

## Hun evolutionaire oorsprong en historiek

# Bodems en bomen

TEKST: HOWARD THOMAS, EMERITUS HOGLERAAR, IBERS, ABERYSTWYTH UNIVERSITY

VERTALING: RUBEN ROGIER, GECERTIFICEERD BOOMVERZORGER

De evolutionaire relaties tussen bossen, graslanden en mensen hebben een diepgaande invloed uitgeoefend op terraformatie, niet enkel op en via direct zichtbare landschappen, maar ook (en waarschijnlijk met name) ondergronds. Dit artikel onderzoekt hoe deze interacties hebben gespeeld op diverse momenten in de geschiedenis van de landflora en de komst van mensachtigen, en wat hun gevolgen zijn geweest voor de duurzaamheid van bodems.

## Kort overzicht van de evolutie van landplanten

Bijna een half miljard jaar geleden begonnen kleine, sprieterige, wortelloze, bladloze planten de overgang te maken van het aquatisch milieu naar de aardse omgeving (Plackett & Coates, 2016). In een, geologisch gezien, relatief korte tijdsspanne, loste evolutie de problemen op van een leven buiten water en werden pionierplanten reusachtig: in de periode van het devoon kwamen de bomen. Bossen werden het globaal dominante vegetatietype vanaf het midden van het devoon (rond 380 miljoen jaar geleden; Berner, 1997). Heel weinig vertegenwoordigers uit het vroege pteridofyten-bos (*noot van de vertaler: 'wouden van sporenvatplanten'*) bestaan vandaag nog; een voorbeeld van een levend fossiel is ginkgo (Gordenko & Broushkin, 2015).

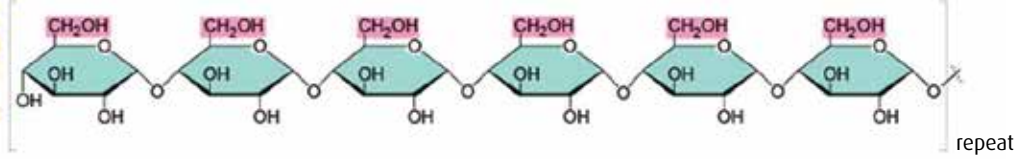
Algemeen gesproken ontstond bij de verschijning van zaad- en bloeiende planten (140 miljoen jaar geleden of eerder; Wikström et al., 2001; Herendeen et al., 2017) een trend van langlevende bomen en klonen naar planten die, door aanhoudend juveniele kenmerken en vroegtijdige reproductieve ontwikkeling, leefden volgens het principe 'leef snel, sterf jong' (Thomas, 2017a). Eenzaadlobbigen en tweezaadlobbigen ontwikkelden zich meer dan 100 miljoen jaar geleden uit elkaar (Doyle et al., 2008) en grassen verschenen later, ongeveer 60-70 miljoen jaar geleden (Prasad et al., 2011). Door gras gedomineerde ecosystemen namen toe vanaf 50 miljoen jaar geleden.

Mensachtigen verschenen de laatste 3 tot 7 miljoen jaar (Raven & Thomas, 2010). Voorouders van de grassoorten die heden ten dage de mens voeden kunnen teruggevoerd worden tot de tijd waarin de eerste mensachtigen beginnen te verschijnen, en die daarmee het pad effenden voor de opkomst van de landbouw (Thomas, 2017a).

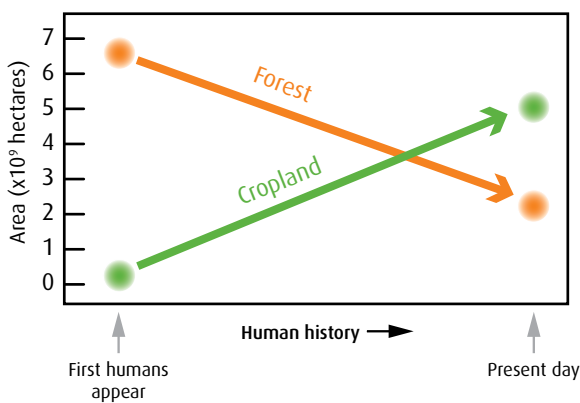
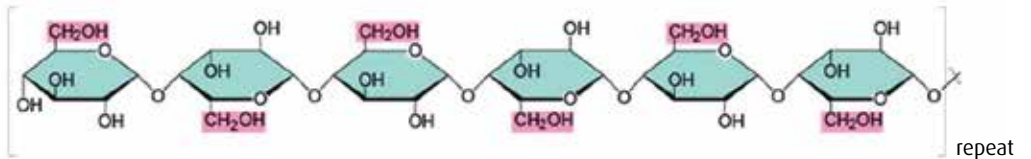
De sleutelfactor in de zich ontwikkelende relatie tussen grasland – en later graansoorten, en menselijke evolutie – was suiker. Zetmeel veroorzaakt een hoogglycemische piek en beïnvloedde op ingrijpende wijze de grootte van het menselijke brein, de vorm van de schedel en het spijsverteringsstelsel en, als gevolg daarvan, gedrag en cultuur (Hardy et al., 2015). Zetmeel is de op één na meest overvloedige bron van suiker: ruwweg de helft van de globale biomassa bestaat uit cellulose. Mensen kunnen zelf geen cellulose verteren, maar grasland wordt druk bevolkt door dieren die dat wel kunnen. Vlees en zuivel zijn bronnen van proteïnes en vet, maar wat nog belangrijker is: jagen, hoeden van dieren en veeteelt bieden toegang tot cellulose (Thomas, 2017b). Het antropoceen kent vele definities; één daarvan (Lewis & Maslin, 2015) is dat dit het tijdperk is van de menselijke afhankelijkheid van zetmeel en cellulose. 'Verlichte' culturen mogen dan wel bomen respecteren en ontbossing en aftakeling van het milieu betreuren, maar in feite deelt de overgrote meerderheid van de mensheid deze houding niet en hakt en brandt ze er lustig op los (fig. 1).



starch



cellulose



Figuur 1 Bossen betalen de prijs voor de menselijke verslaving aan de suikers in zetmeel en cellulose. Ongeveer 50% van de wereldwijde bosbedekking is verloren gegaan bij de uitbreiding van de menselijke populatie en de oppervlakte aan akkerbouwland.

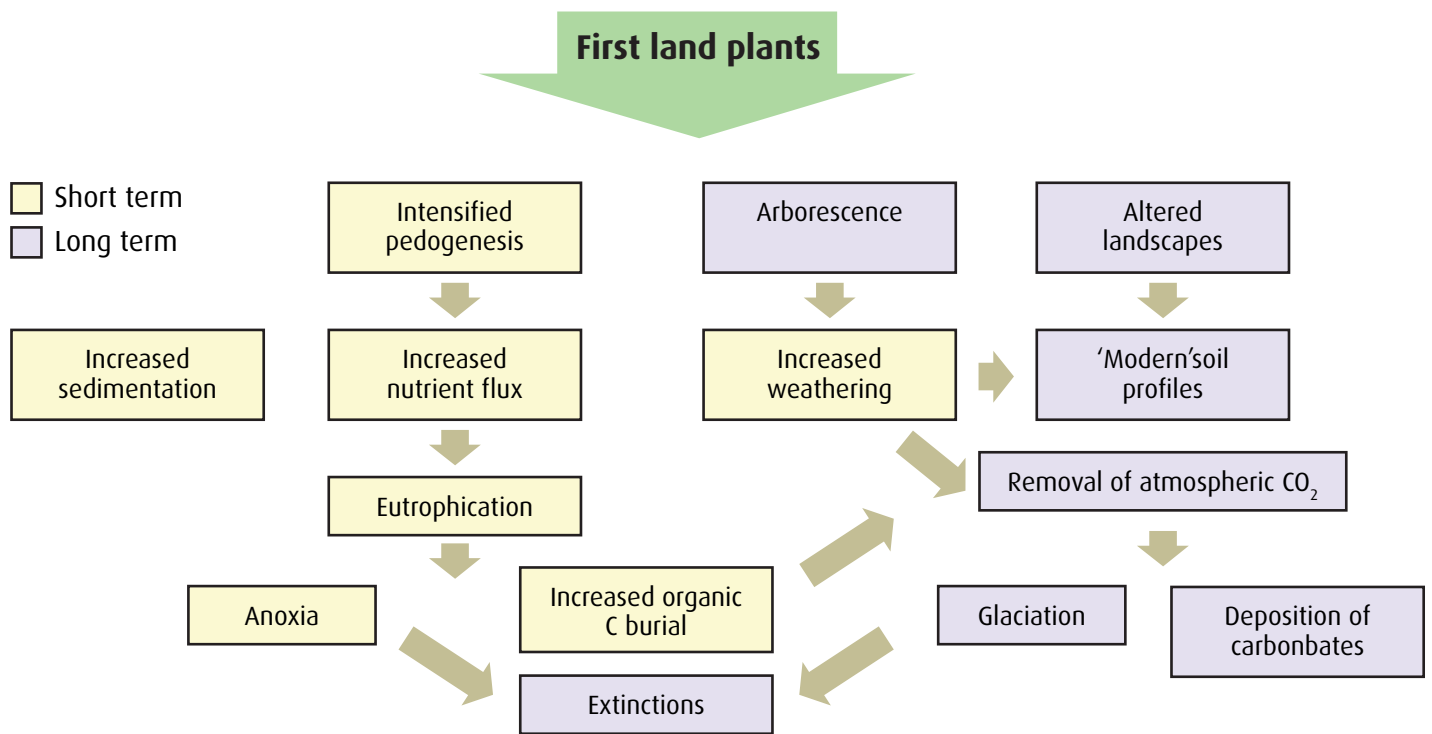
In de loop van de menselijke geschiedenis is een geschatte 2,4 tot 3,4 x 10<sup>9</sup> hectare (42-51%) aan bosareaal verloren gegaan. De hedendaagse oppervlakte aan akkerland is van dezelfde grootte-orde: rond 5 x 10<sup>9</sup> hectare (Thomas, 2017a). Hoewel hierbij niet eenvoudigweg het ene landgebruik een-op-een het andere vervangt, behoren de voedsel-, voer-, vezel- en brandstofnoden van de mensheid zeker tot de krachtigste aanstichters van ontbossing. Dit dateert nog uit de beginjaren van de menselijke evolutie, toen grassen ons als huurlingen inlijfden in hun oorlog tegen bomen, en we ons als soldaat lieten omkopen met wat gepolymeriseerde glucose. Elkeen van ons, hoe machtig ook, is en blijft geknecht door gras – niet enkel als een bron van voedsel, maar ook voor onze ontspanning en ons plezier (Thomas, 2017a).

### De vroegste bodems en de vroegste wortels van de vroegste landplanten

Om te kunnen overleven op land, moesten de pas aangekomen planten structurele steun en verankering ontwikkelen, alsook waterdichtheid en de middelen om voedingsstoffen en water te bekomen en te verplaatsen. Maar veel verregaander dan de aanpassing van de plant aan de nieuwe omgeving was de ontwikkeling van wortels (Bardgett et al., 2014). De eerste landplanten (zoals die van de flora van Rhynie) (noot van de vertaler: naam van een Schots dorpje waar een uitzonderlijk goed bewaard fossiel is gevonden van de vroegste landplanten), gedateerd op 407 miljoen jaar geleden (Edwards et al., 2018), ontbeerden wortels; ze waren afhankelijk van wortelstokken en knolachtige structuren met wortelharen voor verankering en de opname van voedingsstoffen en water. Plantschimmel-allianties dateren van de vroegste periode van leven op land (Strullu Derrien et al., 2018). Arbusculair mycorrhiza-achtige samenwerkingsverbanden zijn geïdentificeerd bij (blad)mossen en vroege vaat-

## In de periode van het devoon kwamen de bomen

planten, en mycorrhizering en boomvorming zijn nauw verbonden. Globaal gezien is het belang van bodemschimmels en mycorrhizale systemen voor plantevolutie niet te overschatten. Wortels ontwikkelden zich gefragmenteerd en stapsgewijs en onafhankelijk in meerdere grote clades tijdens het devootijdperk (416-360 miljoen jaar geleden), toen de functionaliteit en complexiteit snel toenamen (Hetherington & Dolan, 2018). Wortels vergemakkelijkten vertering, pedogenese (bodenvorming) en positieve terugkoppelings-effecten op plantontwikkeling, met wereldwijde gevolgen (Algeo & Scheckler, 1998). Kortetermijngevolgen zijn onder meer intensievere pedogenese, vrijgave van voedingsstoffen, vermesting, zuurstofgebrek en opslag van organische koolstof (fig. 2). Op langere termijn was er een trend richting de boom-levensvorm, ingrijpende wijzigingen in landschaps- en bodemprofielen, transfers op grote schaal van atmosferische koolstof naar bodems en kalksedimenten (denk aan de krijtrotsen van Dover bijvoorbeeld), en periodes van ijstijden en uitstervingen.



Figuur 2 De samenwerking tussen planten en bodem tijdens de evolutie van leven op land had wereldwijde gevolgen.

### Terravorming bij bomen uit het devoon

Een koerswijziging in plantgrootte vond plaats in het devoon (Algeo & Scheckler, 1998). Bomen zijn groot en taai, een gevolg van het feit dat de meeste van hun cellen (meer dan 95%) dood zijn (Thomas, 2016). Bossen in het devoon huisden een resem aan boomvormen (Kenrick & Strullu-Derrien, 2014). De stamvoet van *Cladoxylopsida* (Gilboa trees) (noot van de vertaler: berggehucht in de staat New York waar een 385 miljoen jaar oud gefossiliseerd bos is gevonden) had mangroveachtige luchtwortelmantels die waarschijnlijk een functie hadden in watergeleiding en steun, alsook in absorptie (Driese et al., 1997). Andere boomvormen in het devoon hadden grotere en diepere wortelsystemen (Morris et al., 2015). Boomwortels zijn immens sterk, in staat om de hardste rotsen te breken en om de bodem fysisch te verstoren (Pawlik et al., 2016); zoals onfortuinlijke huis-eigenaren af en toe tot hun spijt ontdekken wanneer ze geconfronteerd worden met het probleem van verzakking. Geprogrammeerde afstoting van cellen, weefsels en organen, en een levensstijl van weggooien, vormen de essentie van boomontwikkeling en -adaptatie (Thomas, 2017a). Plantstrooisel droeg in hoge mate bij tot evolutionaire en geochemische veranderingen in het devoon en latere tijdperken (Algeo & Scheckler, 1998).

Bij het begin van leven op land, was de atmosferische CO<sub>2</sub>-concentratie 20 keer hoger dan vandaag. De opkomst van bossen in het devoon was een hoofdoorzaak van afnemende atmosferische CO<sub>2</sub> in de aanloop naar het carbonifeer en het perm, die op het devoon volgden. Dit omgekeerde broeikaseffect resulteerde in een verlengde ijstijd (Royer et al., 2004).

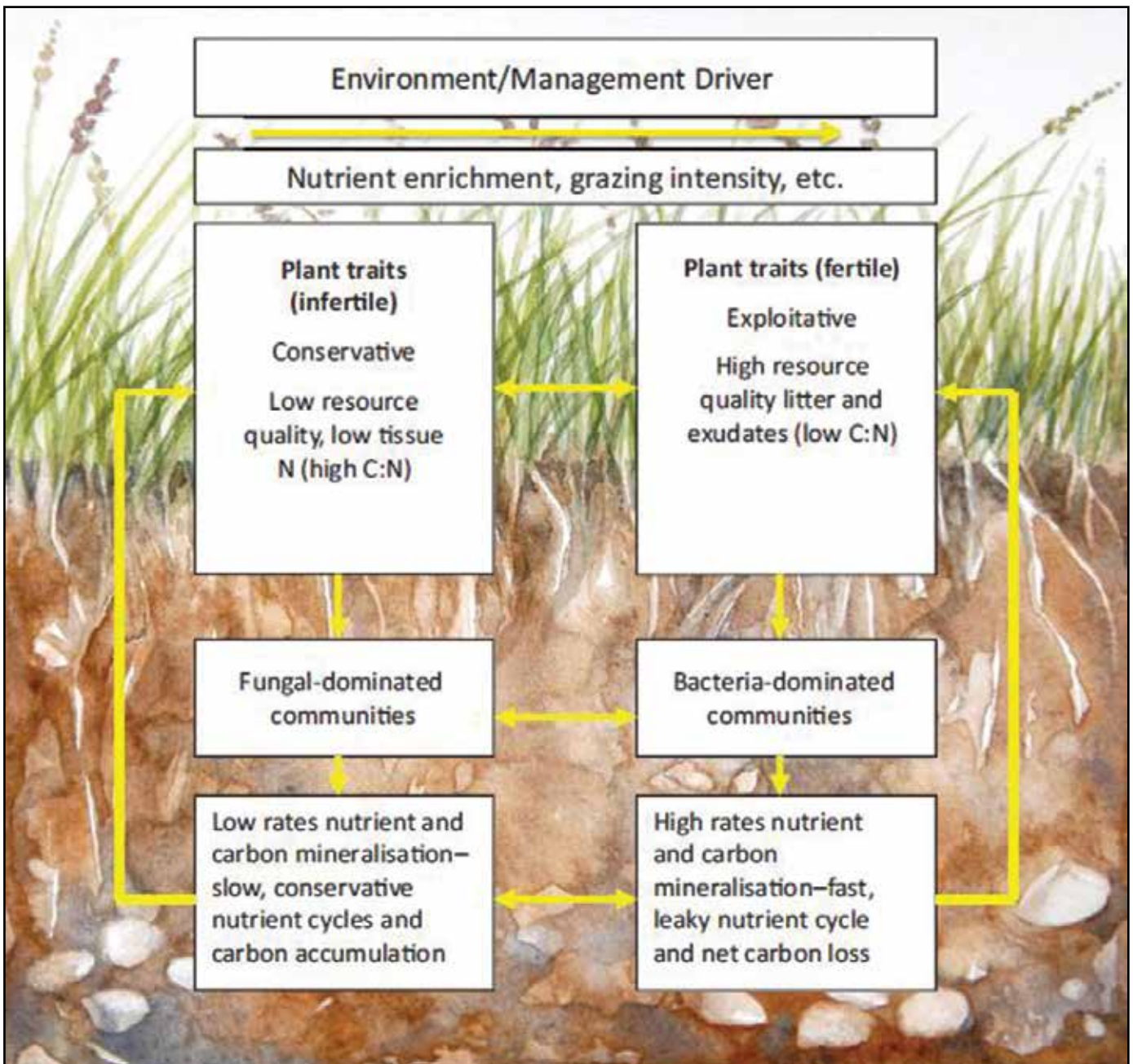
### Boom-gras oorlogsvoering gaat ondergronds

De levenswijze 'gras' verscheen rond 70 miljoen jaar geleden en verschilt fundamenteel van die van bomen (ik noem grassen 'antibomen'), in het bijzonder wat betreft scheut- en wortelarchitectuur en de locatie van groeipunten. Graslandecosystemen breidden enorm uit vanaf ongeveer 50 miljoen jaar geleden (Strömberg, 2011). Grassen zijn, anders dan bosbomen, aangepast aan grazen en stuktrappen. De karakteristieke biologieën en ecologieën van graslandsoorten, en de dieren die hen begrazen, zijn het resultaat van antagonistische coëvolutie (Pennington & Hughes, 2014). Vuur bevoordeelt graslandsoorten boven bossen; het is een natuurlijke en essentiële milieufactor in vele regio's in de wereld en wordt wel eens de 'globale herbivoor' genoemd (Bond & Keeley, 2005). Sommige houtige soorten in habitats die onderhevig zijn aan vuur, hebben zich aangepast door ondergronds te gaan – bijvoorbeeld de geoxyleen (noot van de vertaler: planten met enkel een grote verhoutte structuur ondergronds) die de Zuid-Afrikaanse 'ondergrondse wouden' vormen (Maurin et al., 2014). Grassen ontginnen gretig de grond voor silicaten, die ze afzetten als stevige oppervlaktestructuren (fytolieten). Naarmate graslanden uitbreiding kenden, begonnen fytolieten – vrijgekomen door vuur, begrazing en rotting – op te duiken in het mariene gegevensbestand en was er een daaropvolgende piek in de populaties van siliciumhoudende diatomen en in de productiviteit van oceanen (Falkowski et al., 2004). Op zijn beurt onttrok dat meer CO<sub>2</sub> uit de atmosfeer en droeg dit bij tot een nieuwe ijstijd. Dergelijke globale gevolgen van plant-bodeminteracties zijn terugkerende thema's tijdens de evolutie.

Het ecosysteem van de savanne is een voorbeeld van hoe bomen en grassen coëxisteren en concurreren. Savannebomen groeien in uitgestrekte gebieden van licht ontvlambare grassen en zijn, in tegenstelling tot bosbomen, aangepast geraakt aan vuur en aan bovengronds afgrazen en ondergrondse competitie voor grondstoffen. De vestiging van bosbomen wordt verhinderd door herbivoren, maar anderzijds kunnen dergelijke bomen beschaduwing inzetten om de – door grassen uitgeoefende ondergrondse – weerstand tegen indringing te overwinnen (Priyadarshini et al., 2016). Modelleren van de relatie tussen bosbomen en savannebomen en grassen leidt tot de eerder contra-intuïtieve conclusie dat savannebomen, door matiging van hun potentie om hun grasburen weg te concurreren, indringing van agressieve bosbomen uit de baai kunnen voorko-

men. Ratajczak ea. (2017) noemen dit de ‘vijand van mijn vijand’-hypothese. Ondergrondse competitie is een sterk bepalende factor van ecosysteemsamenstelling en speelt zich af doorheen een complex netwerk van plantenkenmerken en bodemkringlopen (fig. 3). Aan het ene uiterste zijn snel oprukkende graslandtypes, aan het andere meer conservatieve boscomponenten, en de nutriëntenomstandigheden en herbivorie de voornaamste drijvende krachten (Bardgett, 2018). In de huidige klimaatverandering, nu de noodzaak aan koolstofopslagstrategieën dringender dan ooit wordt, is het van groot belang dat we ons dit realiseren.

Figuur 3 Plantkenmerken beïnvloeden koolstof- en voedselcykli in bos- en graslandbodems (reproductie met toestemming van Bardgett, 2018).



## Vuur bevoordeelt graslandsoorten boven bossen

### Lering uit duurzame bodems in de (pre)historie

Doorheen de geschiedenis van leven op land, hebben bodems en planten een creatief verbond gevormd dat niet enkel de aardse omgeving heeft gebouwd en onderhouden, maar ook tot geo-engineering leidde van diepgaande veranderingen in de atmosfeer en oceanen. Actueel zien we de wereldbevolking toenemen met ongeveer 80 miljoen

per jaar. Op hetzelfde moment gaat wereldwijd jaarlijks 10 miljoen hectare akkerland verloren als gevolg van bodemerosie en wordt elk jaar nog eens 10 miljoen hectare kritiek beschadigd door verzilting. In 1960 was er voor het levensonderhoud van elke mens wereldwijd gemiddeld 0,5 hectare landbouwgrond; vandaag is dat cijfer 0,23 hectare en dalende. Op hetzelfde moment toont de ontbossingsgolf geen tekenen van

omkering, wat nog meer druk uitoefent op bodemreserves. In de globale koolstofcyclus is bodem een van de grootste opslagplaatsen (een geschatte 2,5 biljoen ofwel  $10^{12}$ ) ton koolstof), en is wortelomzetting (*noot van de vertaler: het constante proces van groeien en afsterven van – fijne – wortels*), bepaald door de levensduur van kortcycli-absorptiewortels, een belangrijke factor in de koolstof-, voedingsstoffen- en watercyclus voor planten en totale ecosystemen. De geschiedenis van de evolutie leert ons dat we onze bodems moeten koesteren, niet enkel om ons te voeden, maar om de voortrazende milieu- en klimaatkoortsen te kalmeren die de toekomst van de mensheid zelf bedreigen (McCormack et al., 2013; Gosling et al., 2017).

### Dankwoord

De auteur dankt Neville Fay voor het bieden van de gelegenheid om een uiteenzetting te houden tijdens de 52ste *Annual Amenity Arboriculture Conference*, op basis waarvan dit artikel is gebaseerd.

### Openbaarmakingsverklaring

De auteur verklaart dat er geen belangenconflicten zijn.

### Info over de auteur

Howard Thomas is geboren en educatief gevormd in Wales en is nu, na een onderzoekscarrière met leerstoelen aan universiteiten in Japan, de VS en Zwitserland, emeritus hoogleraar biologie aan de Aberystwyth University (VK). Hij heeft uitgebreid gepubliceerd over plantontwikkeling en heeft bijzondere interesse in de band tussen wetenschap en mens. Hij is lid van de *Learned Society of Wales*, beheerder bij de *New Phytologist* en coauteur van *The Molecular Life of Plants* (2013, Wiley) en *Food and the Literary Imagination* (2014, Palgrave). Zijn meest recente boeken zijn *Senescence* (2016), *The War Between Trees and Grasses* (2017) en *The Tale of the Three Little Pigments* (2018).  
e-mail: hot@aber.ac.uk

## Grassen lijfden ons als huurlingen in hun oorlog tegen bomen

## Referenties

- Algeo, T.J. & Scheckler, S.E. (1998). Terrestrial-marine teleconnections in the Devonian: links between the evolution of land plants, weathering processes, and marine anoxic events. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 353, 113-130.
- Bardgett, R.D. (2018). Plant trait-based approaches for interrogating belowground function. *Proceedings of the Royal Irish Academy* [www.jstor.org/stable/10.3318/bioe.2018.05pr](http://www.jstor.org/stable/10.3318/bioe.2018.05pr).
- Bardgett, R.D., Mommer, L. & De Vries, F.T. (2014). Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 29, 692-699.
- Berner, R.A. (1997). The rise of plants and their effect on weathering and atmospheric CO<sub>2</sub>. *Science*, 276, 544-546.
- Bond, W.J. & Keeley, J.E. (2005). Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 387-394.
- Doyle, J.A., Endress, P.K. & Upchurch, G.R. (2008). Early Cretaceous monocots: a phylogenetic evaluation. *Acta Musei Nationalis Pragae, Series B, Historia Naturalis*, 64, 59-87.
- Driese, S.G., Mora, C.I. & Elick, J.M. (1997). Morphology and taphonomy of root and stump casts of the earliest trees (Middle to Late Devonian), Pennsylvania and New York, USA. *Palaio*, 12, 524-537.
- Edwards, D., Kenrick, P. & Dolan, L. (2018). History and contemporary significance of the Rhynie cherts—our earliest preserved terrestrial ecosystem. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 373, 20160489.
- Falkowski, P.G., Katz, M.E., Knoll, A.H., Quigg, A., Raven, J.A., Schofield, O. & Taylor, F.J. (2004). The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. *Science*, 305, 354-360.
- Gordenko, N.V. & Broushkin, A.V. (2015). Ginkgoales: some problems of systematics and phylogeny. *Paleontological Journal*, 49, 546-551.
- Gosling, P., Gast, C. & Bending, G.D. (2017). Converting highly productive arable cropland in Europe to grassland:—a poor candidate for carbon sequestration. *Scientific Reports*, 7, 10493.
- Hardy, K., Brand-Miller, J., Brown, K.D., Thomas, M.G. & Copeland, L. (2015). The importance of dietary carbohydrate in human evolution. *Quarterly Review of Biology*, 90, 251-268.
- Herendeen, P.S., Friis, E.M., Pedersen, K.R. & Crane, P.R. (2017). Palaeobotanical redux: revisiting the age of the angiosperms. *Nature Plants*, 3, 17015.
- Hetherington, A.J. & Dolan, L. (2018). Stepwise and independent origins of roots among land plants. *Nature* [doi.org/10.1038/s41586-018-0445-z](https://doi.org/10.1038/s41586-018-0445-z).
- Kenrick, P. & Strullu-Derrien, C. (2014). The origin and early evolution of roots. *Plant Physiology*, 166, 570-580.
- Lewis, S.L. & Maslin, M.A. (2015). Defining the anthropocene. *Nature*, 519, 171-180.
- Maurin, O., Davies, T.J., Burrows, J.E., Daru, B.H., Yessoufou, K., Muasya, A.M., Bank, M. & Bond, W.J. (2014). Savanna fire and the origins of the 'underground forests' of Africa. *New Phytologist*, 204, 201-214.
- McCormack, M.L., Eissenstat, D.M., Prasad, A.M. & Smithwick, E.A.H. (2013). Regional scale patterns of fine root lifespan and turnover under current and future climate. *Global Change Biology*, 19, 1697-1708.
- Morris, J.L., Leake, J.R., Stein, W.E., Berry, C.M., Marshall, J.E., Wellman, C.H., Milton, J.A., Hillier, S., Mannolini, F., Quirk, J. & Beerling, D.J. (2015). Investigating Devonian trees as geo-engineers of past climates: linking palaeosols to palaeobotany and experimental geobiology. *Palaeontology*, 58, 787-801.
- Pawlik, Ł., Phillips, J.D. & Šamonil, P. (2016). Roots, rock, and regolith: biomechanical and biochemical weathering by trees and its impact on hillslopes—a critical literature review. *Earth-Science Reviews*, 159, 142-159.
- Pennington, R.T. & Hughes, C.E. (2014). The remarkable congruence of New and Old World savanna origins. *New Phytologist*, 204, 4-6.
- Plackett, A.R.G. & Coates, J.C. (2016). Life's a beach – the colonization of the terrestrial environment. *New Phytologist*, 212, 831-835.
- Prasad, V., Strömberg, C.A.E., Leaché, A.D., Samant, B., Patnaik, R., Tang, L., Mohabey, D.M., Ge, S. & Sahni, A. (2011). Late Cretaceous origin of the rice tribe provides evidence for early diversification in Poaceae. *Nature Communications*, 2, 480.
- Priyadarshini, K.V., de Bie, S., Heitkönig, I.M., Woodborne, S., Gort, G., Kirkman, K.P. & Prins, H.H. (2016). Competition with trees does not influence root characteristics of perennial grasses in semi-arid and arid savannas in South Africa. *Journal of Arid Environments*, 124, 270-277.
- Ratajczak, Z., D'Odorico, P. & Yu, K. (2017). The enemy of my enemy hypothesis: why coexisting with grasses may be an adaptive strategy for savanna trees. *Ecosystems*, 20, 1278-1295.
- Raven, J. & Thomas, H. (2010). Quick guide: grasses. *Current Biology*, 20, R837-R839.
- Royer, D.L., Berner, R.A., Montañez, I.P., Tabor, N.J. & Beerling, D.J. (2004). CO<sub>2</sub> as a primary driver of Phanerozoic climate. *GSA Today*, 14, 4-10.
- Strömberg, C.A. (2011). Evolution of grasses and grassland ecosystems. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 39, 517-544.
- Strullu-Derrien, C., Selosse, M.-A., Kenrick, P. & Martin, F.M. (2018). The origin and evolution of mycorrhizal symbioses: from palaeomycology to phylogenomics. *New Phytologist* [doi.org/10.1111/nph.15076](https://doi.org/10.1111/nph.15076).
- Thomas, H. (2016). *Senescence*. Thomas, Aberystwyth.
- Thomas, H. (2017a). *The War Between Trees and Grasses*. Thomas, Aberystwyth.
- Thomas, H. (2017b). A green epoch in the evolutionary history of biological energy sources. *Nature Ecology and Evolution*, 1, [doi:10.1038/s41559-017-0302-8](https://doi.org/10.1038/s41559-017-0302-8).
- Wikström, N., Savolainen, V. & Chase, M.W. (2001). Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society B*, 268, 2211-2220.