

# De cruciale rol van bodemtype op de verspreiding van bodemfauna

Matty P. Berg  
Oscar Franken

## TREFWOORDEN

Duizendpoten, klei, miljoenpoten, pissebedden, vochtgehalte, zand

Entomologische Berichten 76 (2): 41-47

De biodiversiteit in de bodem is in vergelijking met andere ecosysteemcomponenten enorm en kan wedijveren met die van koraalriffen of het bovengrondse deel van het tropisch regenwoud. Er is een enorme verscheidenheid aan ongewervelden die hun gehele levenscyclus, of een substantieel deel ervan, in de bodem volbrengen. Tot deze laatste groep behoren bijvoorbeeld de larven van veel kevers, vliegen en muggen. Wat deze enorme verscheidenheid aan levensvormen en soorten in de bodem bepaalt, is nog lang niet duidelijk. Onderzoek aan de verspreiding van macrofauna, de groep van bodemdieren groter dan ongeveer een halve centimeter, leert dat bodemtype een factor is die sterk de verspreiding van verschillende soorten bepaalt. In dit artikel gebruiken we als voorbeelden drie groepen van typische bodemfauna, namelijk pissebedden (Isopoda), miljoenpoten (Diplopoda) en duizendpoten (Chilopoda), en laten we aan de hand van inventarisaties in Nederland zien welke rol bodemtypen spelen in hun verspreiding.

## Inleiding

'The soil is the poor man's tropical rainforest' is een veel gebruikte quote van Paul Giller (1996) die op menig bodemecologisch congres is gebruikt om de enorme rijkdom aan soorten in de bodem aan te geven. Het idee achter deze stelling is dat je, als je geen geld hebt om het tropisch regenwoud te bezoeken, als alternatief je neus in de bodem kunt steken om je vervolgens te verbazen over de enorme soortenrijkdom en de diversiteit aan aanpassingen van bodemdieren om in de bodem te kunnen leven. De bodem is immers een lastige leefomgeving. Zo is deze in tegenstelling tot de lucht of het water ondoorzichtig, waardoor communicatie tussen individuen grotendeels op geur is aangewezen. Bovendien is de bodem niet gemakkelijk om doorheen te bewegen, tenzij je kunt graven of gebruik kunt maken van andere soorten die de bodem van structuur voorzien, zoals regenwormen. Deze structuur geeft op zijn beurt samen met afgestorven bladstrooisel korte en scherpe gradiënten in bodemvocht, temperatuur en zuurgraad. Het is deze heterogeniteit in abiotische bodemcondities die een belangrijke verklaring geeft voor de rijkdom aan bodemfauna (Ettema & Wardle 2002, Berg 2012). Deze soortenrijkdom versterkt op zijn beurt de heterogeniteit van de bodem doordat de verschillende activiteiten van de bodemdieren, bijvoorbeeld de graafoactiviteit van regenwormen en de strooiselafbraak door pissebedden en miljoenpoten, hier sterk aan bijdragen. De gecombineerde activiteit van al deze bodemdieren is zeer belangrijk voor tal van ecologische processen zoals decompositie van dood plantenmateriaal en het vergemakkelijken van waterinfiltratie, welke sterk bijdragen aan plantengroei. In dit artikel bespreken we het belang van bodemtype, en de daaraan gekoppelde abiotische eigenschappen van de bodems, voor de verspreiding van bodemfauna.

Bodemdieren zijn op basis van stratificatie in grofweg drie groepen in te delen. Allereerst de groep waarvan het overgrote

deel van de soorten in de bodem leeft, zoals regenwormen, mosmijten en springstaarten. De tweede groep bestaat uit soorten die voornamelijk op de bodem, in het strooisel leven, zoals loopkevers en sommige spinnenfamilies. Tot de derde groep behoren de soorten waarvan met name de larven in de bodem leven, maar het volwassen stadium het luchtruim kiest. Hieronder vallen veel vliegen, muggen en sommige kevers. Het is echter niet altijd even makkelijk om hele taxonomische eenheden in een van deze groepen in te delen. Veel springstaarten leven bijvoorbeeld op de bodem of in de vegetatie, maar sommige soorten onder de schors van bomen. Tenzij in de tekst expliciet anders aangegeven, doelen we in dit artikel met typische bodemdieren op soorten die hun gehele leven aan de bodem en strooisellaag gebonden zijn.

Abiotische eigenschappen van de bodem spelen dus een belangrijke rol in de verspreiding van bodemdieren. Maar waarom is dit het geval? Er zijn twee redenen. Typische bodemvertebraten zijn gevoelig voor abiotische stressoren, met name uitdroging. De bodem en de daarop liggende strooisellaag hebben een sterk bufferende werking op fluctuaties in temperatuur en relatieve vochtigheid. Op een zonnige dag in de zomer warmt de luchtlaag net boven de bodem aardig op. De temperatuur kan oplopen tot ver boven de kritische temperatuurgrens van bodemleven. Houdt deze situatie dagen aan, dan kan dit gepaard gaan met flinke droge perioden. Echter, in de bodem zijn fluctuaties in temperatuur en vochtigheid veel geringer dan in de daarboven gelegen luchtlaag. De aanwezigheid van vegetatie en een strooisellaag, en de hoge dichtheid van gronden opzichte van lucht resulteren in een sterk bufferende werking. Mocht de bovenste bodemlaag toch te warm en/of te droog worden, dan kunnen veel bodemdieren zich verder in de bodem terugtrekken. Dat doen ze ook in de winterperiode. Bij aanhoudende vorst graven veel bodemdieren zich tot onder de vorstgrens in, zodat ze niet bevriezen. Maar de structuur van



1. Voorbeelden van soorten welke gebonden zijn aan een specifiek bodemtype. (a) De duizendpoot *Haplophilus subterraneus* (Shaw) en (b) pissebed *Eluma caelatum* (Miers) zijn typische bewoners van kleigronden, terwijl (c) de pissebed *Armadillidium pictum* Brandt en (d) de miljoenpoot *Polydesmus angustus* Latzel (d) op zandgronden voorkomen. Foto's: Roy Kleukers (a & d), Theodoor Heijerman (b & c)

1. Examples of species that are abundant to a specific soil type. (a) The centipede *Haplophilus subterraneus* (Shaw) and (b) woodlouse *Eluma caelatum* (Miers) are typical inhabitants of clayey soils, whereas (c) the woodlouse *Armadillidium pictum* Brandt and (d) the millipede *Polydesmus angustus* Latzel are restricted to sandy soils.

de bodem moet dit wel toelaten. In zware kleibodems aangestampt door grote grazers, is het voor bodemfauna moeilijk graven en kan niet ontsnapt worden aan ongunstige abiotische condities (Van Klink et al. 2015). In meer losse zandbodems, of in gebieden met een zware bodem maar een lage begrazingsdruk, is ontsnappen wel mogelijk. Hier zorgen biobouwers zoals regenwormen, kwelderspringers en mollen, voor bioturbatie en een open bodemstructuur.

De tweede factor die een sterke invloed heeft op aanwezigheid van bodemdieren is de zuurgraad. In zuurdere bodems is de dichtheid aan grotere bodemfauna lager dan in meer neutrale of alkalische bodems (Ponge 2003). Dit heeft te maken met het lage gehalte van met name calcium (Ca) en magnesium (Mg) in zure bodems. Veel bodemdieren hebben deze elementen nodig om hun uitwendige skelet op te bouwen.

Deze twee factoren blijken in de bodem sterk gekoppeld te zijn aan de verschillende bodemtypen. In dit artikel laten we zien dat het gebruik van bodemtypen en hun geografische verspreiding inzicht kan bieden in de soortensamenstelling van enkele groepen typische bodembewoners: pissebedden (Isopoda), miljoenpoten (Diplopoda) en duizendpoten (Chilopoda) (figuur 1).

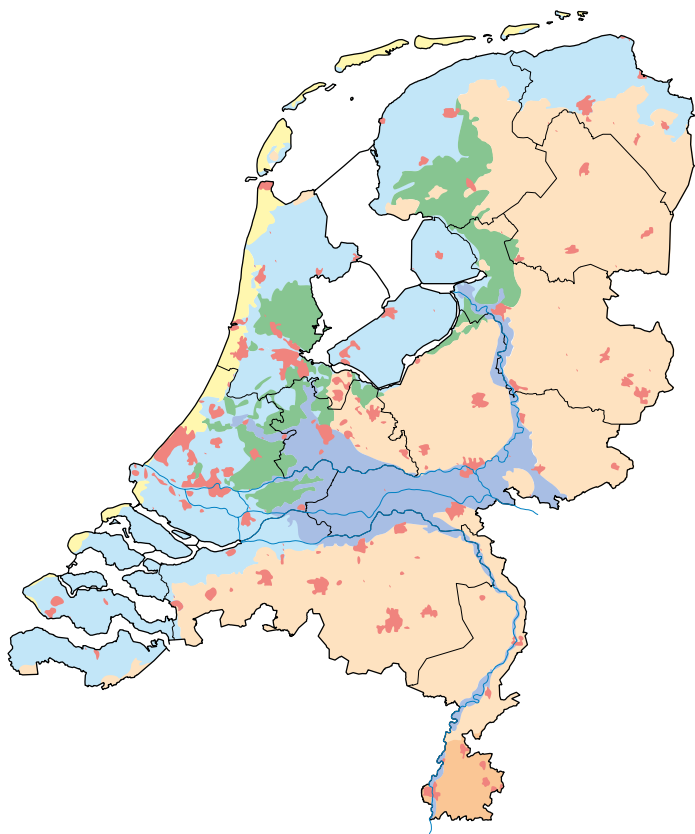
## Bodemtypen

Zoals hierboven beschreven bestaat er een sterke link tussen bodemdieren en bodemeigenschappen. Bodemtypen ver-

schillen sterk in bodemeigenschappen. De geografische ligging van een bepaald bodemtype bepaalt dan ook het voorkomen van bodemdieren die aan dit type zijn gebonden. Maar welke bodemtypen zijn belangrijk voor bodemdieren en waar liggen deze in Nederland?

De hoofdindeling van gronden in Nederland kent vier typen: kleigronden (gesplitst in zee- en rivierklei), veengronden, zandgronden en leemgronden. Elk type kan weer verder onderverdeeld worden (De Bakker & Edelman-Vlam 1981), maar dat blijkt voor het voorkomen van bodemfauna minder belangrijk. In figuur 2 is de geografische ligging van deze hoofdtypen weer gegeven. De zeelegronden liggen in het westen van het land, onder zeeniveau. Ze zijn in het holoceen (vanaf ongeveer 10.000 jaar geleden) ontstaan. Tijdens deze geologische periode vonden mariene kleiafzettingen plaats door getij-invloed (Berendsen 2004). Klei heeft een korrelgrootte van 0,002-0,05 mm en heeft daardoor de eigenschap waterdoorlatend te zijn, zeker bij afwezigheid van regenwormen. Klei houdt goed water vast en droogt niet zo snel uit. Klei draagt bij aan de structuur van de bodem omdat de deeltjes aan elkaar blijven kleven, wat het graven door bodemdieren bemoeilijkt. Klei bevat veel mineralen en is daarom voedselrijk en heeft een hoge zuurgraad. Zeeleigebieden worden van de Noordzee gescheiden door strandwallen en de duinen, die bestaan uit kalkrijk zand ten zuiden van Bergen, en kalkarm zand ten noorden van Bergen en op de Waddeneilanden. De zeeleigebieden in het noorden grenzen direct aan de Waddenzee.





2. De hoofdingeling van de Nederlandse bodemtypen: zeelei (blauw), rivierlei (paars), veen (groen), zand (geel aan kust, roze in binnenland), leem (oranje in Zuid-Limburg). Grote steden zijn rood gekleurd. Bron: EIS Kenniscentrum Insecten en andere ongewervelden  
2. The main soil types of the Netherlands: with marine clay (blue), river clay (purple), peatland (green), sand (yellow on coast, pink in central parts of the Netherlands) and loam (orange in Southern Limburg). Large cities are indicated by the red colour. Source: EIS Kenniscentrum Insecten en andere ongewervelden

Op de overgang van de laag gelegen zeeleigebieden naar de hoger gelegen zandgronden uit het pleistoceen ( $\pm 10.000 - 100.000$  jaar oud) in het oosten liggen de veengronden, voornamelijk uit laagveen bestaand. Veengronden bestaan tot een diepte van 80 cm voor meer dan de helft uit zogenaamd moerig, veenachtig, organisch, humeus materiaal (Zonneveld 1993). Ze ontstaan door de ophoping van afgestorven plantendelen die onder zuurstofloze omstandigheden slecht afbreken. De zuurgraad is laag, evenals het kalkgehalte. Veen bevat veel water, is over het algemeen voedselarm en is door de relatief open structuur voor bodemfauna gemakkelijk begaanbaar.

De pleistocene zandgronden bestaan uit dekzand, dat grotendeels van lokale afkomst is en door de wind is afgezet (Berendsen 2004). Zand heeft een korrelgrootte van 0,05-2 mm en is dus goed waterdoorlatend maar slecht water vasthoudend. Zand zorgt voor een losse bodemstructuur waarin gravende dieren zich makkelijk kunnen bewegen. De pleistocene zandgronden zijn relatief arm aan kalk (dus zuur) en voedselarm. Ze worden door rivieren doorsneden die aan beide zijden bij overstroming voedselrijke, kalkhoudende rivierlei afzetten met min of meer dezelfde eigenschappen als zeelei. In Zuid-Limburg komt op grote schaal nog leem of löss voor. Dit is net als de dekzanden door de wind afgezet, maar het materiaal komt van verder en heeft een geringere korrelgrootte dan zand (Berendsen 2004). Ten opzichte van klei is leem armer aan kalk en nutriënten.

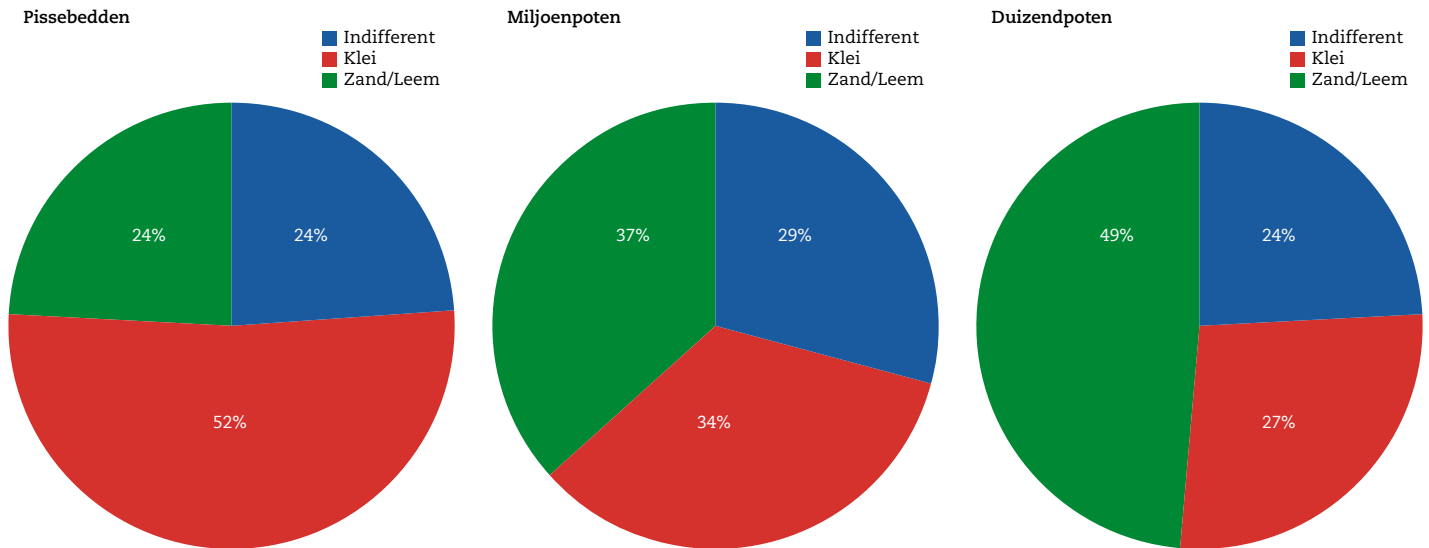
Op een kleine ruimtelijke schaal komen soms duidelijke verschillen in bodemtype voor, met name door het verplaatsen van grond door de mens, bijvoorbeeld bij de aanleg van wegen (zand), dijken (klei) en parken en tuinen (kleiig zand). Het grondtype in steden wijkt dan ook significant af van het landelijke gebied er omheen.

## Koppeling bodemtype en bodemdieren

Als bodemdieren sterk gebonden zijn aan een bepaald bodemtype, dan is de verwachting dat de verspreiding van deze soorten overeenkomt met de ligging van bepaalde klei- of zandbodems. Een analyse van de Nederlandse soorten pissebedden, miljoenpoten en duizendpoten laat zien dat ongeveer 75% van de soorten inderdaad een duidelijke voorkeur laat zien voor een bepaald bodemtype (figuur 3). Een duidelijke voorkeur houdt in dat meer dan 85% van de waarnemingen (meestal veel meer) is gedaan op een klei- of zand/leem-bodem (zie voorbeelden figuur 4). Zand en leem zijn samengenomen omdat een deel van de soorten die in het Zuid-Limburgse heuvelland in leemgrond leeft, ook in het oosten van Nederland op zand voorkomt. Dit heeft vooral te maken met de overeenkomst in de bodemeigenschappen van leem en zand. Beiden drogen gemakkelijk uit en zijn meestal kalkarm (een uitzondering hierop zijn jonge kustduinen ten zuiden van Bergen). Voorbeelden van soorten die zowel op leem- als op zandgronden voorkomen zijn de miljoenpoten *Polydesmus angustus* Latzel en *Glomeris marginata* (Villers), de duizendpoten *Lithobius tricuspis* Meinert, *L. piceus* L. Koch, *L. macilentus* L. Koch en *L. muticus* C.L. Koch, en de pissebedden *Armadillidium pictum* Brandt en *A. opacum* (C. Koch) (Berg et al. 2008). Dit zijn zonder uitzondering soorten die aan oude bossen zijn gebonden. De aanwezigheid van een dikke strooisellaag zou er hier toe kunnen leiden dat de binding met de ondergrond, zij het zand of leem, minder sterk is. Dit fenomeen lijkt zich ook voor te doen bij duizendpoten die sterk aan zandgrond zijn gebonden. Deze soorten zijn vaak in min of meer stabiele milieus te vinden, zoals oude bossen en mooi ontwikkelde heidevelden met een rijke ondergroei.

Het aandeel van soorten gebonden aan zandgrond neemt toe van pissebedden (24% van de soorten) en miljoenpoten (37%) naar duizendpoten (49%). Voor kleibodems geldt het omgekeerde patroon: de diversiteit aan pissebedden is hier juist het hoogst (52% van de soorten), gevolgd door miljoenpoten (34%) en duizendpoten (27%) (figuur 3). De twee factoren die hierbij een grote rol spelen, zijn een verschil in gevoeligheid voor droogte en kwaliteit van het voedsel.

Soorten met een sterke voorkeur voor een bepaald bodemtype zijn soms toch afwezig op een in principe geschikte locatie. Historische gebeurtenissen, zoals het aanbrengen van organische lagen, voormalig gebruik van persistente bestrijdingsmiddelen, overstromingen met zeewater en andere ingrepen in het landschap die in het verleden zijn uitgevoerd, kunnen een langdurig effect uitoefenen op de huidige verspreiding van soorten. Een mooi voorbeeld is de verspreiding van de pissebed *Eluma caelatum* (Miers) (figuur 1b) in Zeeland. Hier blijkt de soort afwezig op locaties die op het oog geschikt zijn, maar die tijdens de Tweede Wereldoorlog onder water zijn gezet. Toenmalige inundatie met zeewater heeft blijkbaar een langdurig negatief effect op de structuur of chemie van de bodem waardoor het voor deze soort, eventueel in combinatie met een slecht verspreidingsvermogen, nog steeds niet mogelijk is geweest deze gebieden te (her)koloniseren (Berg & Kroon 1999). Een vergelijkbaar patroon is in ditzelfde gebied voor sprinkhanen gevonden (Kleukers 1990).



3. Voorkeur (in procenten) van soorten van pissebedden (n=29), miljoenpoten (n=41) en duizendpoten (n=33) voor drie categorieën van bodemtypen: geen voorkeur (blauw), klei (rood) of zand en leem (groen). Bron: EIS-werkgroep Bodemfauna  
3. Preferences (as a percentage) of species of woodlice (n=29), millipedes (n=41) and centipedes (n=33) for three categories of soil types: indifferent (blue), clay (red) or sand and loam (green). Source: EIS-werkgroep Bodemfauna

## Droogte

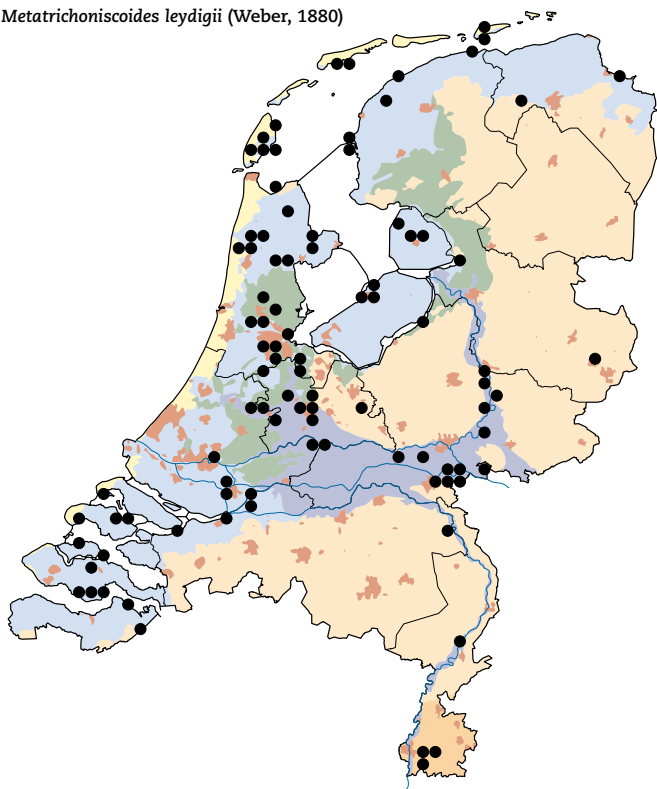
Dat de drie groepen verschillen in gevoeligheid voor droogte, is terug te voeren tot de manier waarop de groepen ademen. Pissebedden verliezen veel sneller water dan miljoenpoten en duizendpoten, wat ze veel gevoeliger maakt voor droogte. Dit verschil in fysiologie wordt veroorzaakt door een verschil in de morfologie van de ademhalingsorganen. De organen waarmee pissebedden ademen, de pleopoden (afgeleid van platte zwempoten), liggen aan het buikoppervlak van het lichaam buiten de bescherming van het lichaam zelf. Hierdoor zijn ze weinig beschermd, waardoor een groot oppervlak direct blootgesteld is aan de omgeving. Zandige gebieden zijn over het algemeen droger dan kleigebieden en dus minder geschikt voor pissebedden. De enige manier om uitdroging onder droge omstandigheden te voorkomen, is het zoeken van een schuilplaats met vochtige condities, zoals onder een oude boomstronk. Daarentegen hebben miljoenpoten en duizendpoten een tracheëensysteem, vergelijkbaar met dat van de meeste insecten. Hier ligt het ademhalingsstelsel binnen het lichaam met kleine openingen naar buiten. Doordat het buizensysteem alleen via kleine openingen aan de lucht wordt blootgesteld, is er een veel betere bescherming tegen uitdroging. Hierdoor kunnen miljoenpoten en duizendpoten beter onder drogere (en dus zandigere) omstandigheden overleven.

Opvallend is dat het overgrote deel van de pissebedden die alleen in klei voorkomen, kleine soorten betreft van maar een halve centimeter groot. Zij leven bijna zonder uitzondering diep in de bodem ten opzichte van hun grotere soortgenoten. Zij zijn uiterst gevoelig voor uitdroging (Dias et al. 2013), maar hun verborgen levenswijze maakt dat zij niet vaak aan droogte worden blootgesteld omdat kleibodems veel vocht bevatten. Bovendien vormt klei met een hoog soortelijk gewicht een prima buffer tegen extreme fluctuaties in vochtcondities. Het is opvallend dat van de duizendpoten die in de bodem leven, met name de trage, lange, slanke soorten uit de orde Geophilomorpha voor het overgrote deel in kleibodems te vinden zijn. Dit doet vermoeden dat ook zij gevoelig zijn voor uitdroging. Deze groep beslaat iets minder dan de helft van de Nederlandse soorten. De andere helft van de soorten leeft vooral aan het bodemoppervlak. Ze worden dan ook meer blootgesteld aan droogte en zijn hieraan aangepast, wat hun sterke binding aan zand-

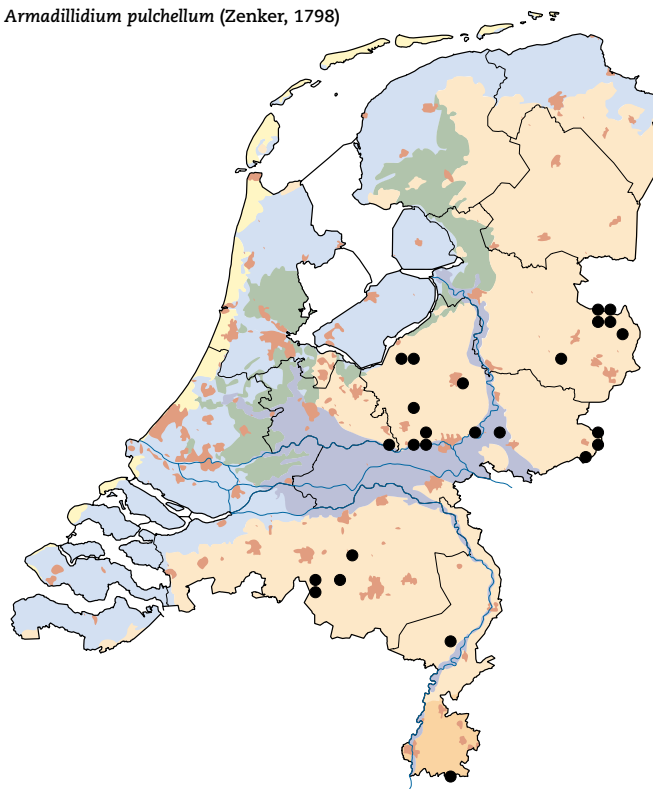
bodems kan verklaren. Dit zijn over het algemeen snellere, meer gedrongen soorten van de familie Lithobiidae.

De meeste soorten die aan kleibodems zijn gebonden, komen zowel op zeelei als rivierlei voor (Berg et al. 2008). Het pissebeddengenus *Trichoniscoides*, in Nederland met drie soorten vertegenwoordigd, bevat twee soorten die wel een voorkeur voor een van de twee typen klei lijken te hebben. *Trichoniscoides sarsi* Patience is algemeen in zeeleibodems, terwijl *T. helveticus* (Carl) een relatief zeldzame soort is van rivierlei en tot in zekere mate leem (figuur 5). Beide soorten prefereren kalkrijke bodems met een relatief open structuur waarin regenwormen aanwezig zijn. Beide soorten vertonen veel overeenkomsten in microhabitat. Ze zijn te vinden onder deels begraven stenen, onder wortelmatten op hard stenig substraat, in voormalige wortelkanalen en in grotere kleiaggregaten. Hun verspreiding in Nederland suggereert dat zij elkaar uitsluiten (Berg et al. 2008) en hetzelfde patroon lijkt zich ook in Engeland voor te doen (Gregory 2002). Beide soorten zijn nog nooit samen op een en dezelfde locatie aangetroffen. Hun verspreiding in Nederland lijkt samen te vallen met de ligging van zeelei in het westen en noorden en rivierlei in het oosten van het land. Echter, chemisch gezien verschillen beide kleisoorten niet zo sterk van elkaar. De zuurgraad is overeenkomstig en het natriumgehalte van oude zeeleigronde verschilt niet sterk van dat van rivierlei (De Bakker & Locher 1990). Dit zou kunnen betekenen dat het niet gaat om de verschillen in elementensamenstelling van beide kleisoorten, maar meer om het klimaat. In Europa wordt *T. sarsi* meer geassocieerd met een Atlantisch klimaat en *T. helveticus* meer met een continentaal klimaat (Schmallfuss 2003). Zeelei heeft gemiddeld gezien een hogere grondwaterstand en een hogere fractie fijn zand dan rivierlei (De Bakker & Locher 1990). Een hoge grondwaterstand in de winter drijft bodemfauna meer naar het oppervlak waardoor deze sterker worden blootgesteld aan temperaturen onder nul. Rivierlei biedt dan meer bescherming. Door de lagere grondwaterstand kan bodemfauna zich dieper terugtrekken, wat wordt vergemakkelijkt doordat rivierlei meer grof zand bevat dan zeelei (De Bakker & Locher 1990). Blootstelling aan vorst, meer dan aan hoge temperaturen en droogte in de zomer, lijkt het verschil in verspreiding van beide soorten te verklaren (Berg 2008).

*Metatrichoniscoides leydigii* (Weber, 1880)



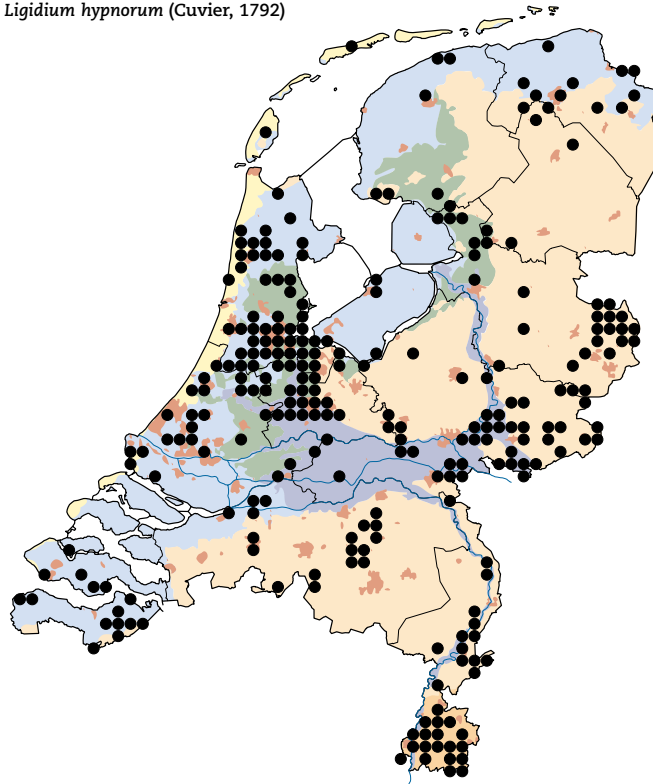
*Armadillidium pulchellum* (Zenker, 1798)



4. Verspreiding van drie soorten pissebedden. (a) *Metatrichoniscoides leydigii* (Weber) is gebonden aan kleibodems, (b) *Armadillidium pulchellum* (Zenker) aan zandbodems en (c) *Ligidium hypnorum* (Cuvier) is niet gebonden aan een specifiek bodemtype (rechts). Bron: EIS-werkgroep Bodemfauna

4. Distribution of three species of woodlice. (a) *Metatrichoniscoides leydigii* (Weber) is restricted to clayey soils, (b) *Armadillidium pulchellum* (Zenker) to sandy soils and (c) *Ligidium hypnorum* (Cuvier) has no soil type preference. Source: EIS-werkgroep Bodemfauna

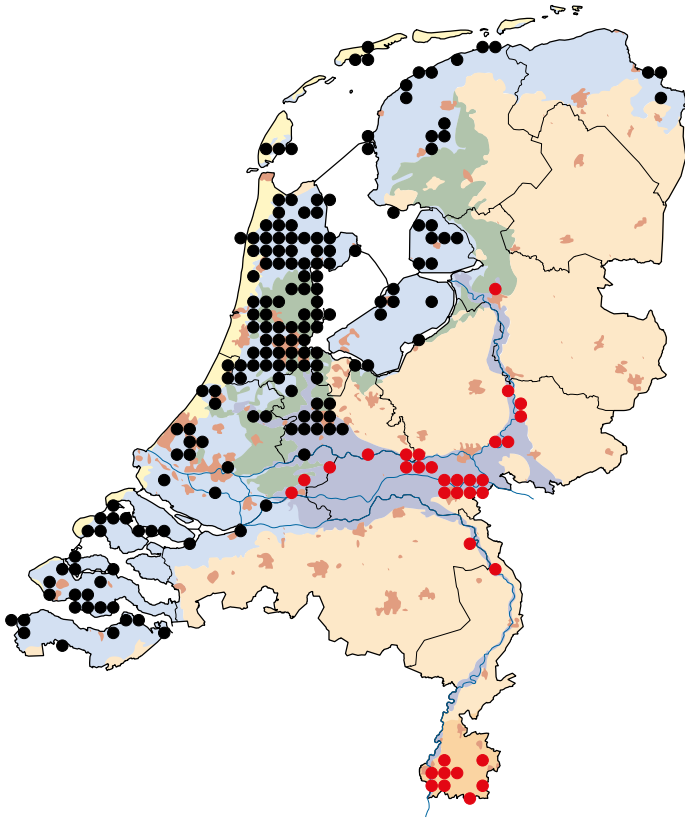
*Ligidium hypnorum* (Cuvier, 1792)



## Dieet

Een tweede verklaring ligt in het verschil in dieet van de drie groepen. Pissebedden en miljoenpoten zijn obligate strooiseleters. De samenstelling van de elementen in bladeren wordt deels bepaald door de standplaats. Strooisel van plantensoorten die op zand groeien, is over het algemeen van slechtere kwaliteit voor strooiseleTERS in vergelijking tot dat van soorten die onder rijkere en meer kalkhoudende condities groeien zoals op klei (Hättenschwiler et al. 2005). Bladeren van op zand groeiende soorten bevatten minder stikstof (N) en calcium, maar meer

lignine en fenolen. De groei van strooiseleTERS is stikstofgelimiteerd, wat inhoudt dat ze continu op zoek zijn naar strooisel dat rijk is aan stikstof. Lignine en fenolen verlagen de eetbaarheid van strooisel voor pissebedden en miljoenpoten aanzienlijk (Zimmer et al. 2005). Duizendpoten zijn rovers en daardoor niet direct afhankelijk van een goede strooiselkwaliteit. De elementverhouding in hun voedsel (allerlei andere bodemdieren) lijkt veel meer op die van hun eigen lichaam, waardoor de kwaliteit van hun voedsel per definitie veel hoger is dan bij strooiseleTERS. Indirect zijn duizendpoten echter wel afhan-



5. De verspreiding van de pissebedsoorten *Trichoniscoides sarsi* Patience (zwarte stip) en *T. helveticus* (Carl) (rode stip) in Nederland (iedere stip representeert een UTM-gridcel van 10×10 km). Bron: EIS-werkgroep Bodemfauna

5. Distribution of the woodlouse species *Trichoniscoides sarsi* Patience (black dots) and *T. helveticus* (Carl) (red dots) in the Netherlands (every dot represents a UTM grid cell of 10×10 km). Source: EIS-werkgroep Bodemfauna

kelijk van de kwaliteit van bladstrooisel, maar een lage kwaliteit strooisel kan juist positief voor ze uitpakken. Deze leidt namelijk tot een geringere afbraak van materiaal, waardoor een dikkere strooisellaag ontstaat, die de habitat vormt van oppervlakkig levende soorten bodemfauna en dus van voedsel voor duizendpoten.

### Soorten zonder bodemtypevoorkeur

Er zijn verschillende verklaringen voor het kwart van de soorten dat geen uitgesproken voorkeur vertoont voor een bepaald bodemtype. Deze soorten komen bijna zonder uitzondering verspreid over Nederland voor (Berg et al. 2008). Voor een flink deel van deze 'bodem'faunasoorten geldt dat ze de binding met de bodem min of meer zijn verloren. Zij leven boven de bodem, bijvoorbeeld in dood hout of onder de schors van dode loof- en naaldbomen. Veel van deze soorten vertonen geen duidelijk voorkeur voor boomsoort (Zuo et al. 2014). Bomen zijn gezamenlijk niet aan zand- of kleibodems gebonden, waardoor de geassocieerde 'bodem'fauna ook geen voorkeur laat zien. Dit geldt bijvoorbeeld voor drie van de 12 miljoenpootsoorten die geen binding hebben met een bepaald bodemtype: *Cylindroiulus punctatus* (Leach), *Nemasoma varicorne* C.L. Koch en *Proteroiulus fuscus* (Am Stein) (Berg et al. 2008). Weer andere soorten zijn aan hard substraat gebonden, inclusief gebouwen, muren of stenen dijken, en mijden de meer vochtige bodem. *Porcellio spinicornis* Say, een mooi gekleurde pissebed, en *Armadillidium nasatum* Budde-Lund zijn hiervan voorbeelden, evenals de miljoenpoot *Polyxen*

*lagurus* (Linnaeus) en de duizendpoten *Lithobius melanops* Newport en *Geophilus carpophagus* Leach. Andere soorten hebben wel een voorkeur voor specifieke abiotische omstandigheden, bijvoorbeeld een hoge vochtigheid, en zijn behalve in klei- ook in enkele vochtige zandbodems te vinden. Typische voorbeelden zijn de pissebedden *Trichoniscus pusillus* Brandt en *Ligidium hypnorum* (Cuvier) (figuur 4c) en de miljoenpooten *Brachyiulus pusillus* (Leach) en *Craspedosoma rawlinsi* Leach. Weer andere soorten zijn gebonden aan het zoute milieu, op zowel zand als klei of hard substraat, bijvoorbeeld de pissebed *Ligia oceanica* (Linnaeus) en de duizendpoot *Strigamia maritima* (Leach). Binnen de drie groepen bodemfauna is er één uitzonderlijke soort die alleen in veenbodems wordt gevonden, de miljoenpoot *Xestoiulus laeticollis* (Porat). Waarom deze hydrofiële soort gebonden is aan organisch rijke bodems met een hoge vochtigheid is niet duidelijk. De habitat bestaat zowel uit natte graslanden als moerasbossen (Berg et al. 2008). Soms wordt de soort op klei gemengd met veen aangetroffen.

### Indirecte koppeling aan bodemtypen

Hoewel we in dit artikel de focus leggen op typische aan bodem gebonden taxa, wil dat niet zeggen dat vergelijkbare patronen afwezig zijn in andere soortgroepen. Ook soorten die in eerste instantie geen duidelijke binding met de bodem hebben, kunnen indirect te koppelen zijn aan het bodemtype. Dit kunnen bijvoorbeeld soorten zijn welke gedurende slechts één of enkele van hun levensstadia gebonden zijn aan de bodem. Sommige van deze soorten worden pas waargenomen (of kunnen überhaupt pas op naam gebracht worden) in een ander levensstadium. Denk hierbij bijvoorbeeld aan kevers, muggen en vliegen, waarbij de larven van veel soorten bodembewoners zijn.

Anderzijds kunnen soorten gebonden zijn aan specifieke bodemtypen en eigenschappen die ze nodig hebben om te nestelen. De verspreiding van veel vliesvleugeligen, bijvoorbeeld solitaire bijen en graafwespen, is gerelateerd aan de ligging van bepaalde bodemtypen. Een bodem moet aan de ene kant geschikt zijn om in te graven om een nest te bouwen, aan de andere kant ook voldoende warmte afgeven voor de ontwikkeling van de eieren en larven in het grondnest (Noordijk et al. 2016).

Nog extremer zijn taxa waarbij een bodemtype in eerste instantie geen enkele rol lijkt te spelen, maar toch belangrijk is voor het voorkomen van soorten omdat deze afhankelijk zijn van een 'tussensoort' waarmee de doelsoort interacteert. Monofage herbivoren zijn door hun voedselvoorkeur gebonden aan een enkele waardplant of een enkel genus aan plantensoorten. Veel waardplanten zijn gebonden aan een bepaald bodemtype (Van der Meijden 2005), waarmee dus ook de herbivoren gelimiteerd is in zijn voorkomen. Dit fenomeen van indirecte afhankelijkheid van bodemtype via waardplant zie je bijvoorbeeld bij sommige soorten vlinders, bladhaantjes en snuitkevers. Met name voor specialistische soorten die afhankelijk zijn van één of enkele soorten als bron van voedsel, kan het bodemtype dus een belangrijke invloed hebben op de verspreiding, terwijl voor generalistische soorten andere, veelal abiotische factoren belangrijker lijken te zijn.

### Conclusie

Er zijn zeer veel soorten dieren die voor hun hele levenscyclus, of een belangrijk deel ervan, van de bodem afhankelijk zijn. Ten opzichte van de bovengrondse fauna weten we relatief weinig over de biologie, ecologie en verspreiding van bodemdieren. Dit komt met name omdat hun teruggetrokken levenswijze en vaak geringe afmeting de studie van deze diergroep



lastig, maar niet minder interessant maakt. In dit artikel hebben we laten zien dat bodemtype, met name zand, klei en veen, een belangrijke bepalende factor is voor de verspreiding van veel soorten bodemdieren. Met name de bodemfysische en -chemische variabelen, zoals graafbaarheid, temperatuur, vocht, en kalkgehalte, maar ook de kwaliteit van strooisel en afgestorven plantenmateriaal spelen daarbij een belangrijke rol.

Bodemdieren zijn niet alleen talrijk en interessant, ze spelen ook een cruciale rol in het functioneren van de bodem. Hun activiteiten dragen onder andere bij aan een open bodem-

structuur, snelle waterinfiltratie, afbraak van bodemorganische stof, reductie van bodemerosie en optimale plantengroei. Al deze factoren tezamen definiëren bodemvruchtbaarheid, waar wij als mens van afhankelijk zijn. Het is veilig te stellen dat zonder bodemfauna het onmogelijk is een gezonde bodem te hebben. Het is dan ook terecht dat UNESCO 2015 uitriep tot het jaar van de bodem, waarin aandacht werd gevraagd voor het onbekende en onderschatte belang van de bodem en zijn bewoners.

## Literatuur

- Berendsen HJA 2004. De vorming van het land. Inleiding in de geologie en geomorfologie. Koninklijke Van Gorcum.
- Berg MP 2008. Distribution and ecology of two enigmatic species, *Trichoniscoides sarsi* Patience, 1908 and *T. helveticus* (Carl, 1908) (Crustacea, Isopoda) in the Netherlands. *Bulletin of the British Myriapod and Isopod Group* 23: 2-8.
- Berg MP 2012. Patterns of biodiversity at fine and small spatial scale. In: *Soil ecology and ecosystem services* (Wall DH ed): 136-152. Oxford University Press.
- Berg MP & Kroon A 1999. De invloed van recente overstromingen op het verspreidingspatroon van de pissebed *Eluma purpurascens* in Zeeland (Crustacea: Isopoda: Oniscoidea). *Nederlandse Faunistische Mededelingen* 9: 135-139.
- Berg MP, Soesbergen M, Tempelman D & Wijnhoven H 2008. Verspreidingsatlas Nederlandse landpissebedden, duizendpoten en miljoenpoten (Isopoda, Chilopoda, Diplopoda). EIS-Nederland & Vrije Universiteit-Afdeling Dierecologie.
- De Bakker H & Edelam-Vlam AW 1981. De Nederlandse bodem in kleur. Stichting voor Bodemkartering.
- De Bakker H & Locher WP 1990. Bodemkunde van Nederland: Bodemgeografie. Malmberg.
- Dias ATC, Krab EJ, Zimmer M, Cornelissen JHC, Ellers J, Wardle DA & Berg MP 2013. The why of dry and die: traits underpinning desiccation resistance explain distribution patterns of terrestrial isopods. *Oecologia* 172: 667-677.
- Ettema CH & Wardle DH 2002. Spatial soil ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 177-183.
- Giller PS 1996. The diversity of soil communities, the 'poor man's tropical rainforest'. *Biodiversity and Conservation* 5: 135-168.
- Gregory S 2002. Exclusive *Trichoniscoides*. *Newsletter of the British Myriapod and Isopod Group* 4: 1-2.
- Hättenschwiler S, Tiunov AV & Scheu S 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 191-218.
- Kleukers RMJC 1990. Het voorkomen van *Metriopectera roeselli* in Zeeland. *Nieuwsbrief Saltabel* 3: 18-22.
- Noordijk J, Smit JT, Smit J & Vreugdenhil D 2016. De insectengemeenschap van aangeglede steilranden op de heide. *Entomologische Berichten* 76: 48-55.
- Ponge JF 2003. Humus form in terrestrial ecosystem: a framework to biodiversity. *Soil Biology and Biochemistry* 35: 935-945.
- Schmallfuss H 2003. World catalog of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscoidea). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Series A* 654: 1-341.
- Van der Meijden R 2005. Heukels' flora van Nederland. Wolters-Noordhoff.
- Van Klink R, Schrama M, Nolte S, Bakker JP, Wallis De Vries MF & Berg MP 2015. Defoliation and soil compaction jointly drive grazing effects on plants and soil arthropods on fine-textured soil. *Ecosystems* 18: 671-685.
- Zimmer M, Kautz G & Topp W 2005. Do woodlice and earthworms interact synergistically in leaf litter decomposition? *Functional Ecology* 19: 7-16.
- Zonneveld JIS 1993. *Levend Land. De geografie van het Nederlandse landschap*. Bohn Stafleu Van Loghum.
- Zuo J, Fonck M, Van Hal JH, Cornelissen JHC & Berg MP 2014. Diversity of macro-detritivores in dead wood is influenced by tree species, decay stage and environment. *Soil Biology Biochemistry* 78: 288-297.

Geaccepteerd: 2 maart 2016

## Summary

### The crucial role of soil type on the distribution of soil fauna

In terms of biodiversity, the soil is an extremely rich component of many ecosystems. A plethora of invertebrates spend their whole life in the soil, whereas others are only bound to the soil for a specific part of their life cycle. The mechanisms underlying and causing this huge diversity are far from clear. In this article we highlight the importance of soil types for the distribution of soil macrofauna (> 0.5 cm), as this appears to be one of the factors explaining species distribution. We focus on three main groups of soil invertebrates: woodlice (Isopoda), millipedes (Diplopoda) and centipedes (Chilopoda), and use the species distribution of these groups in the Netherlands to show their link to the main different soil types: sandy, clayey and peaty soils. It appears that the physical and chemical properties of these soils, especially structure, moisture content, temperature buffering capacity and calcium content, but also the indirect effect of soil type on leaf litter quality play essential roles in soil fauna distributions.

