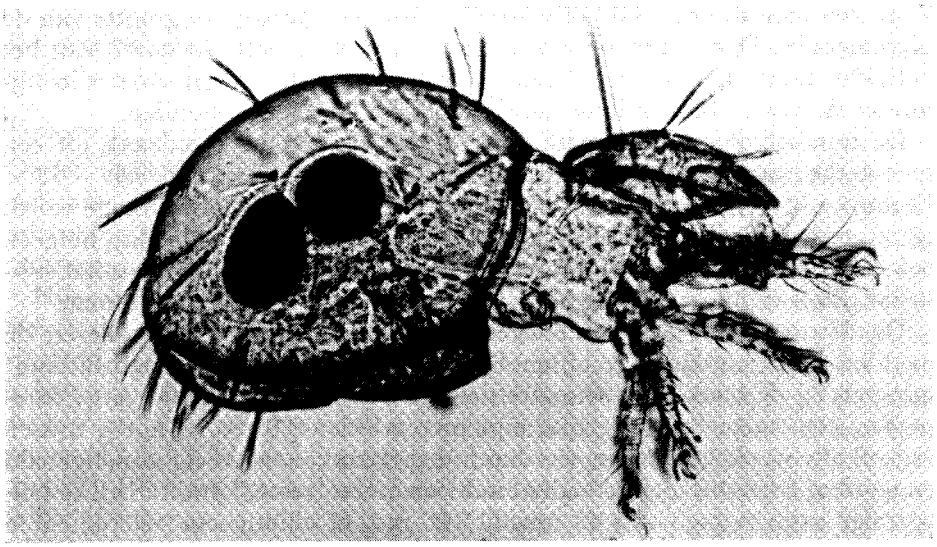


Fig. 13. Phtiracaride Rhysotritia duplicata. Duidelijk zijn de karakteristieke eivormige excrementen in het lichaam (abdomen) te zien (Vergrotingsfactor 102)
Fig. 13. Phtiracarid Rhysotritia duplicata. The characteristic ovoid excrements in the body (abdomen) can be clearly seen (102 × natural size)

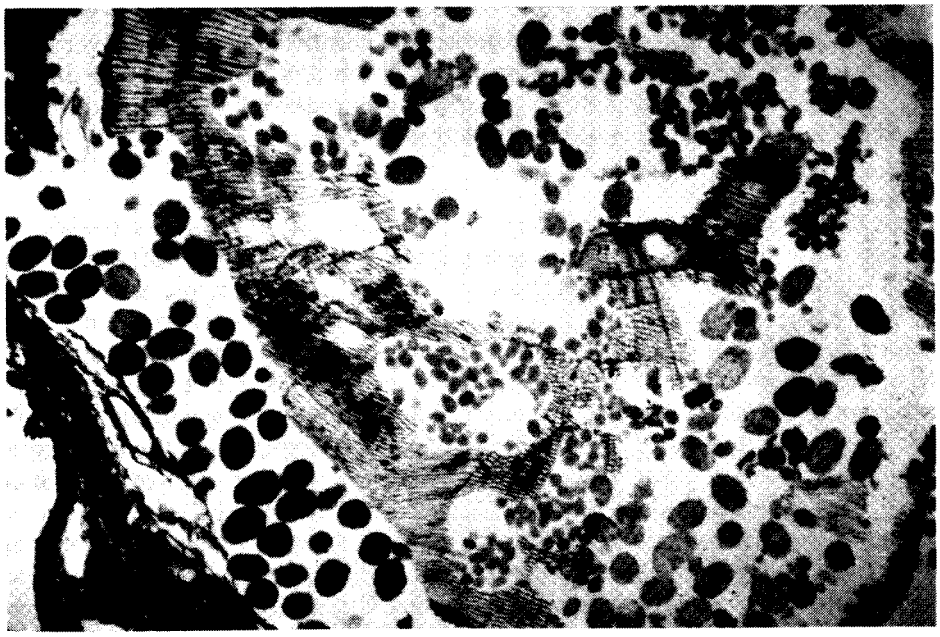


Fig. 14. Door de in fig. 12 en 13 genoemde Phtiracaridae gemineerde en met excrementen opgevulde dode wortel of tak in de F2-horizont. Duidelijk blijkt dat de excrementen dezelfde kleur hebben als het substraat (vergrotingsfactor 35)
Fig. 14. Dead root or branch in the F2 horizon mined by the said Phtiracaridae (fig. 12 and 13) and filled with excrements. It can be clearly seen that the excrements are of the same colour as the substratum (35 × natural size)

Vaak ziet men in een naald of wortel abrupte overgangen in grootte van de excrementen. Deze zouden samenhangen met de grootte-toename van het individu, nadat het is verveld (Zachariae, 1965). De excrementen zijn bijzonder stabiel en blijven lang hun individuele karakter behouden.

De humusbiologische functie van *Oribatei* bestaat in hoofdzaak uit een zeer sterke fragmentatie van het strooisel tot deeltjes van merendeels $< 12 \times 12$ mu ($<< 4 \times 4$ mu tot 45×28 mu). Gedurende de darmpassage wordt het materiaal biochemisch slechts weinig veranderd (Schuster, 1956), hetgeen ook blijkt uit het feit dat de excrementen dezelfde kleur hebben als het substraat. Zo is cellulose en volgens Schuster ook lignine nog aan te tonen.

De *Mycetophilidae*-larven (en evenzo de andere larven) consumeren de naalden door er stukjes af te bijten. Slechts in een enkel geval (jeugdstadium) mineren zij de naald. De primaire deeltjes hebben, evenals die van *Phtiracaridae*, een harsachtig uiterlijk, zijn merendeels $< 12 \times 12$ mu[1]), missen vrijwel alle weefselstructuur, worden in het darmkanaal stevig samengebald en worden tenslotte uitgescheiden in de vorm van vaste, karakteristieke bolvormige excrementen van 45 mu tot 100 mu, of cilindrische excrementen van circa 85×170 mu. De larven verplaatsen zich praktisch niet, maar blijven op de overgang van de F1- naar de F2-horizont, waar zij ook hun excrementen deponeren. Deze excrementen behouden heel lang hun individuele karakter en vormen dus niet zoals onder Amerikaanse eik een versmeerde massa.

De *Adela*-larve produceert karakteristieke cilindrische, vaak halverwege ingesnoerde, vaste excrementen van 510×260 mu, waarin vaak nog duidelijk cellulose is aan te tonen. Zij worden groepsgewijs afgezet. Ook deze excrementen blijven hun individuele karakter behouden.

Vorming H2-horizont

Door het hoge gehalte aan cellulose, dat moeilijk aantastbaar is, kan de epidermis van de naalden tot diep in het profiel (H-horizont) voorkomen. Zij blijft dan de *Phtiracaridae*-excrementen als een beschermende mantel omhullen. Door microbiologische aantasting verweekt de epidermis tenslotte echter zo sterk, dat een geringe mechanische kracht al voldoende is om haar te breken. Dan vallen de *Phtiracaridae*-excrementen uit het omhulsel en kan een mengsel ontstaan van excrementen van *Phtiracaridae* en van die der eerder genoemde larven (H2-horizont). De excrementen van *Phtiracaridae* zijn hierin gemakkelijk te herkennen door het totaal ontbreken van schimmel (antibioticaproduktie door *Phtiracaridae?*).

Aangezien een coprofage fauna in de vorm van regenwormen ontbreekt en de activiteit van *Enchytraeën* te verwaarlozen is, is in de F2-horizont de reeks van faunistische processen reeds afgesloten. Dientengevolge ontbreekt een H1-horizont. De F2-horizont gaat dus direct over in een H2-horizont.

De verdere afbraak van het strooisel in de H-horizont geschiedt nu uitsluitend door micro-organismen, met name door bacteriën. Door de moeilijke aantastbaarheid van het sparrematerial verloopt ook dit proces langzaam.

[1]) Er komen echter ook deeltjes voor tot een grootte van 120 mu.

De excrementen blijven dus heel lang hun vorm behouden en veranderen maar weinig, ze 'verouderen'.[1])

Veroudering

Onder veroudering wordt verstaan: De morfologische veranderingen die zich aan de excrementen voltrekken, uitsluitend en alleen als gevolg van microbiologische, fysische en chemische processen, tot op het moment dat de excrementen in brokstukken uiteenvallen.

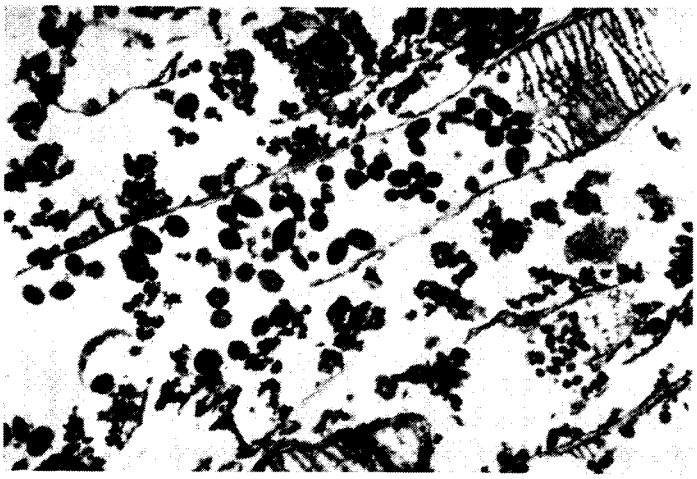
Hoe verloopt nu dit verouderingsproces? Reeds in de F2-horizont is gebleken dat de excrementen van alle genoemde dieren een hoge stabiliteit en vastheid bezitten. Zij behouden hun vorm en individuele karakter. De vaste pakking is mogelijk te verklaren door de aanwezigheid van een 'peritroof membraan' om de excrementen. Dit membraan wordt in het darmkanaal gevormd om het te beschermen tegen beschadiging door het geconsumeerde strooisel. Het sparremateriaal is inderdaad nogal stug. Vorming van een dergelijk membraan is door Mason en Gilbert (1954) waargenomen bij verscheidene klassen der *Arthropoda*. Ook in dit onderzoek zijn er aanwijzingen voor het aanwezig zijn van een dergelijk membraan. Door de geringe microbiologische activiteit wordt ook dit membraan slechts langzaam aangetast.

Naarmate de aantasting door bacteriën voortschrijdt, treedt een 'interne vervloeiing' in het excrement op. Daaronder wordt verstaan een proces, waarvan de verschijnselen het best vergeleken kunnen worden met de langzame vorming van een sterk visceuze stof uit een vaste stof. Deze interne vervloeiing is nauw gecorreleerd met de ontwikkeling van bacteriënkolonies, afbraakprodukten van het peritrofe membraan en vorming van bacteriënslijm en humine stoffen. In hoeverre de primaire deeltjes hierin zijn betrokken (bijv. harsen) kan slechts geraden worden. Door het bovenbeschreven proces worden de primaire deeltjes in de excrementen minder goed zichtbaar. Tenslotte verliezen de excrementen hun vorm en individuele karakter. De larve-excrementen vallen nu min of meer uiteen in vervloeide onderdelen.

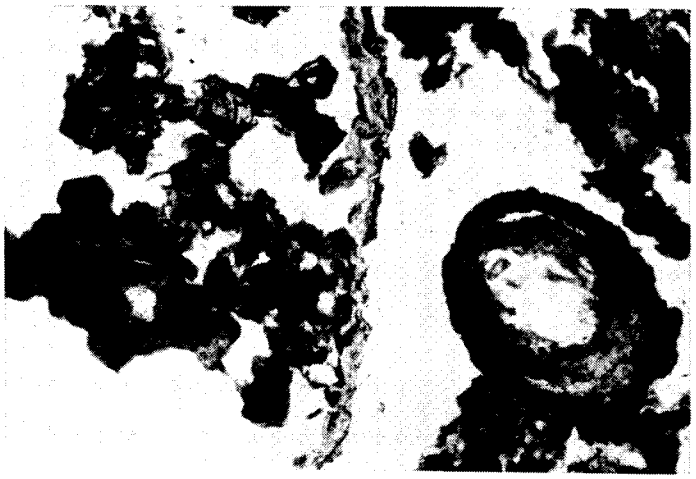
Het meest karakteristiek is de veroudering van *Phtiracaridae*-excrementen. Zolang de excrementen nog in de naald zitten, zijn de morfologische veranderingen nog gering. Na het eerder beschreven breken van de omhulling en het daarop volgende vrijkomen van excrementen, worden de primaire deeltjes daarin steeds minder duidelijk zichtbaar. Na verloop van tijd verkrijgen de excrementen zelfs een geheel glad oppervlak en zien ze eruit alsof ze massief zijn. Dit alles nog steeds onder behoud van vorm en individueel karakter. Vervolgens verkleven ze onderling, waardoor dus grotere aggregaten worden gevormd. Tenslotte vloeien ze samen tot een grotere, gladde, massief uitziende massa. Het is duidelijk dat door deze agglomeratie de ruimtever-

[1]) Minderman (1961) meldt, dat de excrementen van *Cephalcia alpina* in Drentse lariksbossen wel 10 à 15 jaren herkenbaar blijven.
De term veroudering werd, zonder deze te definiëren, reeds gebruikt door Jongerius (Landbouwk. Tijdschr., dec. 1962).

15



16



17

deling anders wordt. In de H-horizont ontstaan daardoor dan ook meer grote holten. Een en ander wordt duidelijk aangetoond met de figuren 10, 11, 15-17 en tabel 2.

Hoewel hiervóór niet genoemd, treedt ook in het profiel onder Amerikaanse eik veroudering op, echter geheel anders. Hier vallen de *Oribateï*-excrementen na verloop van tijd spontaan uiteen. Bovendien spelen in dit profiel schimmels een belangrijke rol, onder meer in de H2-horizont (zie aldaar).

Opvallend is dat de basis van de H-horizont voor een groot deel bestaat uit excrementen van de *Adela*-larve, zowel verse als verouderende. De verse excrementen zijn hier vaak losser van opbouw en bevatten ook materiaal van geconsumeerde kleine wortels. Deze horizont doet sterk denken aan hetgeen Zachariae (1965) heeft geschreven over accumulatie van excrementen van emelten, die materiaal uit de F1-horizont consumeerden, doch door hun lengte tot aan de minerale ondergrond reikend daar hun excrementen zouden deponeren. In de H2-horizont kan nog een enkel naaldfragment met weefselstructuur voorkomen. Gezien dit feit alsook de nog, hoewel weinig, plaatsvindende vermodering, zou het juister zijn bovengenoemde horizont aan te duiden als een H2(F2)-horizont.[1])

Bovenstaand organisch profiel kan volgens Kubiëna (1953) worden geclassificeerd als 'Grobmoder' (Ruwe moder).

Vorming van A1(2)-horizont en herkomst van de humusaggregaatjes, alsmede vorming van een initiële podzol-B-horizont

Voor de herkomst van de humusaggregaatjes in de minerale bodem wordt men verwezen naar hetgeen hierover gezegd werd van het profiel onder

[1]) Hiermee wordt bedoeld een H2-horizont met F2-kenmerken.

Fig. 15, 16 en 17. Verouderingsproces van Phtiracaridae-excrementen
Fig. 15, 16 and 17. Ageing process of Phtiracaridae excrements
Stadium 1. Tussen microbiologisch aangetaste naalden in het midden van de F2-horizont ligt een naald, die volledig gemineerd en opgevuld is met excrementen. De moeilijk aantastbare epidermis blijft de excrementen als een beschermende mantel omhullen (vergrotingsfactor 26)
Stage 1. A needle entirely mined and filled with excrements rests between microbiologically attacked needles in the middle of the F2 horizon. The epidermis which resists attack continues to form a protective coating around the excrements (26 × natural size)
Stadium 2. Aan de basis van de F2-horizont is de epidermis van de naalden vaak zo sterk verweekt, dat deze tenslotte breekt en de excrementen eruit vallen. In dit stadium bezitten de excrementen nog steeds hun individuele karakter (vergrotingsfactor 26)
Stage 2. At the foot of the F2 horizon the epidermis of the needles is often so softened that it finally breaks and the excrements roll out. At this stage the latter still retain their individual character (26 × natural size)
Stadium 3. In de H2-horizont treedt 'interne vervloeiing' op. Vervolgens verkleven de vrijgekomen excrementen onderling tot grotere aggregaten en vloeien tenslotte tot één massa ineen, waarin nog vaag de contouren van de individuen zijn te onderscheiden (links op de foto). Vergrotingsfactor 105
Stage 3. 'Internal deliquescence' occurs in the H2 horizon. The exposed excrements then adhere to each other to form larger aggregates and finally deliquesce to a single mass in which the outlines of the individuals can still be faintly distinguished (left of photo). 105 × natural size

Amerikaanse eik. Daarbij moet dan wel worden opgemerkt dat de aggregaatjes in het profiel onder Douglas-spar beter gevormd en in droge toestand hard zijn en dat gele coatings pas op ca. 22 cm diepte worden gevormd.

DISCUSSIE

Invloed van strooisel op morfologie van humusprofiel

Het verschil in aantastbaarheid tussen strooisel van Douglas-spar en van Amerikaanse eik heeft voor de morfologie van het humusprofiel een aantal interessante consequenties:

1. *Verschillen in fauna.* Het strooisel van Amerikaanse eik wordt voornamelijk vermoderd door *Diptera*-larven en secundair verwerkt door regenwormen. *Oribateï* verwerken voornamelijk de moeilijkste delen (grotere wortels, takken, bladnerven).

Het moeilijker aantastbare strooisel van Douglas-spar wordt voor een zeer groot deel vermoderd door *Phtiracaridae*, juist omdat deze dieren zich uitstekend kunnen voeden met moeilijker verwerkbaar materiaal. Doordat deze dieren een minerende leefwijze volgen, zijn ze uitstekend geschikt voor verwerking der naalden, waarin ze bovendien beter beschermd worden tegen uitdrogen. Zo kon *Steganacarus striculus* zich hier wel, maar op eikeblad niet handhaven. *Diptera*-larven voelen zich in sparremateriaal veel minder thuis en voor regenwormen is het sparremateriaal volkomen ongeschikt, waardoor ze dan ook volledig ontbreken.

2. *De verwerking van de strooisels geschiedt verschillend,* ook door een zelfde diersoort. Dit laatste is duidelijk aangetoond voor de *Mycetophilidae*-larven. Strooisel van Amerikaanse eik wordt snel, van Douglas-spar langzaam vermoderd. Het gevolg hiervan is een verschil in horizontdikte tussen de beide profielen. Onder Douglas-spar is daardoor de L-laag relatief dik (2 cm) en de H-horizont juist relatief dun (1,5 cm). Onder Amerikaanse eik is het juist andersom: een relatief dunne L-laag (0,5 cm) en een relatief dikke H-horizont (3 cm) (zie pag. 81 en 82 en ook de figuren 2 en 10). Het zal een algemeen geldende regel zijn, dat hoe moeilijker het strooisel te verwerken is, door welke oorzaak dan ook, de L-laag relatief dikker en de H-horizont relatief dunner is.

Ook is de fragmentatie van de sparrenaalden door de primaire consumenten, ongeacht welke dat nu wel zijn, veel sterker dan die van het eikeblad. Bovendien gaat bij primaire consumptie de structuur van de sparrenaalden al direct geheel verloren, uitgezonderd bij consumptie door grote emelten, en hebben de afgebeten deeltjes veelal een harsachtig uiterlijk.

De afgebeten deeltjes van eikeblad zijn groter en hebben vaak nog weefselstructuur. Een mogelijke verklaring hiervoor is, dat het gemakkelijk te vervormen, weke, eikeblad door de dieren gemakkelijker in grote stukken wordt opgenomen dan het stugge materiaal van de sparrenaalden, dat slechts door systematisch afknabbelen kan worden geconsumeerd.

3. *De kwaliteit van de excrementen verschilt.* Juist het stugge sparrematerial wordt in het darmkanaal van alle betrokken dieren stevig samengebald tot vaste excrementen. De gevolgen hiervan, en van de slechte aantastbaarheid van het materiaal zijn, dat de excrementen duurzaam zijn en dat een karakteristiek verouderingsbeeld ontstaat.

Na consumptie van eikeblad worden weliswaar goedgevormde, doch geen stevige, excrementen geproduceerd, die reeds na korte tijd hun vorm verliezen. De veroudering is onder Amerikaanse eik dan ook minder spectaculair.

Uit bovenstaande punten volgt, dat hoewel de bodemfauna dus een belangrijke rol speelt bij de vorming van het humusprofiel, het toch de vegetatie is, die het afbraakpatroon vastlegt. Door haar eigenschappen bepaalt de vegetatie welke dieren aanwezig zijn en op welke wijze de afbraak geschieden zal; m.a.w. de aanwezige fauna is een functie van de vegetatie: *Steganacarus striculus* kon zich op eikeblad niet handhaven, *Nothrus silvestris* kon zich op sparrematerial moeilijk handhaven.

Invloed van de fauna op de morfologie van het humusprofiel

Uit het onderzoek is voorts gebleken dat een profiel wat milieu-omstandigheden betreft weliswaar gekarakteriseerd wordt door de totale levensgemeenschap, maar dat voor de morfologie van het humusprofiel slechts enkele saprofage leden van die gemeenschap direct verantwoordelijk zijn. Het is dan ook doeltreffender de humusprofielen te karakteriseren met deze direct verantwoordelijke fauna (karakterisering op functionele basis). Gezien de bepalende invloed van deze dieren op de morfologie van het humusprofiel kunnen zij kortweg worden aangeduid als 'bodemmorfologisch karakteristieke fauna'. Hierbij dient te worden opgemerkt dat het bodemmorfologisch karakteristiek zijn niet per se gecorreleerd behoeft te zijn met de aantallen, waarin deze dieren voorkomen. Doorslaggevend zijn hun verrichtingen, ten gevolge waarvan het humusprofiel ontstaat.

Hiervan uitgaande komen we tenslotte voor de bestudeerde profielen tot de volgende rangschikking van de fauna, die gebaseerd is op de kwantitatief verwerkte hoeveelheid (tabellen 1 en 2):

Amerikaanse eik	Douglas-spar
Mycetophilidae-larven	*Phtiracaridae:*
Dendrobaena rubida	*Steganacarus striculus*
Nothrus silvestris	*Rhysotritia duplicata*
(+ Rhysotritia minima)	*Rhysotritia minima*
Tipulidae-larven	*Mycetophilidae*-larven
*Enchytraeën (*vnl. *Marionina Clavata)*	*Adela*-larven
Onychiurus quadri ocellatus	*Tipulidae*-larven
	*Enchytraeën (*vnl. *Cognettia sphagnetorum)*

Morfologie en genese van het humusprofiel zullen, oppervlakkig gezien, parallel lopen. Het is echter denkbaar dat voor de genese ook nog, morfolo-

gisch niet waarneembare, zoögene activiteit moet plaats vinden. Men zou dus ook kunnen spreken van een 'pedogenetisch karakteristieke fauna', die dan bestaat uit de 'bodemmorfologisch karakteristieke fauna', mogelijk uitgebreid met nog een aantal andere soorten.

SAMENVATTING

Bestudeerd werd de genese van het humusprofiel, opgebouwd uit materiaal afkomstig van twee verschillende vegetaties (Douglas-spar en Amerikaanse eik) op droge zandgrond.

Van de genetische processen zijn de faunistische wel zeer belangrijk en tevens spectaculair.

Het onderzoek was speciaal gericht op de vragen:

a. welke is de rol van de fauna in de verwerking van het strooiselmateriaal?

b. indien er verschillen tussen beide humusprofielen worden aangetroffen, waardoor zijn deze verschillen dan veroorzaakt en in hoeverre is de fauna wellicht hiervoor verantwoordelijk?

Twee variabelen werden dus bestudeerd: het uitgangsmateriaal (strooisel) en fauna. Om andere invloeden zoveel mogelijk uit te sluiten werden de profielen op korte afstand van elkaar gekozen (20 m), bovendien ontbrak een onkruid- en struikvegetatie (homogeen strooisel).

Ter bestudering van het gestelde werden beide profielen beschreven, zowel macro- als micromorfologisch, het laatste met behulp van mammoetslijpplaten. Daarnaast werd de fauna geanaliseerd, de waarschijnlijk humusbiologisch belangrijke leden geïsoleerd en gekweekt. Door de vraatbeelden, excrementen en het gedrag van de gekweekte dieren te bestuderen werd het mogelijk hun sporen in het profiel te identificeren en zelfs te kwantificeren.

Aan de hand van deze analyses kwam vast te staan, dat van alle aanwezige diersoorten er slechts enkele direct verantwoordelijk zijn voor de verwerking van het strooiselmateriaal. Gezien de invloed van deze direct verantwoordelijke dieren op de morfologie van het profiel worden deze aangeduid met 'bodemmorfologisch karakteristieke fauna'.

Hoewel de direct verantwoordelijke fauna in beide profielen verschilt, waardoor het morfologisch beeld ook anders is, moeten de verschillen tussen de humusprofielen toch in eerste instantie geweten worden aan de verschillen in het strooisel.

Het blijkt namelijk dat verwerking van het strooisel afkomstig van Douglas-spar aanmerkelijk moeilijker is dan van de Amerikaanse eik, m.a.w. de samenstelling van de fauna wordt voor een groot deel bepaald door de samenstelling van het strooisel. Door dezelfde oorzaak verloopt ook het verouderingsproces van de excrementen verschillend.

De eigenschappen van de minerale bodem (chemisch arm en grofzandig) te zamen met de ongunstige samenstelling van het strooisel (met name van Douglas-spar) zijn er de oorzaak van dat er geen biologische homogenisatie plaatsvindt, maar wel accumulatie van organische stof in een organisch profiel, dat scherp begrensd is ten opzichte van het onderliggende minerale profiel (Auflage humus).

Het humusmateriaal in de minerale bodem bestaat voor een groot deel uit mechanisch ingespoelde faecale delen vanuit het organische profiel. In de minerale bodem vindt tenslotte de voltooiing van de afbraak van de organische stof plaats in een horizont, waar het ingespoelde materiaal verkleurt naar geel, uitéénvalt, om de zandkorrels een coating vormt en mineraliseert. Hierin speelt waarschijnlijk ijzer een belangrijke rol (initiële podzol-B-horizont).

Het op de minerale bodem liggende organische profiel vormt dus één geheel met de humus in de minerale bodem. Het gehele afbraakpatroon van de organische stof, beginnend in de L-laag en eindigend in de minerale bodem, dat zich uit in de vorm van een profiel, waarin genetische horizonten, werd genoemd het 'humusprofiel'.

Er werd ook uiteengezet waarom benamingen als humusvorm en humustype werden vermeden en waarom gesproken kan worden van horizonten in het humusprofiel.

NASCHRIFT

Dit onderzoek was mogelijk dank zij de medewerking en de gastvrijheid van Dr. Ir. A. Jongerius (hoofd afdeling Micropedologie van de Stichting voor Bodemkartering te Wageningen) en Dr. J. van der Drift (hoofd afdeling Bodembiologie van het ITBON te Arnhem. Aan beide heren wil ik op deze plaats mijn dank betuigen.

Januari 1968

SUMMARY

A study was made on the genesis of the humus profile built up of material from two different vegetations (Douglas fir and Red oak) on dry sandy soil.

Of the genetic processes, the faunistic are extremely important as well as being spectacular.

The investigation dealt with the following questions in particular:–

1. what is the part played by the fauna in the conversion of the litter to humus?
2. if differences are found between two humus profiles, what is their cause and to what extent could the fauna be responsible for such differences?

Thus two different variables were studied, the starting material (litter) and fauna. To exclude undesirable effects as far as possible and to ensure that conditions were as similar as possible, two profiles were selected a short distance (20 metres) apart. Weed and brushwood vegetation was also absent (homogeneous litter).

In order to study this subject two profiles were macro- en micromorphologically described with the aid of mammoth-sized thin sections. The fauna was also analysed and members presumably important for humus biology were isolated and cultured. By studying the feeding patterns, excrements and behaviour of the fauna cultured it was found possible to identify and even to quantify their traces in the profile.

These analyses established that of all the species present only a few were

directly responsible for converting the litter into humus. In view of the influence of these directly responsible fauna on the morphology of the profile they are designated 'soil-morphologically characteristic fauna'.

Although the fauna directly responsible differ in the two profiles, the result being a different morphological pattern, the differences between the humus profiles must be primarily due to differences in the litter, since the digestion of litter originating from Douglas fir is a considerably more difficult process than the digestion of Red oak litter; in other words the composition of the fauna is largely determined by that of the litter.

This also explains differences in the ageing process of excrements.

Owing to the properties of the mineral soil (chemically deficient and coarse sandy) and the unfavourable composition of the litter (especially the Douglas fir litter) there is no biological homogenisation but an accumulation of organic matter in an organic profile which is clearly marked off from the subjacent mineral profile (overlying humus).

Much of the humus material in the mineral soil consists of faecal parts mechanically illuviated from the organic profile. The organic material is finally broken down in the mineral soil in a horizon where the illuviated material turns yellow, falls apart, coats the sand grains and becomes mineral. Iron is probably an important factor in this process (initial podzol-B horizon). In this way the organic profile overlying the mineral soil is integrated with the humus in the latter.

The entire decomposition pattern of the organic material, starting in the L layer and ending in the mineral soil, and shown in the form of a profile with genetic horizons, is termed the 'humus profile'.

It is also explained why such expressions as 'humus form' and 'humus type' are avoided and why it is possible to speak of horizons in the humus profile.

LITERATUUR

Babel, U., 1964: Dünnschnittuntersuchungen über den Abbau lignifizierten Gewebe im Boden. (In 'Soil Micromorphology', 15–22; A. Jongerius, editor. Amsterdam).

Bakker, H. de en J. Schelling, 1966: Systeem van bodemclassificatie voor Nederland. De hogere niveaus. Wageningen.

Doeksen, J. and J. van der Drift (editors), 1963: Soil Organisms. North-Holland Publishing Company, Amsterdam.

Drift, J. van der, 1949: De bodemfauna in onze bossen. Nederlands Bosbouw Tijdschrift, nr. 2, 31–43; nr. 3, 67–76.

Drift, J. van der, 1965: De effecten van dierlijke activiteit in de strooisellaag. Vakblad voor Biologen, nr. 2.

Elton, E. T. G. and H. C. Holleman, 1965: Fluon barriers for confining non-flying insects in open containers. Entomologische berichten, deel 25, 1. IX.

Gisin, H., 1949: Example du developpement d'une biocenose dans un tas de feuilles en decomposition. Mitt. Schweiz. ent. Ges., *22*, 422.

Hartmann, F., 1951: Der Waldboden. Österreichisches Produktivitäts-Zentrum, Wien.

Hartmann, F., 1965: Waldhumusdiagnose auf biomorphologischer Grundlage. Springer-Verlag, Wien. New-York.

Jongerius, A., 1957: Morfologische onderzoekingen over de bodemstructuur (dissertatie); Bodemkundige studies, nr. 2. Wageningen.

Jongerius, A., 1961: De micromorfologie van de organische stof. (in 'Bodemkunde', 43–58; Ministerie van Landbouw en Visserij).

Jongerius, A., 1963: Optic-volumetric measurements on humusforms. (in 'Soil Organisms', 137–148; Doeksen, J. and J. van der Drift, editors).
Jongerius, A. (editor), 1964: Soil Micromorphology; Elsevier Publishing Company, Amsterdam/London/New York.
Jongerius, A. and G. Heintzberger, 1963: The preparation of mammoth-sized thin sections. Soil Survey papers no. 1, Wageningen.
Jongerius, A. and J. Schelling, 1960: Micromorphology of organic matter formed under the influence of soil organisms, especially soil fauna. Trans. 7th. Intern. Cong. Soil Sci., Madison, U.S.A. II, 702–710.
Kevan, D. Keith Mc E. (editor), 1955: Soil Zoology. Proceedings of the University of Nottingham Second Easter School in Agricultural Science, London.
Kononova, M. M., 1961: Soil organic matter. Oxford/London/New York/Paris.
Kubiëna, W. L., 1953: Bestimmungsbuch und Systematik der Böden Europas. Stuttgart.
Kubiëna, W. L., 1955: Die Bedeutung des Begriffes 'Humusform' für die Bodenkunde und Humusforschung. Zeitschr. für Pflanzenern. Düng. Bodenk., *69*, 3–7.
Kühnelt, W., 1950: Bodenbiologie mit besonderer Berücksichtigung der Tierwelt. Wien.
Kühnelt, W., 1957: Die Tierwelt der Landböden in ökologischer Betrachtung; Verh. Dtsch. Zool. Ges., Graz, 39–103.
Kühnelt, W., 1961: Engelse uitgave van 'Bodenbiologie', 1950.
Mason, B. and O. Gilbert, 1954: Presence of a Peritrophic Membrane in Diplopods. Nature, *174*, 1022.
Meyer, F. H., 1959: Untersuchungen über die Aktivität der Mikroorganismen in Mull, Moder und Rohhumus. Archiv. für Mikrobiologie, *33*, 149–169.
Meyer, F. H., 1962: Vergleichende Mikrobiologie und Mikromorphologie der Humusbildung eines Buchen – und Fichtenbestandes auf Basaltbraunerde; Zeitschr. für Pflanzenern. Düng. Bodenk., *97*, 234–243.
Minderman, G., 1961: Enige facetten van het Bodemleven. (in 'Bodemkunde', 7–15; Ministerie van Landbouw en Visserij).
Murphy, P. W. (editor), 1962: Progress in Soil Zoology. London.
Ramann, E., 1911: Bodenkunde. Berlin.
Richtzenhain, H., 1955: Über die Frage der Lignin-Kohlenhydrat-Bindung im Holz. Zeitschr. für Pflanzenern. Düng. Bodenk., *69*, 25–32.
Schaller, F., 1962: Die Unterwelt des Tierreiches. Berlin/Göttingen/Heidelberg.
Scheffer, F. und B. Ulrich, 1960: Humus und Humusdüngung. Band I. Stuttgart.
Schmidt, E. L. and R. L. Starkey, 1951: Soil microorganisms and plant growth substances; II. Transformations of certain B-vitamins in soil. Soil Science, *71*, 1951, 221–231.
Schuster, R., 1956: Der Anteil der Oribatiden an den Zersetzungsvorgängen im Boden. Z. Morph. und Ökol. Tiere, Bd. 45, 1–33.
Winter, A. G., 1955: Untersuchungen über Vorkommen und Bedeutung von antimikrobiellen und antiphytotischen Substanzen in natürlichen Böden. Zeitschr. für Pflanzenern. Düng. Bodenk., *69*, 224–233.
Winter, A. G. und L. Willeke, 1952: Naturwissenschaften 39, 45 (1952a, c) en 39, 190 (1952d) en 39, 236 (1952f).
Wittich, W., 1939: Untersuchungen über den Verlauf der Streuzersetzung auf einem Boden mit Mullzustand. Forstarchiv, *15*, 96.
Zachariae, G., 1965: Spuren tierischer Tätigkeit im Boden des Buchenwaldes. Forstwissenschaftliche Forschungen, *20*, Hamburg/Berlin.