



# Metabolische bodemscan van ondergrondse relaties

## Functionele biodiversiteit, bodemvruchtbaarheid en landschap

In het (inter)nationale biodiversiteitsbeleid definieert men natuur vooral in termen van soorten en ecosystemen. Met de groeiende aandacht voor de functionele diversiteit van planten en dieren is echter het besef doorgedrongen, dat kwalificaties als: een groot aantal soorten is altijd goed, onvoldoende zijn. Bij die gedachte sluiten we aan. In dit artikel presenteren wij de metabolische bodemscan die de functionele biodiversiteit van bodemorganismen uitdrukt in energieflex en een koppeling met landschappelijke en bodemkundige kenmerken mogelijk maakt.

2015 is uitgeroepen tot Jaar van de Bodem. De kennis over het leven in de bodem is de laatste jaren sterk toegenomen. Zo zijn we steeds beter in staat de aantallen en activiteiten van alle bodemorganismen (bacteriën, protozoën, nematoden, mijten, springstaarten, wormen en schimmels) te vertalen naar de capaciteit voor chemische omzettingen, zoals afbraak en mineralisatie, die belangrijk zijn voor de bodemvruchtbaarheid en -structuur en zelfs de kwaliteit van het landschap. De afbraak van organische stoffen tot CO<sub>2</sub>, water, stikstof en andere elementen wordt decompositie en mineralisatie genoemd. Mineralisatie wordt niet alleen door micro-organismen uitgevoerd, maar ook door nematoden en hun predatoren die deze en andere organismen weer verteren. De minerale componenten die hierdoor vrijkomen, worden weer gebruikt door vaatplanten en micro-organismen voor de productie van nieuwe biomassa. De activiteit daarvan komt voor het grootste deel voor rekening van micro-organismen, die vaak meer dan 80% van de levende biomassa in de bodem uitmaken. In een akkerbodem wordt jaarlijks ongeveer 5.000 kg koolstof per hectare binnen het bodemvoedselweb afgebroken, en daarbij wordt ongeveer 100 kg stikstof per hectare opnieuw vrij gemaakt.

### Karakterisering voedselweb

Een voedselweb kan worden gezien als een netwerk van

prooi-predatorrelaties met verschillende groepen organismen. Elke positie in het voedselweb geeft de functie van het organisme aan. De samenstelling van een voedselweb bepaalt hoe de biologische processen in de bodem verlopen. En de beschrijving van zo'n web kan niet alleen in termen van soorten gebeuren, maar ook in termen van eigenschappen (traits), zoals de grootte van soorten. Dat laatste heeft voordelen en opent een heel nieuwe blik op het voedselweb. Over het algemeen komen er in een ecosysteem veel kleine en weinig grote organismen voor. Dit is het traditionele beeld van de voedselpiramide met toppredatoren. Op een andere manier bekeken, blijkt dat de verhouding tussen de aantallen en de grootte van individuen in een voedselweb kenmerkend is voor de stabiliteit van het systeem.

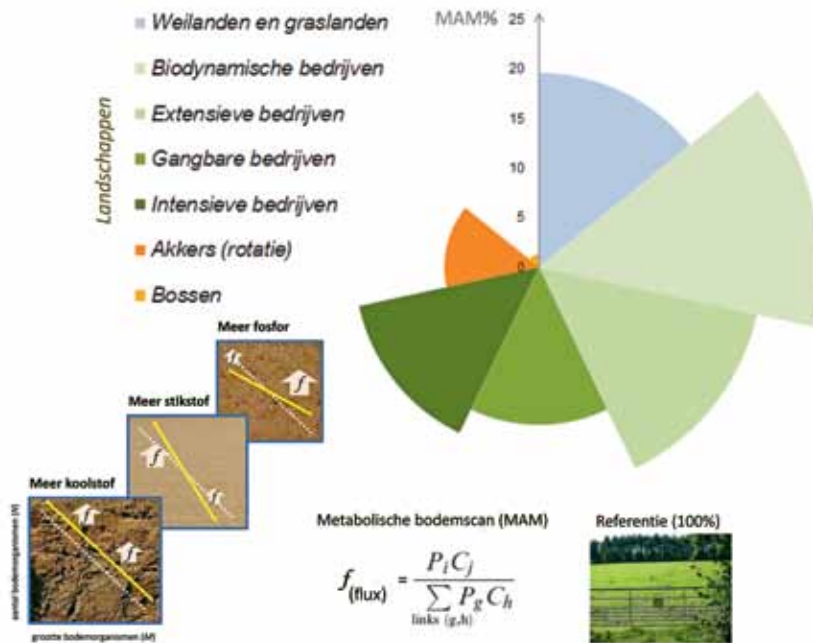
Er bestaat een lange traditie van studies over prooi-predatorverhoudingen (Volterra, 1926), maar pas laat in die geschiedenis zijn aantallen (abundantie) van soorten aan hun grootte gekoppeld (Cohen et al., 2003). De verhouding tussen lichaamsgewicht ( $M$ ) en abundantie ( $N$ ) kan voor elk van de aanwezige organismen berekend worden. Op basis van empirische gegevens kan deze  $M/N$ -verhouding via Gegeneraliseerde Lineaire Modellen (GLM) worden gekoppeld aan categorieën zoals landschap en veeteelt en bodemfactoren als pH, lutum, organische stof, microbiële koolstof, bodemkoolstof, stikstof en fosfor (figuur 1, links). Dat levert

CHRISTIAN MULDER,  
ANTON BREURE,  
MICHIEL RUTGERS,  
ANTON SCHOUTEN &  
WILKO VERWEIJ

- metabolic action model
- prooi-predatorparen
- bodemvoedselweb
- energieflexen
- stabiliteit

**Dr. C. Mulder** Centrum voor Duurzaamheid, Milieu en Gezondheid, RIVM, Postbus 1, 3720 BA Bilthoven  
christian.mulder@rivm.nl  
**Prof. Dr. A.M. Breure** Environmental Science, Radboud University Nijmegen/Centrum voor Duurzaamheid, Milieu en Gezondheid, RIVM  
**Dr. M. Rutgers** Centrum voor Duurzaamheid, Milieu en Gezondheid, RIVM  
**Drs. A.J. Schouten** Centrum voor Duurzaamheid, Milieu en Gezondheid, RIVM  
**Dr. W. Verweij** Centrum voor Duurzaamheid, Milieu en Gezondheid, RIVM

Foto **Tjitte Jan Hogeterp** doorhetoogvandelens.nl. Muizenplaag in Friesland



**Figuur 1** energieflux in een voedselweb als functie van de prooigroei  $P_i$  en de consumptie door predatoren  $C_j$  voor aantallen soorten prooi  $g$  en soorten predator  $h$ . De flux wordt voor elke voedselketen evenredig aan het product van prooi-productie en het verbruik van predatoren gesteld (Reuman & Cohen, 2005; Mulder *et al.*, 2011). Indien een stabiel bodemecosysteem met gelijke biomassa productie op alle trofische niveaus, zoals een voedselrijk grasland in beheer bij Natuurmonumenten, als referentielocatie gebruikt

wordt, zijn bij alle andere vormen van landgebruik op zandgronden de relatieve fluxen van biomassa en nutriënten kleiner.

**Figure 1** energy flux in a food web as function of the resource productivity  $P_i$  and the predatory consumption  $C_j$  for the numbers of prey species  $g$  and predatory species  $h$ . The flux for each trophic link is proportional to the product of the resource productivity times its consumption by the predators (Reuman & Cohen, 2005; Mulder *et al.*, 2011). When we select as

target one stable system with equiproduction across body-size bins (here as a nutrient-rich grassland trusted by Natuurmonumenten) and put its flux at 100%, the relative fluxes of biomass and nutrients under all the other types of land management become less.

een verband tussen abiotiek en M/N-verhouding op (Mulder & Elser, 2009; Reuman *et al.*, 2009; Cohen & Mulder, 2014). Maar hoe kan een locatiespecifieke indicator zoals deze empirische M/N-verhouding betekenis voor de bodemvruchtbaarheid krijgen en in een landsdekkende scan toegepast worden?

### Berekening energieflux

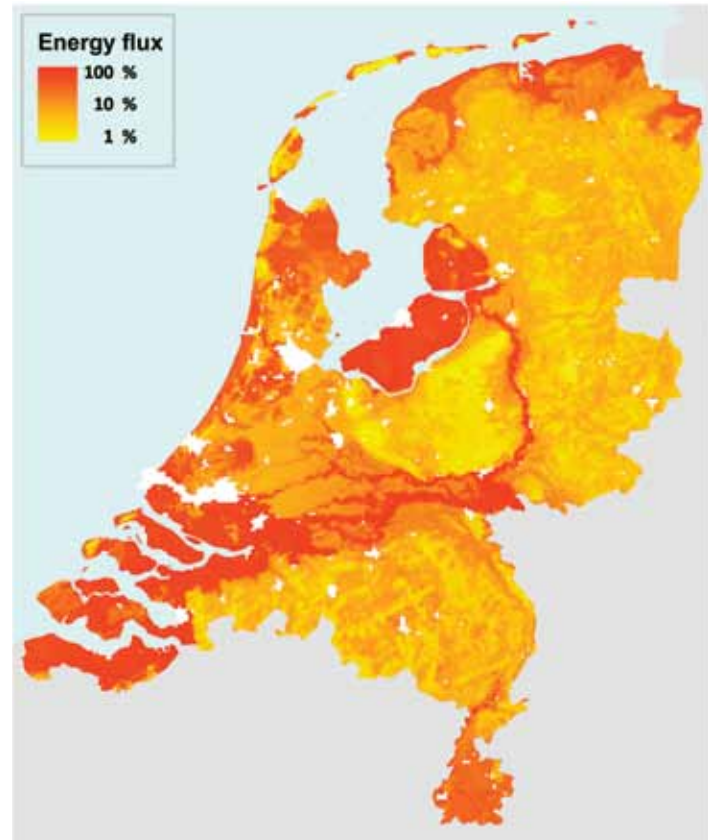
Reuman en Cohen (2005) hebben een model voor de energieflux binnen een meer in Michigan ontwikkeld, het *metabolic action model*. Wij hebben de inzichten van dat model toegepast om een landsdekkende scan voor bodemkwaliteit te ontwikkelen. Het model veronderstelt dat elke flux de voedingsbehoefte van de predator weerspiegelt, met inachtneming van de voedselkwaliteit (figuur 1, midden). Gegeven een soort organisme ( $k$ ) met een gewicht ( $M_k$ ) en een abundantie ( $N_k$ ), is de populatiegroei ( $P$ ) van  $k$  evenredig aan  $N_k M_k^b$  en de consumptie ( $C$ ) van  $k$  evenredig aan  $N_k M_k^{b'}$ , waar de exponenten  $b$  en  $b'$  kleiner zijn dan 1 en meestal  $3/4$  (Peters, 1983; Ernest *et al.*, 2003).

Voor elke combinatie ( $i, j$ ) van prooi  $i$  en predator  $j$  kunnen populatiegroei  $P$  en consumptie  $C$  benaderd worden met allometrische functies. Indien de prooi soort aan populatiegroei  $P$  gekoppeld wordt en de predator soort aan consumptie  $C$ , kan een voedselketen in energie-eenheden zoals  $J m^{-2} \text{jaar}^{-1}$  berekend worden. De totale biomassa productie van elke prooi is namelijk evenredig aan  $P_i \propto N_i M_i^{3/4}$  en de totale biomassa consumptie van elke predator kent dezelfde evenredigheid  $C_j \propto N_j M_j^{3/4}$ . Op een hoger trofisch niveau krijgt de predator soort de rol van prooi die door een nieuwe predator bejaagd wordt. Dit gegeven hebben we verwerkt in een binaire matrix waarin elke combinatie ( $i, j$ ) gelijk is aan 1 (indien predator soort  $j$  de prooi soort  $i$  bejaagt) of 0 (als

dat op een bepaald trofisch niveau niet gebeurt). De totale energieflux van een voedselweb wordt benaderd op basis van deze matrix, het eerder beschreven statistische model en op basis van soorteninventarisaties. Voor dat laatste zijn de gegevens van het meetprogramma Bodembiodiversiteit en Ecosysteemdiensten van het RIVM gebruikt (Rutgers *et al.*, 2009). Deze maken het mogelijk om grootte en aantalsverhouding van bodemorganismen te koppelen aan een aantal landschappelijke en bodemkundige kenmerken (in het veld en in het lab gemeten). Op basis van het best passende model hebben we voor 146 monsterpunten hun locatiespecifieke flux berekend en die vervolgens met behulp van GLM over de bodemkaart van Nederland geëxtrapoleerd. Landschapscategorieën verklaarden 67,5% ( $F_{6,139}=48,1$ ) van de variantie van de totale flux en toevoegingen van microbiële koolstof en organische stof verhoogden de verklaarde variantie tot 88,6% ( $F_{1,138}=257,4$ ) en 90,2% ( $F_{14,131}=86,1$ ). De stabiliteit van elk bodemvoedselweb kan worden bepaald door zulke gegevens in te voeren en allometrisch te vergelijken (Mulder & Elser, 2009; Peñuelas & Sardans, 2009).

### Bodemscan

De typering van bodemecosystemen wordt afgeleid van die van de meest natuurlijk vorm van grasland in Nederland op basis van beschikbare gegevens. Maar die typering voor halfnatuurlijk grasland is minder robuust dan voor akkers en graslanden van de melkveehouderij, omdat er minder locaties geanalyseerd zijn en omdat de fluxvariantie groter is. De allometrische benadering biedt voor dit probleem een uitkomst, omdat een uniforme biomassaverdeling alleen in een stabiel ecosysteem lijkt te kunnen bestaan (Cohen *et al.*, 2003, Mulder *et al.*, 2005). Als referentie voor onze bodemscan kiezen we de energieflex van een halfnatuurlijk grasland bij een voor-



**Figuur 2** scan van het *metabolic action model* in Nederlandse bodems volgens het rekenproces van figuur 1. Op zandgronden leveren akkers en bossen een veel lagere bijdrage aan de afbraak en mineralisatie van organische stoffen dan andere vormen van landgebruik (ruwe gegevens in Cohen & Mulder, 2014).

**Figure 2** scan of the *metabolic action model* in Dutch soils according to the assessment of figure 1. On sandy soils, contribution to nutrient cycling by arable fields and forests is much less than by other types of land management (original data in Cohen & Mulder, 2014).

Foto **Jerry van Dijk**  
jerryvandijk.com. Prooi-  
predatorrelatie: spin-  
nendoder (Pompilidae) en  
slachtoffer.



malig biologisch bedrijf met uniforme biomassaproductie op alle trofische niveaus (chemische en biologische beschrijvingen in Mulder et al., 2005; Sechi et al., 2015). De analyse van 146 bodemecosystemen heeft tot de inzichten en hoofdlijnen geleid die in de metabolische bodemscan (figuur 2) zijn weergegeven. In deze scan worden totale energieflexen uitgedrukt als percentage van de systeemreferentie. Op deze manier kan het verschil tussen de kringloop in bossen en agrarische systemen inzichtelijk worden gemaakt. Akkers hebben namelijk een 10x lagere energieflex dan de gekozen referentie, en bossen een 100x lagere. De bodems van bossen kenmerken zich door een lage zuurgraad en rijke nematodenpopulatie, maar hebben in vergelijking tot landbouwbodems heel weinig grotere organismen als regenwormen, potwormen, mijten en springstaarten. Zo levert een Veluwe zandgrond onder conventionele melkveehouderij gemiddeld een 5x hogere energieflex op dan een bosbodem in hetzelfde gebied. En onze kleigronden zijn zo vruchtbaar omdat ze een rijk bodemleven hebben (veel bacteriën en weinig schimmels) en daardoor relatief de hoogste activiteit bij de afbraak van organische stoffen. De metabolische bodemscan brengt de natuurlijke bodemvruchtbaarheid in kaart aan de hand van de hoeveelheid voedingsstoffen die door het voedselweb kan

worden gemobiliseerd uit de voorraad die is vastgelegd in biomassa en organische stof. Dat levert nieuwe inzichten op, bijvoorbeeld over de oorzaken van verschil in afbraaksnelheid van gronden. Meestal gaat zo'n verschil gepaard met een verschil in de verhouding van bacteriën en schimmels. Zo wordt een hogere schimmel:bacterieratio veroorzaakt door ophoping van fosfaat in de bodem, terwijl nitraatophoping juist leidt tot lagere ratio's (Mulder, 2010; Mulder et al., 2011; 2013). Onze scan levert zowel meer inzicht in de capaciteit om organische stof af te breken als in het voorkómen van ongewenste milieubelasting.

### Conclusie

De ontwikkelde bodemindicator kan richting geven aan duurzaam beheer van de bodem, door de vruchtbaarheid ervan op een transparante wijze te kwantificeren. Intensief gebruik van de bodem, bijvoorbeeld ten dienste van de voedselproductie, leidt tot aantasting van de bodemkwaliteit voor andere vormen van landgebruik. Deze aantasting dient in de tijd (opeenvolgend) of in de ruimte (via differentiatie van het beheer in de ruimte) gecompenseerd te worden, om bodemkwaliteit optimaal te kunnen benutten. De weg naar meer duurzaam beheer van bodem en landschap ligt open.

---

## Summary

Landscape, biodiversity and allometry: A metabolic soil scan of belowground relationships.

**Christian Mulder, Anton Breure, Michiel Rutgers, Anton Schouten & Wilko Verweij**

metabolic action model, prey-predator links, soil food web, energy fluxes, stability

In the national and international biodiversity policies we are used to define nature merely in terms of species

and ecosystems, whilst processes and ecosystem services are much less analyzed. Meanwhile, the focus on the functional diversity of plants and animals is strengthened and we all realize that a dogma like "a high number of species (high biodiversity) is always good" is far from reality. We present here a different insight into the discipline in the form of a metabolic soil scan, an indicator for the energy flux in the soil which is linking the functional diversity of organisms to soil fertility and ecosystem types.

---

## Literatuur

**Cohen, J.E. & C. Mulder, 2014.** Soil invertebrates, chemistry, weather, human management, and edaphic food webs at 135 sites in The Netherlands: SIZEWEB. *Ecology* 95: 578A.

**Cohen, J.E., T. Jonsson & S.R. Carpenter, 2003.** Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)* 100: 1781-1786.

**Ernest, S.K.M., B.J. Enquist, J.H. Brown, E.L. Charnov, J.F. Gillooly, V.M. Savage, E.P. White, F.A. Smith, E.A. Hadly, J.P. Haskell, S.K. Lyons, B.A. Maurer, K.J. Niklas & B. Tiffney, 2003.** Thermodynamic and metabolic effects on the scaling of production and population energy use. *Ecology Letters* 6: 990-995.

**Mulder, C. 2010.** Soil fertility controls the size-specific distribution of eukaryotes. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1195: 74-81.

**Mulder, C. & J.J. Elser, 2009.** Soil acidity, ecological stoichiometry and allometric scaling in grassland food webs. *Global Change Biology* 15: 2730-2738.

**Mulder, C., J.E. Cohen, H. Setälä, J. Bloem & A.M. Breure, 2005.** Bacterial traits, organism mass, and numerical abundance in the detrital soil food web of Dutch agricultural grasslands. *Ecology Letters* 8: 80-90.

**Mulder, C., J.A. Vonk, H.A. den Hollander, A.J. Hendriks & A.M. Breure, 2011.** How allometric scaling relates to soil abiotics. *Oikos* 120: 529-536.

**Mulder, C., F.S. Ahrestani, M. Bahn, D.A. Bohan, M. Bonkowski, B.S. Griffiths, R.A. Guicharnaud, J. Kattge, P.H. Krogh, S. Lavorel, O.T.**

**Lewis, G. Mancinelli, S. Naeem, J. Peñuelas, H. Poorter, P.B. Reich, L. Rossi, G.M. Rusch, J. Sardans & I.J. Wright, 2013.** Connecting the green and brown worlds: Allometric and stoichiometric predictability of aboveground and belowground networks. *Advances in Ecological Research* 49: 69-175.

**Peñuelas, J. & J. Sardans, 2009.** Ecology: Elementary factors. *Nature* 460: 803-804.

**Peters, R.H., 1983.** The ecological implications of body size. New York, Cambridge University Press.

**Reuman, D.C. & J.E. Cohen, 2005.** Estimating relative energy fluxes using the food web, species abundance, and body size. *Advances in Ecological Research* 36: 137-182.

**Reuman, D.C., J.E. Cohen & C. Mulder, 2009.** Human and environmental factors influence soil faunal abundance-mass allometry and structure. *Advances in Ecological Research* 41: 45-85.

**Rutgers, M., A.J. Schouten, J. Bloem, N. van Eekeren, R.G.M. de Goede, G.A.J.M. Jagers op Akkerhuis, A. van der Wal, C. Mulder, L. Brussaard & A.M. Breure, 2009.** Biological measurements in a nationwide soil monitoring network. *European Journal of Soil Science* 60: 820-832.

**Sechi, V., L. Brussaard, R.G.M. de Goede, M. Rutgers & C. Mulder, 2015.** Choice of resolution by functional trait or taxonomy affects allometric scaling in soil food webs. *American Naturalist* 185: 142-149.

**Volterra, V., 1926.** Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118: 558-560.