

Rolf Kemmers,
Pella Brinkman,
Jaap Bloem,
Jack Faber &
Wim van der Putten

Effectgerichte maatregelen voor vegetaties richten zich doorgaans op het herstel van de juiste basentoestand, hydrologie en nutriëntenbeschikbaarheid in de bodem. Lang niet altijd heeft dat het gewenste effect. Het is aannemelijk dat milieustress zoals verzuring, vermisting of verdroging niet alleen tot een verstoring van de vegetatie maar ook van het bodemleven kan leiden. Wanneer interacties tussen planten en het bodemleven veranderen, kunnen deze het herstel van de oorspronkelijke vegetatie belemmeren. De vraag is dan in hoeverre een goed functionerend bodemleven van belang is voor het herstel van natuur.

Is bodembiodiversiteit van belang voor herstel van beekdalvegetaties?

Directe en indirecte invloeden

Het bodemleven bestaat uit organismen met een directe invloed op de plant, zoals ziekteverwekkers, herbivoren en mutualistische mycorrhiza-schimmels, maar ook uit organismen die indirect de nutriëntenvoorziening van de plant beïnvloeden via afbraak van organisch materiaal (Brussaard, 1998; Wardle et al., 2004). Recent onderzoek is vooral ingegaan op de directe relaties waaruit blijkt dat het bodemleven de ontwikkeling en samenstelling van de vegetatie sterk kan beïnvloeden (De Deyn, 2004; Kardol, 2007; van der Wal, 2007; Holtkamp, 2010).

Doel van deze studie was te onderzoeken of milieustress direct of indirect van invloed is op het functioneren van het bodemleven in relatie tot de productiviteit

en soortensamenstelling van de vegetatie. Voor de hypothese van het onderzoek naar de directe invloeden is als uitgangspunt genomen dat plantensoorten die zich vroeg in de successie vestigen vaak indicatief zijn voor verstoring en meestal sterker geremd worden door het bodemleven dan latere successiesoorten (Kardol et al., 2006). Het is daarbij de vraag of het bodemleven in staat is om de concurrentiepositie van storingsindicatoren zodanig te verzwakken, dat doelsoorten uit latere successiefasen of begeleidende planten weer de overhand kunnen krijgen. Bij het indirecte spoor luidde de vraag of milieustress leidt tot veranderingen in de activiteit van bodemorganismen en een veranderde nutriëntenbeschikbaarheid voor de vegetatie.

Onderzoeksopzet

Het onderzoek had een oriënterend karakter en richtte zich op kwetsbare vegetatietypen die gevoelig zijn voor milieustress en waarvan veel meetgegevens reeds voor handen waren. In 2008 werden zestien blauwgraslanden en in 2009 zestien heischrale graslanden geïnventariseerd op bodemchemische, bodemfauna en microbiologische parameters. Van de vegetatie werd in PQ's de soortensamenstelling en de biomassa ten tijde van 'peak standing crop' bepaald. Van elk graslandtype werden vier categorieën geselecteerd (tabel 1). Van elke categorie werden vier verschillende locaties bemonsterd (vier herhalingen). Kwalificaties goed en slecht werden toegekend op aanwijzing van terreinbeheerders en aan- of afwezigheid van doelsoorten in vegetatieopnamen. Bij elk van de geïnventariseerde standplaatsen werd tevens grond verzameld om de directe invloed van het bodemleven op planten in kasexperimenten te bepalen.

Foto 1. Rozenkransje (*Antennaria dioica*) in grond met (bovenste rij) en zonder (onderste rij) bodemleven (foto: Ciska Raaijmakers).



Blauwgraslanden		Heischrale graslanden		Status standplaats
Locatie	Regio	Locatie	Regio	
Stelkampsveld	Achterhoek	Groot Zandbrink	Gelderse Vallei	Goede conditie oorspronkelijk (O+)
Lemselermaten	Twente	De Leemputten	Veluwe	Goede conditie oorspronkelijk (O+)
Zandbrink	Gelderse Vallei	Eexterveld	Drenthe	Goede conditie oorspronkelijk (O+)
Allemanskamp	Gelderse Vallei	Stelkampsveld	Achterhoek	Goede conditie oorspronkelijk (O+)
Koolmansdijk	Achterhoek	Schaopedobbe	Friesland	Slechte conditie oorspronkelijk (O-)
Lemselermaten	Twente	Drents Broek	Drenthe	Slechte conditie oorspronkelijk (O-)
Zandbrink	Gelderse Vallei	Koolmansdijk	Achterhoek	Slechte conditie oorspronkelijk (O-)
Allemanskamp	Gelderse Vallei	Grote startbaan Havelte	Drenthe	Slechte conditie oorspronkelijk (O-)
Wijnjeterperschar	Friesland	Eexterveld	Drenthe	Goede conditie na herstel (H+)
Lemselermaten	Twente	Leemkuil, de Borkeld	Achterhoek	Goede conditie na herstel (H+)
Stroothuizen	Twente	Kienveen	Achterhoek	Goede conditie na herstel (H+)
Meeuwenkampje	Gelderse Vallei	Grote startbaan Havelte	Drenthe	Goede conditie na herstel (H+)
Marschen	Friesland	Schaopedobbe	Friesland	Slechte conditie na herstel (H-)
Lemselermaten	Twente	Koolmansdijk	Achterhoek	Slechte conditie na herstel (H-)
Stroothuizen	Twente	Stroothuizen	Twente	Slechte conditie na herstel (H-)
Veenkampen	Gelderse Vallei	Scharreveld (Holterzand)	Drenthe	Slechte conditie na herstel (H-)

Tabel 1. Overzicht van onderzochte terreinen en regio's en de status van de onderzochte standplaatsen.

Type grasland	Begeleiders	Storingsindicatoren	Doelsoorten
Blauwgraslanden	<i>Festuca rubra</i> <i>Luzula multiflora</i> <i>Succisa pratensis</i> <i>Juncus conglomeratus</i>	<i>Filipendula ulmaria</i> <i>Juncus effusus</i> <i>Lysimachia vulgaris</i>	<i>Carex flacca</i> <i>Carex hostiana</i> <i>Carex panicea</i>
Heischrale graslanden		<i>Deschampsia flexuosa</i> <i>Agrostis capillaris</i>	<i>Antenaria dioica</i> <i>Nardus stricta</i>

Tabel 2. Overzicht van de gebruikte plantensoorten voor de kasexperimenten

Directe interacties

BLAUWGRASLAND

De directe invloed van bodemorganismen op planten werd in een kasexperiment bestudeerd. Het experiment werd in twee fasen uitgevoerd: in de eerste fase werd het bodemleven gestimuleerd onder invloed van bepaalde planten die werden opgekweekt (conditioneren van de grond), terwijl in de tweede fase het effect van het

bodemleven in de geconditioneerde gronden op andere planten werd getoetst. De grond uit de vier categorieën bemonsterde terreinen werd gebruikt als entmateriaal voor potten met gesteriliseerde mineraal-arme grond. In de eerste fase (voorkweek) werd een mengsel van òf storingsindicatoren òf begeleidende soorten van het blauwgrasland uitgezet (tabel 2) in de potten met geconditioneerde grond. De uitgezette

plantensoorten waren uit zaad opgekweekt in het laboratorium. Bij de keuze van soorten speelde de beschikbaarheid van zaad in het veld of bij gespecialiseerde zaadhandels een rol. In de tweede fase (testfase) werden doelsoorten geïntroduceerd in de geconditioneerde potten. Als doelsoorten werden diverse zeggesoorten gebruikt. Van deze doelsoorten werd het concurrentievermogen getest door hun biomassaproductie te meten in een mengcultuur met storingsindicatoren of begeleidende soorten. De begeleidende soorten en storingsindicatoren hadden in de conditioneringfase een verschillende invloed op de samenstelling van de bodemgemeenschap. Storingsindicatoren hadden het bodemleven al na vijf maanden conditionering zodanig veranderd, dat dit een negatief effect had op de biomassa van de doelsoorten (Zee-groene zegge, Blonde zegge en Blauwe zegge; fig. 1). Het concurrentievermogen van de doelsoorten was dus afgenomen. Begeleidende soorten hadden geen negatief effect op de biomassa van doelsoorten. Het was opvallend dat dit effect afhankelijk

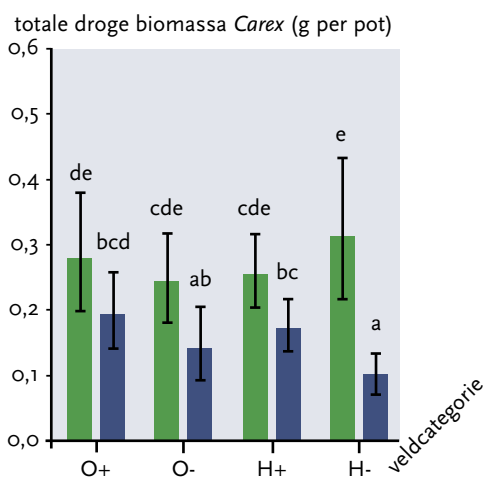


Fig. 1. Effect van herkomst van entmateriaal (oorspronkelijke of herstelde terreinen met goede of slechte vegetatie) en conditionering van de grond in de voorkweek (begeleidende soorten (■) of juist storingsindicatoren (■) van het blauwgrasland) op de droge biomassa (g) van *Carex* spp.

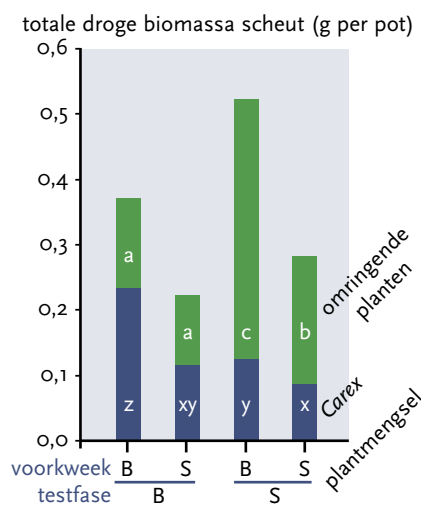


Fig. 2. Effect tijdens de voorkweek van conditionering van de grond met begeleidende soorten (B) of storingsindicatoren (S) van het blauwgrasland op de biomassa van *Carex* spp. in combinatie met begeleidende soorten (B) of storingsindicatoren (S) in de testfase.

Onderzoek werd verdeeld over vier veldcategorieën:

- O+ goed ontwikkelde terreinen
- O- door milieustress slecht ontwikkelde terreinen
- H+ nadat herstelmaatregelen waren getroffen goed herstellende terreinen
- H- nadat herstelmaatregelen waren getroffen slecht herstellende terreinen

was van de herkomst van het entmateriaal waarmee de grond werd behandeld. Alleen als het entmateriaal afkomstig was van terreinen in slechte conditie, categorie O- of H-, werden de doelsoorten in groei geremd. Dit effect was het sterkste bij entmateriaal uit slecht herstelde terreinen (categorie H-).

De storingsindicatoren, met Pitrus (*Juncus effusus*) als sterkste groeier, vormden de grootste biomassa (fig. 2; S in voorkweek en testfase). Toch werden ook de storingsindicatoren zelf sterk in groei beperkt door de bodemorganismen die ze zelf tijdens de conditioneringfase hadden gestimuleerd, terwijl de biomassa van begeleidende soorten nauwelijks door het conditioneren van de grond werd beïnvloed (fig. 2). Het bodemleven is dus in staat een verschuiving te veroorzaken in de concurrentieverhouding tussen plantensoorten.

In een mengsel met begeleidende soorten (testfase B, fig. 2) werden doelsoorten (*Carex* spp.) sterker geremd door bodemleven dat was geconditioneerd door storingsindicatoren (voorkweek S, fig. 2) dan door begeleiders (voorkweek B, fig. 2). In een mengsel met storingsindicatoren (testfase S, fig. 2) werden *Carex* spp. minder geremd dan de storingsindicatoren zelf. Toch was de totale biomassa van *Carex* spp. en begeleiders het grootst in grond waarop begeleidende plantensoorten uit de doelvegetatie hadden gegroeid.

HEISCHRAAL GRASLAND

Voor het heischrale grasland werd het experiment iets vereenvoudigd. De helft van de grond uit elk bemonsterd terrein werd gesteriliseerd, de andere helft niet en vervolgens als entmateriaal gebruikt voor potten gevuld met steriele mineraalarme grond.

In grond zonder bodemleven (gesteriliseerd) bleven Rozenkransje (*Antennaria dioica*) en Borstelgras (*Nardus stricta*) kleiner dan in grond met bodemleven (foto 1). In de potten met bodemleven varieerde Rozenkransje sterk in grootte. Deze variatie kon niet worden verklaard door de categorie (O+, O-, H+, H-) waartoe het bemonsterde terrein behoorde; bij elke categorie was er minimaal één locatie die de groei van Rozenkransje bevorderde. Het is bekend dat Rozenkransje afhankelijk is van interactie met specifieke mycorrhizaschimmels (Kytöviita et al., 2003). Waarschijnlijk kwamen deze schimmels in een

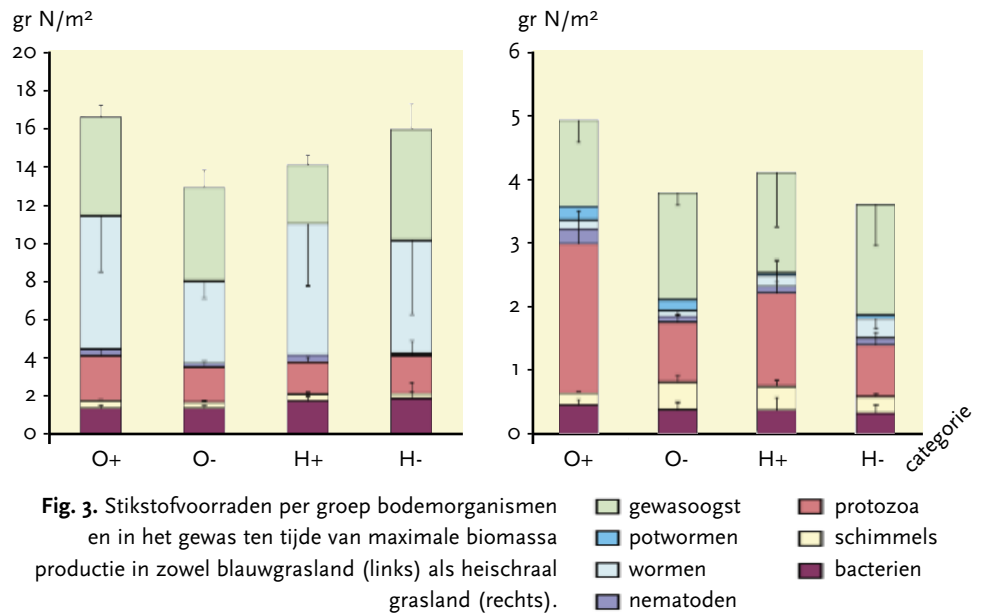


Fig. 3. Stikstofvoorraden per groep bodemorganismen en in het gewas ten tijde van maximale biomassa productie in zowel blauwgrasland (links) als heischraal grasland (rechts).

aantal van de geteste niet gesteriliseerde gronden voor, maar waren ze niet specifiek voor oorspronkelijke of goed herstelde natuurgebieden.

In een mengsel met storingsindicatoren waren Rozenkransje en Borstelgras kleiner dan wanneer ze alleen elkaar als concurrent hadden. De biomassa van Gewoon struisgras (*Agrostis capillaris*) was veel groter dan van de beide doelsoorten. Gewoon struisgras werd wel in groei geremd door het aanwezige bodemleven, maar dit was zo weinig, dat Rozenkransje en Borstelgras hier niet van profiteerden.

Indirecte interacties

BODEMONDERZOEK

Van de bodem werd een groot aantal bodemchemische factoren bepaald die informatie verstrekken over de zuur- en nutriëntenhuishouding. Bij de bodemorganismen richtten we ons op de zgn. functionele bodembiodiversiteit. Dit betekent dat we een aantal groepen van bodemorganismen hebben onderzocht met elk een verschillende functie in het bodemvoedselweb. Van de bodemfauna werd via tellingen het aantal mijten, nematoden en (pot)wormen per oppervlakte-eenheid bepaald. Aantallen werden op basis van literatuurgegevens (Didden et al., 1994) omgerekend naar C- en N-voorraden van verschillende bodemorganismen. Van bacteriën en schimmels werden naast massa's ook activiteiten bepaald via speciale microbiologische technieken (Bloem et al., 2006). Een indicatie van de hoeveelheid micro-organismen zegt niet alles, omdat hun biomassa continue wordt weggevoerd door andere 'grazende' bodemorganismen van een hoger trofisch niveau. Door de snelheid te meten waarmee bepaalde aminozuren door bacteriën wor-

den ingebouwd in hun lichaamseiwitten, wordt informatie verkregen over de stikstofbehoefte voor eiwitsynthese en voor hun delingsactiviteit.

Ook werd de activiteit bepaald door het meten van CO₂ productie (ademhalingsactiviteit) en de bruto N-mineralisatie (i.e. alle minerale stikstof) die bij de afbraak van organische stof vrijkomt. Van de bruto vrijgekomen stikstof stelden we vast hoeveel daarvan beschikbaar bleef voor de vegetatie (netto N-mineralisatie) en hoeveel door micro-organismen zelf weer wordt opgenomen (N-immobilisatie) voor eiwitsynthese (Canali & Benedetti, 2006). Bij de N-immobilisatie spelen ook protozoa een belangrijke rol, omdat zij via 'begrazing' de stikstof die in bacteriën is vastgelegd weer opnemen. De N-massa van protozoa hebben we geschat uit het verschil tussen bruto- en netto N-mineralisatie (Boone, 1990). De N-depositie werd gebaseerd op provinciaal gemiddelde waarnemingen in 2007 uit het meetnet luchtkwaliteit van het RIVM.

VEGETATIE

Uit het vegetatieonderzoek in blauwgraslanden en heischrale graslanden bleek dat de karakteristieke blauwgrasland- resp. heischrale soorten, in de categorie O- en H-vrijwel ontbreken. De soortdiversiteit in de categorie O+ en H+ was, hoewel niet significant, iets groter dan in de categorie O- en H-. De onderzochte heischrale graslanden waren beperkt tot bodems met een laag pH bereik, terwijl de onderzochte blauwgraslanden over een bredere pH range voorkomen (Kemmers et al., 2009).

MICROBIOLOGISCHE ACTIVITEIT

Uit regressie onderzoek (Kemmers et al., 2009) bleek dat zowel in blauwgraslanden

als heischrale graslanden de afbraak van organische stof (C-mineralisatie) door bacteriële biomassa positief en door schimmelbiomassa negatief wordt beïnvloed. Ook de bruto N-mineralisatie hangt sterk samen met bacterie- en schimmelparameters. De N-immobilisatie correleert sterk met de activiteit van bacteriën en schimmels. De netto N-mineralisatie correleert met geen enkele microbiologische parameter. De overige onderzochte bodemorganismen geven geen significante bijdragen aan de mineralisatie of immobilisatie.

N-VOORRADEN EN -STROMEN

De som van de N-voorraden die in bodembiota ligt opgeslagen is in heischrale graslanden bij benadering een factor 3,5 lager dan in blauwgraslanden (fig. 3). De lagere productiviteit van heischrale graslanden dan van blauwgraslanden zou hiermee in verband kunnen staan.

In blauwgraslanden vormt de mesofauna (met name regenwormen) de belangrijkste N-sink en wordt veel minder N afgevoerd door gewasooft dan door bodemorganismen wordt vastgelegd. In heischrale graslanden vormen de microben (bacteriën, schimmels en protozoa) de belangrijkste N-sink. Regenwormen ontbreken er vrijwel geheel en potwormen hebben hun niche overgenomen. In heischrale graslanden wordt jaarlijks een vergelijkbare tot iets lagere hoeveelheid stikstof via gewasooft afgevoerd dan door bodembiota wordt vastgelegd.

In beide vegetatietypen valt op dat meer N wordt vastgelegd door bodemorganismen dan er geoogst wordt via het gewas. Dit suggereert dat micro-organismen, die de basis van het bodemvoedselweb vormen, competitiever zijn in het aanwenden van stikstof dan hogere planten.

Zowel in heischrale graslanden als in blauwgraslanden is de stikstofvastlegging door bodemorganismen in goed ontwikkelde typen hoger dan in slecht ontwikkelde typen. De N-beschikbaarheid voor de vegetatie (tot uiting komend in de gewasooft) is in goed ontwikkelde typen lager dan in slecht ontwikkelde typen. In goed herstellende blauwgraslanden is de N-beschikbaarheid voor de vegetatie geringer dan in de slecht herstellende categorie H-. Omdat vanwege de hoge kosten het aantal herhalingen per categorie grasland beperkt is, kunnen verschillen moeilijk significant worden vastgesteld. Alleen het laatste verschil kon significant worden aangetoond.

Kader 1. Ordinatietechniek

Met een ordinatietechniek worden verschillen en overeenkomsten tussen vegetatieopnamen berekend. De resultaten worden in een diagram weergegeven, waarbij opnamen dicht bij elkaar liggen naarmate hun overeenkomst in soortensamenstelling groter is. De posities van de vegetatieopnamen zijn in de diagrammen met stippen aangegeven. Tegelijkertijd wordt via correlatieonderzoek geanalyseerd door welke factoren de variatie in soortensamenstelling het best kan worden verklaard.

Een factor die een goede correlatie heeft met de soortensamenstelling wordt met een pijl weergegeven. Omdat veel factoren van invloed zijn op de vegetatiekundige samenstelling zijn er veel pijlen. Een lange pijl heeft een grotere invloed op de variatie in de vegetatie dan een korte. Naarmate pijlen dicht bij elkaar liggen, zijn de betreffende factoren sterker met elkaar gecorreleerd. De oorsprong van de pijl vertegenwoordigt de gemiddelde waarde van de factor. In de richting van de pijlpunt neemt de waarde toe. In de tegenovergestelde richting vanaf de oorsprong neemt de waarde van die factor af. Uit de loodrechte projectie van een opnamepunt op een pijl (i.e. bodemfactor) kan worden afgeleid of de factor een bovengemiddelde (richting pijlpunt), een minder dan gemiddelde (tegenovergestelde richting van pijlpunt) of een gemiddelde waarde (centrum) aanneemt in de betreffende opname. Een opname die dicht bij een pijl is gelegen correleert sterker met die factor dan een opname op grotere afstand.

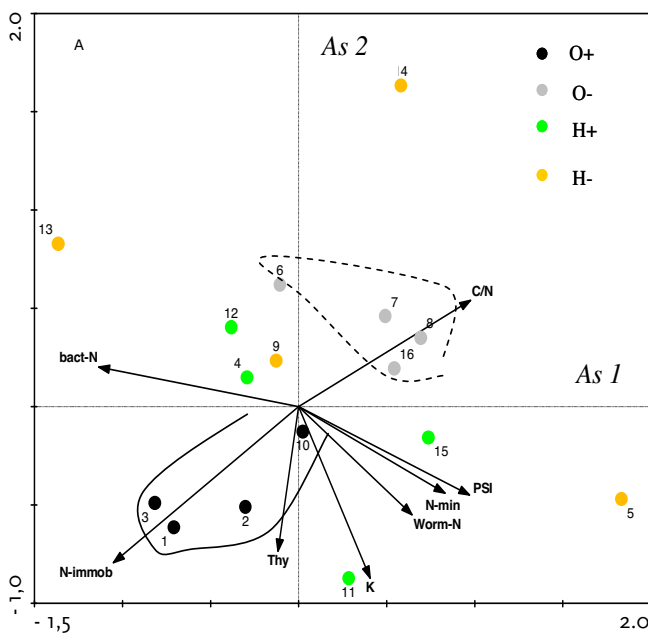
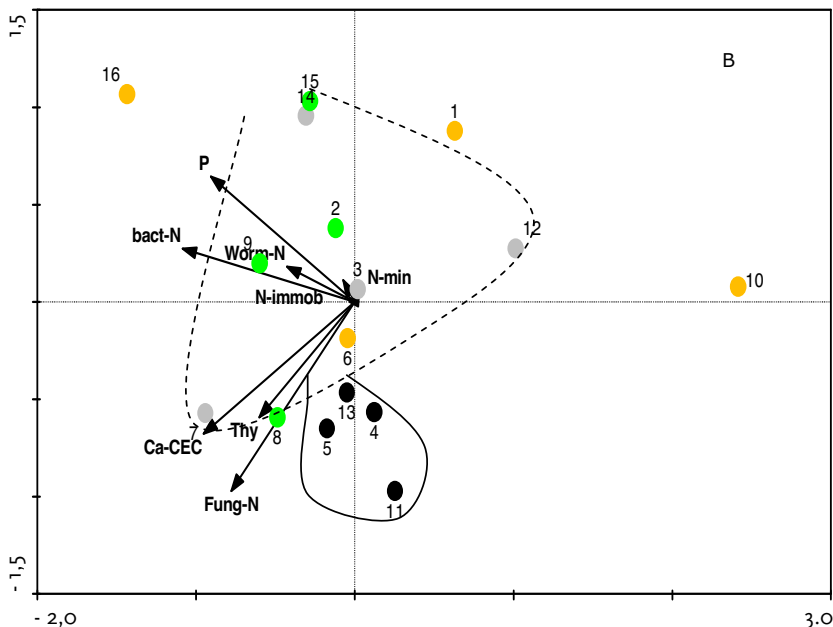


Fig. 4. Ordinatiediagrammen met de belangrijkste bodemfactoren (pijlen) die de vegetatiekundige variatie (stippen vertegenwoordigen een vegetatieopname) in heischrale graslanden (boven) en blauwgraslanden (onder) verklaren. De opnamen van de verschillende categorieën grasland zijn met een verschillende kleur weergegeven (toelichting ordinatiediagram in kader 1).



ONDSCHIEDENDE FACTOREN

Via een ordinatietechniek (kader 1) hebben we geprobeerd inzicht te krijgen in de factoren die de vegetatiekundige variatie verklaren. Opvallend in de ordinatiediagrammen is dat alleen in de categorie O+ de vegetatieopnamen sterke gelijkenis vertonen en dicht bij elkaar zijn gelegen. In de overige categorieën is de spreiding groter, mogelijk omdat milieustress of de herstelmaatregelen tot heterogeniteit leiden. Het blijkt dat voor het onderscheid tussen de soortensamenstelling van goed en slecht ontwikkelde heischrale graslanden de microbiologische parameters (bact-N, N-immob) belangrijker zijn dan de klassieke bodemchemische parameters (fig. 4a). Pas op een lager niveau (2e ordinarie-as) zijn kalium en fosfaat (PSI) relevant.

De categorie O+ onderscheidt zich van O- door een grotere hoeveelheid stikstof die door protozoa en bacteriën is vastgelegd (N-immob) en door een grotere bacteriële delingsactiviteit (Thy), maar juist door lagere waarden van C/N. De stikstofbeschikbaarheid voor de vegetatie (N-min) en de fosfaatverzadigingsindex (PSI) is in de categorie O+ gemiddeld lager dan in de categorie O-. De categorie H+ onderscheidt zich van H- door een gemiddeld iets hogere bacteriële delingsactiviteit (Thy) en geïmmobiliseerd N.

Goed ontwikkelde blauwgraslanden onderscheiden zich van de slechte door een lage fosfaattoestand (P) en een hoge calciumverzadiging (Ca-CEC) (fig. 4b). Ook blijken de stikstofvoorraad in schimmels (Fung-N) en de bacteriologische activiteit (Thy) onderscheidend te zijn voor goed ontwikkeld blauwgrasland. Een hoge bacteriële activiteit correleert met een hoge Ca-verzadiging. De grotere N-immobilisatie door bodemorganismen en de bacteriologische activiteit (Thy) in categorie O+ dan in O- komt nog duidelijker tot uiting als de analyse zonder de klassieke bodemparameters wordt uitgevoerd (fig. 5).

Opvallend is dat in alle ordinatiediagrammen N-immobilisatie wel en N-mineralisatie niet als een belangrijke onderscheidende factor tussen goed en slecht ontwikkelde vegetaties naar voren komt.

Conclusies

DIRECTE INTERACTIES

Bij blauwgraslanden hadden storingsindicatoren een zodanig invloed op het bodemleven, dat er een negatief effect op de groei van doelsoorten uit voortkwam. Dit effect trad echter alleen op als de

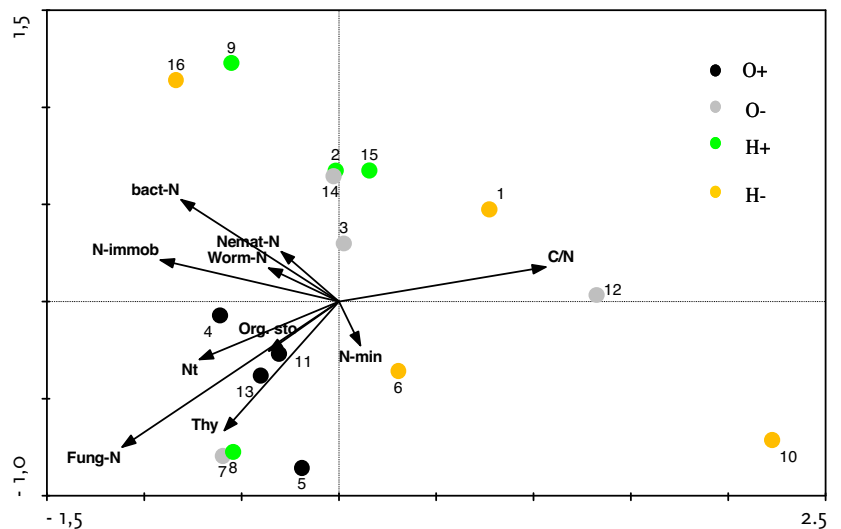


Fig. 5. Ordinatiediagram met uitsluitend bodembiochemische factoren die de vegetatiekundige variatie in blauwgraslanden verklaren.

grond afkomstig was uit gebieden met een slechte kwaliteit van de vegetatie en vooral uit gebieden waar herstelmaatregelen niet het gewenste effect hadden. In gebieden waar storingsindicatoren voorkomen, bemoeilijkt het bodemleven dus het herstel van de oorspronkelijke vegetatie. Voor doelsoorten uit heischraal grasland was een goed functionerend bodemleven van belang. In gesteriliseerde grond zonder bodemleven bleven de planten klein, maar met bodemleven was de groei van vooral Rozenkransje variabel. Deze factor was niet te herleiden tot de invloed van een specifieke veldstatus (categorie O+, O-, H+, H-) waarvan het bodemleven deel uitmaakte, maar waarschijnlijk tot de toevallige aanwezigheid van de juiste mycorrhiza-schimmels. Ook in heischrale graslanden werden doelsoorten door competitie met storingsindicatoren onderdrukt. Voor beide typen grasland geldt dat de aanwezigheid van één enkele storingsindicator sterk bepalend kan zijn. Van de geteste planten was in het blauwgrasland-experiment Pitrus sterk bepalend, in het experiment met heischraal grasland Gewoon struisgras.

INDIRECTE INTERACTIES

Goed ontwikkelde heischrale graslanden zijn afhankelijk van een actief bodemleven, dat veel N vastlegt (immobilisatie) in biomassa waardoor weinig N beschikbaar blijft voor de vegetatie. In het voedselweb is sprake van een N-transfer van bacteriën via protozoa naar nematoden en potwormen. Omdat de biomassa van nematoden en potwormen zoveel kleiner is dan die van de micro-organismen, is de N-transfer (via vraat) naar hogere trofische niveaus

beperkt en blijft relatief veel N geïmmobiliseerd in de lagere trofische niveaus van het bodemvoedselweb. In slecht ontwikkelde heischrale graslanden is door milieustress een verschuiving opgetreden van door microben vastgelegd stikstof (N-immobilisatie) naar voor de plant beschikbaar mineraal stikstof (netto N-mineralisatie). Hiervan heeft de vegetatie geprofiteerd door een grotere biomassa productie.

In goede blauwgraslanden is een hoge calciumverzadiging een randvoorwaarde voor een actief en functioneel divers bodemleven. Via dit actieve bodemleven treedt een N-transfer op van organische stof via bacteriën, schimmels, protozoa en nematoden naar regenwormen. Regenwormen, bacteriën en protozoa vormen de belangrijkste N-sink. Ook in slecht ontwikkelde blauwgraslanden is door milieustress een verschuiving opgetreden van door het gehele bodemvoedselweb vastgelegd stikstof naar mineraal stikstof dat ten goede is gekomen aan de vegetatie, waardoor de productiviteit is toegenomen.

In beide door milieustress aangetaste graslandtypen lijkt de verminderde N-immobilisatie samen te hangen met een verminderde activiteit of wegvallen van functionele groepen van bodemleven, waardoor minder behoefte ontstaat aan stikstof voor eiwitsynthese. Een actief en functioneel divers bodemleven is dus een belangrijk retentiemechanisme voor stikstof. Als dit mechanisme wordt aangetast komt stikstof in omloop waarvan de vegetatie profiteert door een grotere biomassa productie, waardoor soortdiversiteit onder druk komt te staan.

Ten slotte

Uit beide sporen van het onderzoek zijn aanwijzingen verkregen dat er directe en indirecte relaties bestaan tussen bodemleven en de vegetatieontwikkeling. Enerzijds toont dit onderzoek aan dat storings-indicatoren het bodemleven zodanig kunnen veranderen, dat doelplanten hier moeilijk kunnen groeien. Anderzijds blijkt milieustress tot verschuivingen in het bodemvoedselweb te leiden waardoor de stikstofbalans verschuift van N-immobilisatie naar netto N-mineralisatie.

De resultaten geven voldoende evidentie dat verder onderzoek naar de betekenis van het bodemleven perspectief biedt op een andere focus voor herstelmaatregelen dan thans gangbaar. Deze focus is het bodemvoedselweb als een essentiële schakel bij het herstel van de kwaliteit van de vegetatie.

Hoewel het nog te vroeg is om aan te kunnen geven of op praktijkschaal, bijvoorbeeld via enten, het bodemvoedselweb kan worden hersteld, hebben we nu wel een mogelijk antwoord op de vraag waarom klassieke herstelmaatregelen soms niet het gewenste effect hebben. Wij raden daarom aan deze verkennende studie een vervolg te geven en te onderzoeken in hoeverre bodemleven als randvoorwaarde voor floristische diversiteit is te herstellen.

Literatuur

Bloem, J., D.W. Hopkins & A. Benedetti (Eds), 2006. Microbiological methods for assessing soil quality. CABI Publishing, Wallingford, UK.

Boone, R.D., 1990. Soil organic matter as a potential net nitrogen sink in a fertilized cornfield. *Plant and Soil* 128: 191-198.

Brussaard, L., 1998. Soil fauna, guilds, functional groups and ecosystem processes. *Applied Soil Ecology* 9: 123-135.

Canali, S. & A. Benedetti, 2006. Soil nitrogen mineralization. In *Microbiological Methods for Assessing Soil Quality*. Eds.: J. Bloem, A. Benedetti & D. W. Hopkins. CABI, Wallingford, UK: 127-135.

Deyn, G.B. De, 2004. Soil fauna and plant community interactions in relation to secondary succession and diversity. Proefschrift Utrecht Universiteit.

Didden, W.A.M., J.C.Y. Marinissen, M.J. Vreeken-Buijs, S.L.G.E. Burgers, R. de Fluiter, M. Geurs & L. Brussaard, 1994. Soil meso- and macrofauna in two agricultural systems: factors affecting population dynamics and evaluation of their role in carbon and nitrogen dynamics. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 51: 171-186.

Holtkamp, R., 2010. Changing Soils: below-ground food webs during secondary succession. Proefschrift Utrecht Universiteit.

Kardol, P., 2007. Plant and soil community assembly in secondary succession on ex-arable land. Proefschrift Wageningen Universiteit.

Kardol, P., T.M. Bezemer & W.H. van der Putten, 2006. Temporal variation in plant-soil feedback controls succession. *Ecology Letters* 9: 1080-1088.

Kemmers, R.H., J. Bloem & J. Faber, 2009. De betekenis van bodembiota voor stikstofstromen naar de vegetatie in schraalgraslanden. Alterra-Rapport 1979. Alterra, Wageningen.

Kytöviita, M.M., M. Vestberg & J. Tuomi, 2003. A test of mutual aid in common mycorrhizal networks: established vegetation negates benefits in seedlings. *Ecology* 84: 898-906.

Wal, A. van der, 2007. Soils in transition: dynamics and functioning of fungi. Proefschrift Universiteit Leiden.

Wardle, D.A., R.D. Bardgett, J.N. Klironomos, H. Setälä, W.H. van der Putten & D.H. Wall, 2004. Ecological linkages between above-ground and belowground biota. *Science*. Vol. 304: 1629-1633.

Summary

Does soil biodiversity matter for nature rehabilitation?

Both natural and restored oligotrophic (Nardo-Galion) and mesotrophic haylands (Cirsio-Molinietum) with different floristic qualities were investigated on soil chemical, soil biological and vegetational parameters to test the hypothesis that floristic diversity depends on soil biological diversity. Direct mutualistic and antagonistic relationships as well as indirect relationships through nutrient cycling were studied by feed back experiments in the laboratory and field surveys. Pots with sterile soils were inoculated with soils from the different hayland types and conditioned with seedlings of disturbance species, common accompanying species and characteristic species. For the Cirsio-Molinietum haylands it appeared that characteristic species produced less biomass if they were grown on soils conditioned by disturbance species, specifically if the soils originated from sites with a bad floristic quality. For Nardo-Galion haylands it appeared that characteristic species produce little biomass when grown on sterilized soils. On unsterilized soil from the same sites the productivity of characteristic species was variable probably due to the occasional presence of ecto-mycorrhizae. Nardo-Galion haylands with a good quality appeared to be bound to an active microbial community functioning as a nitrogen sink by N-immobilization, so that only little nitrogen

remains available for plant growth. There is an insignificant flux of nitrogen to higher trophic levels in the soil food web. In Cirsio-Molinietum haylands a high base saturation appeared to be an important prerequisite for an active soil life. Through the soil food web important nitrogen fluxes flow from microbes, to nematodes and earthworms finally. Bacteria, protozoa and especially earthworms represent the most important nitrogen sink. In both hayland types environmental stress, like acidification, is likely to cause a shift in the soils nitrogen balance from nitrogen immobilization to net nitrogen mineralization in favor of crop productivity and decreased floristic diversity.

We got sufficient evidence from our study that the soil food web seriously affects plant species performance. We not only recommend a follow up of this exploratory study but also a serious consideration of restoration measures focused on rehabilitation of soil life as a boundary condition for the maintenance of floristic diversity.

Dankwoord

Dit onderzoek werd in opdracht van het Ministerie LNV, Directie Kennis, uitgevoerd in het kader van de vrije programmering voor het Beleidsondersteunend Onderzoek. Wij danken het Ministerie voor de opdracht en de verstrekte middelen. Daarnaast bedanken we Staatsbosbeheer, Natuurmonumenten, Het Drentse Landschap, It Fryske Gea, Landschap Overijssel, gemeente Ermelo en WUR voor de samenwerking en de toestemming voor het bemonsteren van hun terreinen.

Drs. R.H. Kemmers, Dr. J. Bloem
Wageningen Universiteit en Researchcentrum,
Alterra, Centrum Bodem
Droevendaalsesteeg 4
6708 AA Wageningen
Rolf.Kemmers@wur.nl, Jaap.Bloem@wur.nl

Dr. E.P. Brinkman, Prof.dr. W.H. van der Putten
Afdeling Terrestrische Ecologie
Nederlands Instituut voor Ecologie
(NIOO-KNAW)
Boterhoeksestraat 48
6666 GA Heteren
P.Brinkman@nioo.knaw.nl,
W.vanderPutten@nioo.knaw.nl

Dr. J. Faber
Wageningen Universiteit en Researchcentrum,
Alterra, Centrum Ecosystemen
Droevendaalsesteeg 1
6708 AA Wageningen
Jack.Faber@wur.nl