

Onderzoek aan cryptogamen-korsten ('soil crusts') in Australië

R. Ketner-Oostra

Op het bodemoppervlak kunnen diverse soorten korsten ('soil crusts') worden aangetroffen. Deze kunnen abiotisch van aard zijn en door fysische en chemische factoren worden bepaald, maar ook kan aan het bodemoppervlak een complex van bryofyten (blad- en levermossen), lichenen, groenwieren, blauwwieren (*Cyanobacteria*), bacteriën en fungi aanwezig zijn. In de literatuur wordt dat de cryptogamen-, biologische of microfytische korst genoemd. Deze korsten komen overal op de wereld voor in graslanden van aride en semi-aride gebieden, zoals in arctische toendra's, in steppen en in de Sahel (zie het mondiale overzicht in West 1990). Ook in de West-Europese duinen zijn cryptogamenkorsten aan te treffen, aan de kust in de pionierfase van het *Violo-Corynephoretum* (Ketner-Oostra 1989) en in de *Saginetea maritima* (Tüxen & Westhoff 1963; Freijssen 1968), in het binnenland in het pionierstadium van het *Spergulo-Corynephoretum* (Masselink 1994). Dit kan het abiotische 'zore korstje' van gekit grijs zand met humushuidjes zijn of duidelijk uit algen, schimmeldraden, korstvormige lichenen, blad- en levermossen of lichen- en mosprothallia bestaan. Mogelijk zijn onder invloed van het atlantische klimaat meteen al bodemalgen in het gekitte zand aanwezig (Pluis 1993; voor veel soorten groenwieren, zie Prach et al. 1993). Over het algemeen stabiliseren de korsten de bodem tegen water- en winderosie, zijn ze regulerend voor de water- en voedingsstoffenstroom door de bodem en kunnen ze koolstofdio-

xide uit de atmosfeer omzetten in bodemkoolstof. De fixatie van atmosferische stikstof tot opneembaar nitraat komt op rekening van de cyano-bacteriën.

Cryptogamen-studie in de droge gebieden van Australië

De studie naar de verbreiding van cryptogamen, met name de lichenen en de cyano-bacteriën in de droge gebieden van Zuidoost-Australië, is opgepakt door Rogers. Samen met Lange onderzocht hij de lichenenflora van de 'soil crusts' in een studiegebied van 1 miljoen km² (Rogers & Lange 1972). Ook heeft hij met behulp van numerieke methoden een plantensociologische benadering gegeven, waarin een relatie wordt gelegd tussen soortengroepen en hun verspreidingspatroon (Rogers 1972a). Hij introduceerde daarbij geen syntaxonomische namen, omdat volgens hem daarvoor het plantensociologische onderzoek te beperkt was en de lichenen-taxonomie nog verder gestandaardiseerd moest worden. In een volgend artikel werd de verspreiding van soorten en soorten-groepen gerelateerd aan bodem- en klimaatfactoren, waarbij de gemiddelde jaarlijkse regenval en gemiddelde maximum januari-temperatuur voor het grootste deel het verspreidingspatroon van de terrestrische lichenen verklaren (Rogers 1972b). Uit zijn studies komt naar voren dat in grote delen van Australië de 'lichen crusts' door begrazing door schapen grotendeels zijn vernietigd, met daarbij de constatering dat dat in de laatste honderd

jaar gebeurd moet zijn (Rogers 1977). Daarna schreef hij met Filson een lichenen-handboek met determinatiesleutels (Filson & Rogers 1979); veel van hun beider taxonomische werk vond later een plaats in de Flora van Australia, deel 54 en 55 (1992, 1995).

Na een relatief lange periode nam de aandacht voor veldstudie tegen het eind van de jaren tachtig weer toe. Dit stond duidelijk in verband met de economische gevolgen van de toegenomen bodemdegradatie en -erosie in de 'rangelands', de door boeren voor begrazing gebruikte natuurlijke graslanden. Daarin blijken de korsten een indicatorwaarde te hebben voor de toestand van het bodemoppervlak, de zogenaamde 'rangeland health' (Eldridge & Green 1994) of, zoals later in wijder perspectief gesproken wordt, van 'landscape health' (Eldridge & Koen 1998). Er volgde een grootschalig en statistisch opgezet vegetatieonderzoek naar de verbreiding van bryofyten en lichenen in semi-aride en aride gebieden in samenhang met de omgevingsfactoren. Het voorkomen van de 'crusts' werd gerelateerd aan ecologische factoren zoals jaarlijkse regenval, bedekking van hogere planten, bodem-pH, en kalk- en koolstofgehalte (Eldridge & Tozer 1997a; Eldridge & Koen 1998). Daarbij is de vegetatiekundige methode van de Angelsaksische school gevolgd.

Bodemkorst-gemeenschappen in Australische aride en semi-aride gebieden

Vanuit oerbossen zijn door klimaatsveranderingen in grote delen van Australië boomsavannen en graslanden ontstaan. De invloed van brand was groot als gevolg van op natuurlijke wijze ontstane branden, bijvoorbeeld door blikseminslag, maar ook mede als gevolg van 50.000 jaar door brandbeheer van Aboriginals. Hun regelmatig in mozaïek-patroon branden van de vegetatie gaf aan het begin van de regentijd

uitspruitend jong gras, waar wild op afkwam. Zonder die regelmaat van 'gecontroleerd' afbranden kunnen door opslag van struiken en door de geweldige massa dood materiaal enorme, onbeheers-bare branden optreden (Latz 1995). Ter voorkoming van desastreuze branden wil men tegenwoordig terug naar deze vorm van brandbeheer.

Cryptogamen- met name lichenen-rijke korsten komen voor in de grote semi-aride gebieden (300-600 mm neerslag per jaar) en aride gebieden (neerslag per jaar 300 mm), in Zuid- en West-Australië, New South Wales en in zuidwestelijk Queensland met regenval voornamelijk in juni/juli. De bodems zijn daar over het algemeen kalkrijk. De landschappen kunnen echter zeer verschillend zijn. Op hellingen en heuvels met spaarzame *Eucalyptus*- en *Acacia*-soorten op onvruchtbare leem is de cryptogamenbegroeiing soortenarm. Door een hogere regenval zijn de west-hellingen van de Great Dividing Range in New South Wales boomrijker en kunnen bryofyten en struikvormige lichenen de 'soil crust community' domineren, waarbij ze een niche innemen op open plekken tussen grassen en struiken (Filson & Rogers 1979; Eldridge & Tozer 1997a). Hier komt het genus *Cladonia* met 45 soorten voor, zowel op de bodem als op dood hout (Flora of Australia 1992). Dit is vooral klimatologisch bepaald: erg droge zomers en koele, soms vochtige wintermaanden (juni/juli). Onder deze *Cladonia*-soorten zijn slechts vijf endemen, en Rode heidelucifer (*Cladonia floerkeana*), Melige heidelucifer (*C. bacillaris*) en Gevorkt bekermos (*C. furcata*) zijn net zo algemeen als in de West-Europese aride en stuifzanden. In droge gebieden hebben de *Cladonia*'s echter geen podetiën (staafjes of bekers); ze komen slechts als primair thallus voor met kleine opgerichte thallusschubben. Evenals in de Nederlandse duin- en stuifzandgebieden komen zo thalli van Stapelbekertje (*Cladonia cervicornis*) voor en alleen bij be-

schutting door grassen en voldoende vocht spruiten er bekertjes uit dat thallus. Kraakloof (*Coelocaulon aculeatum*) is eveneens een soort die op alle continenten in een af en toe koude en vochtige omgeving voorkomt.

In het tropische noorden van Australië valt de regen vooral in de moesson-tijd, dat is van november tot februari, met daarbij hoge temperaturen. Lichenen zijn in droge vorm bestand tegen temperaturen van boven de 60 graden, maar in natte vorm niet. In het tropische savannegebied komen daardoor slechts enkele soorten lichenen voor en nauwelijks bryofyten. Van de lichenen zijn dit onder meer soorten van het genus *Collema* en *Toninia* (Eldridge & Tozer 1997b). In de Nederlandse kalkrijke duinen kennen we soorten van beide genera, onder andere het vrij algemene *Geleimos* (*Collema crispa*) en *Collema tenax*, eveneens met donker gekleurd thallus, dat ineenschrompelt in de hitte en geleïchtig opzwelt door vocht. De bladmossoorten van de semi-aride gebieden (*Bryum*- en *Barbula*-soorten) zijn bestand tegen sterke uitdroging doordat hun bladeren zich in kunnen rollen. Van het levermos *Asterella* kan het thallus zich invouwen en afgeschermd worden door zwarte schildjes (Eldridge & Tozer 1997b).

Invloed van begrazing op (half-)natuurlijke graslandvegetatie

Bijna alle vegetatietypen waarin grassen voorkomen, hebben in Australië een verspreide boom- of struiklaag en worden begraasd, ook in de aride en semi-aride gebieden. Behalve natuurlijke begrazing door inheemse dieren omvat deze begrazing menselijk gebruik: de savannen en andere natuurlijke graslanden zijn sinds het midden van de 19^e eeuw door de blanke pioniers productief gemaakt. Met name in Zuidoost-Australië (New South Wales en Victoria) en Oost-Australië (Queensland) zijn deze in gebruik genomen voor begra-

zing door vee, waarbij in de loop van de tijd de natuurlijke grassen door exoten zijn verdrongen. Dit is nauwelijks het geval in het noorden van Australië (Northern Territory).

Door het systeem van 'open range grazing' (weinig hekken) en de geleidelijke toename in veeproductie werd overbegrazing een sluipend gevaar, en in sommige streken is graslanddegradatie en -erosie werkelijkheid geworden. Om te komen tot duurzaam gebruik ('sustainable use') van rangelands wordt veel ecologische onderzoek verricht. Naast onderzoek naar processen en dynamiek in de vegetatie en bodem (Ludwig et al. 1999) is er de laatste jaren veel aandacht voor de functie van cryptogamen in deze ecosystemen.

De biologische activiteit van cryptogamen-korsten

De cryptogamen zijn van essentieel belang gebleken voor het tegengaan van erosie. Het belang van de cyanobacteriën in de korsten is groot, omdat ze onder extreme bodem- en (micro)-klimaatomstandigheden stikstof uit de atmosfeer fixeren. De meeste cyanobacteriën zijn draadvormig en weven draden in en uit bodemdeeltjes, zo een netwerk vormend door het bodemoppervlak (Rogers 1989). Behalve het toevoegen van stikstof en koolstof aan de bodem beïnvloeden ze ook in positieve zin de doorlaatbaarheid voor water en bevorderen ze de aggregatie van bodemdeeltjes (Bailey et al. 1973). Doordat ze kleverige bestanddelen uitscheiden, worden organisch materiaal, bodemorganismen en bodemdeeltjes aan elkaar gelijmd (Campbell et al. 1989). Het genus *Microcoleus* heeft om groepen van filamenten een kleverige extracellulaire schede, die in vochtige toestand opzwelt en de filamenten mechanisch naar buiten stuwt tussen nieuwe bodemdeeltjes. Als de bodem uitdroogt,

beschermen de filamenten zich door nieuw schedemateriaal af te scheiden (Eldridge & Tozer 1997b). De veranderde structuur van het bodemoppervlak en de toegenomen hoeveelheid opneembare stikstof maakt de bodem ge schikter voor de kieming van hogere planten, zoals grassen. De korsten bieden verder voedsel en bescherming voor de bodemfauna.

In de semi-aride savannen van Oost-Australië is de bodem goed doorlucht met grote macroporiën, die door de bodemfauna en plantenwortels zijn ontstaan. Hier voegt de korstbedekking weinig toe aan de infiltratie van water naar diepere bodemlagen. Bij sterk gedegradeerde bodems werkt een korst positief en kunnen schimmeldraden en rhizinen van de deelnemende lichenen kleine doorgangen vormen die water doorlaten (Eldridge & Tozer 1997b). Er is echter ook onderzoek dat wijst op negatieve invloed van de korsten op de infiltratie van water, onder andere op overbegraasde kleiige gronden in Afrika. Het blauwwier *Scytonema* kan de bodem afdekken, vervolgens na uitdroging juist hydroob werken en zo het herstel van het grasland tegengaan (Walker 1985).

Sommige pioniersoorten onder de lichenen uit terrestrische milieus in Australië, zoals *Collema coccophorum* en *Peltula patellata*, hebben als fotobiont (organisme dat de fotosynthese voor hun rekening nemen) cyanobacteriën. Deze zijn in staat op mineraalarme bodem stikstof te fixeren, die door de mycobiont (schimmelcomponent van het lichen) is te gebruiken (Rogers 1989). Ook wordt koolstof geproduceerd waarna deze primaire producten later in het bodem-ecosyteem terecht kunnen komen. In de Nederlandse zandverstuivingen is *Stereocaulon condensatum* een voorbeeld van een terrestrische lichen met cyanobacteriën in het thallus.

Onderzoek naar de samenhang tussen 'rangeland health' en cryptogamen-korsten

De vertrapping van de korsten door vee evenals de invloed van mest leidt tot het afsterven van de aan de korstvorming deelnemende cryptogamen, waardoor de kans op bodemerosie toeneemt.

Met het doel bodemdegradatie te beperken zijn verschillende onderzoeken gedaan naar begrazingsgradiënten vanaf drinkplaatsen, het 'piosphere effect'. Op verschillende afstanden van een 'borehole' (plaats waar door diepteboring water wordt opgepompt) wordt de mate van versterking van de cryptogamenkorst onderzocht. Dicht bij de drinkbakken is deze grotendeels vertrappt en is de soortenrijkdom gering (Eldridge & Tozer 1997a; Hodgins & Rogers 1997; Ludwig et al. 1999). Er volgen aanbevelingen voor duurzaamheid in rangeland management ('sustainable use'), zoals het varieerbaar kunnen maken van de begrazingsdruk door het aanleggen van meer drinkplaatsen en het plaatsen van hekken waardoor groepen vee kunnen rouleren. Daarbij is het advies om de toestand van het bodemoppervlak te volgen door monitoring van de 'crust condition' (Hodgins & Rogers 1997). Daartoe ontwikkelden Eldridge & Greene (1994) een classificatiesysteem voor korsten met drie functionele cryptogamen-groepen: bovengronds levend (Bryophyta), aan de grond levende (korstvormige en folieuze lichenen) en verborgen in de grond levend (Algae, Bacteria, Cyanobacteria en Fungi). Voor het onderscheiden van bekorst en korstvrij bodemoppervlak past men in vegetatieonderzoek nu ook 'remote sensing' technieken toe.

Branden als beheersmaatregel voor boomsavannen en graslanden, maar ook als natuurverschijnsel, treft niet alleen de boom- en struiklaag maar vooral ook de kruidlaag en de strooisellaag. Frequent

branden reduceert bovendien de cryptogamen-korst en heeft erosie van het bodemoppervlak tot gevolg, omdat het strooisel grotendeels is verdwenen. Ook na volledige verdwijning van de korst als gevolg van jaarlijks branden treedt echter geleidelijk herstel op als het branden wordt nage laten en in vier jaar tijd is deze weer op het niveau van niet-verbrande controle-proefvlakken (Green et al. 1990). Zelf heb ik in het savannegebied van het Victoria River District (Noord-Australië) waargenomen dat onder enkele verbrande struiken de korsten gespaard bleven. Vanuit deze plekken is herkolonisatie mogelijk. Bij vertrapping en bemesting door vee kan een herstelperiode 15-40 jaar duren, afhankelijk van de mate van bodemdegradatie (Eldridge & Greene 1994).

Veel onderzoek vindt plaats in de rangelands van New South Wales, Victoria en Queensland. Ook in het Kimberley District (Noordwest-Australië) is regionaal van overbegrazing sprake en is men met 'soil crust' onderzoek begonnen (Elix & Ralston 1999). Over het aandeel van cryptogamen in de savannenvegetatie van het Northern Territory is weinig bekend. In dit dunbevolkte tropische deel van Australië verbleven mijn man Pieter en ik drie maanden op het Wildlife & Ecology Department van het TERC (Tropical Ecosystems Research Centre) van de CSIRO (Commonwealth Scientific & Industrial Research Organisation) te Darwin; Pieter nam deel aan een begrazingsonderzoek met behulp van 'remote sensing'. Daarbij werd ik in de gelegenheid gesteld om in de transecten van dat project (Ludwig et al. 1999) vegetatieopnamen te maken volgens de methode van Braun-Blanquet en cryptogamen-korsten te bestuderen. In samenwerking met de lichenoloog Dr. D.J. Eldridge van de Universiteit van New South Wales (Sydney) en de algoloog Dr. P. Broady uit Nieuw

Zeeland wordt het verzamelde materiaal op naam gebracht en gerelateerd aan de begrazingsdruk. Hierover zal elders verslag worden gedaan (Ketner-Oostra et al., in voorbereiding).

Dankwoord

Dr. P. Heyliger (CSIRO Canberra) en Simone Louwhoff (Ph.D. student aan de Austr. Nat. Uni., Canberra) bedank ik voor hun aanzet tot deze literatuurstudie, Dr. D.J. Eldridge (Uni. New South Wales, Sydney) voor zijn stimulans tot het veldonderzoek en de latere uitwerking daarvan. Dr. J.A. Ludwig (CSIRO Darwin) maakte het verblijf op het TERC te Darwin en op het onderzoeksstation in Kidman Springs mogelijk, waarbij ik van zijn langdurige onderzoekservaring en vegetatiekundige kennis kon profiteren. Pieter Ketner gaf kritisch commentaar op deze tekst en de onderzoekperiode in Darwin samen met hem was een verrijkende ervaring.

Summary

An overview is given of research on cryptogamic soil crusts in arid and semi-arid grasslands of Australia. During the last decade the research has been intensified after cryptogams proved to be reliable indicators of soil condition and, hence, could be used for cost-effective monitoring of rangeland health.

Gerefereerde literatuur

- Bailey, D., A.P. Mazurak & J.R. Rosowski (1973). Aggregation of soil particles by algae. *J. Phycol.* 9: 99-101.
- Campbell, S.E., J.-S. Seeler & S. Glolubic (1989). Desert crust formation and soil stabilization. *Arid Soil Res. Rehab.* 3: 217-228.
- Eldridge, D.J. & R.S.B. Greene 1994). Mi-

- microbiotic soil crusts: a review of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Aust. J. Soil Res.* 32: 389-415.
- Eldridge, D.J. & M.E. Tozer (1997a). Environmental factors relating to the distribution of terricolous bryophytes and lichens in semi-arid eastern Australia. *Bryologist* 100: 28-39.
- Eldridge, D.J. & M.E. Tozer (1997b). A practical guide to soil lichens and bryophytes of Australia's dry country. Dep. Land & Water Conservation, Sydney.
- Eldridge, D.J. & T.B. Koen (1998). Cover and floristics of microphytic soil crusts in relation to indices of landscape health. *Plant Ecology* 137: 101-114.
- Elix, J.A. & K. Ralston (1999). Lichens of the Kimberley Region, Western Australia. *Australian Lichenology* 44: 16-34.
- Flora of Australia. Volume 54-55 (1992-1995). Austr. Governm. Publ. Service, Canberra.
- Filson, R.B. & R.W. Rogers (1979). Lichens of South Australia. Government Printer, South Australia.
- Freijnsen, A.H.J. (1968). Over microreliëfen ontkieming in een jonge duinvallei. *Gorteria* 4: 60-61.
- Greene, R.S.B., C.J. Chartres & K.C. Hodgkinson (1990). The effects of fire on the soil in degraded semi-arid woodland. I. Cryptogam cover and physical and micromorphological properties. *Aust. J. Soil Res.* 28: 755-777.
- Hodgins, I.W. & R.W. Rogers (1997). Correlations of stocking with the cryptogamic soil crust of a semi-arid rangeland in southwest Queensland. *Aust. J. Ecol.* 22: 425-431.
- Ketner-Oostra, R. (1989). Lichenen en mossen in de duinen van Terschelling. R.I.N. Leersum, Rapport 89/7.
- Ketner-Oostra, R., D.J. Eldridge & P. Broady (in voorbereiding). Microbiotic soil crusts near a cattle watering point at Kidman Springs, Victoria River District, Northern Australia. *Aust. Rangel. Newsl.*
- Latz, P. (1995). Bushfires and Bushtucker. Aboriginal plant use in Central Australia. I.A.D. Press, Alice Springs.
- Ludwig, J.A., R.W. Eager, R.J. Williams & L.M. Lowe (1999). Declines in vegetation patches, plant diversity, and Grasshopper diversity near cattle watering-points in the Victoria River District, Northern Australia. *Rangel. J.* 21: 135-149.
- Masselink, A.K. (1994). Pionier- en lichenrijke begroeiingen op stuifzanden benoorden de grote rivieren: typologie en syntaxonomie. *Stratiotes* 8: 32-62.
- Pluis, J.L.A. (1993). The role of algae in the spontaneous stabilization of blowouts. Ph.D thesis, U.v. Amsterdam.
- Prach, K., J. Fanta, A. Lukesova & J. Liska (1993). De ontwikkeling van de vegetatie op stuifzand van de Veluwe. *Gorteria* 19: 73-78.
- Rogers, R.W. (1972a). Soil surface lichens in arid and subarid south-eastern Australia. II Phytosociology and geographic zonation. *Aust. J. Bot.* 20: 215-227.
- Rogers, R.W. (1972b). Soil surface lichens in arid and subarid south-eastern Australia. III. The relationship between distribution and environment. *Aust. J. Bot.* 20: 301-316.
- Rogers, R.W. (1977). Lichens of hot arid and semi-arid lands. In: M.R.D. Seaward (ed.) *Lichen Ecology*, Academic Press, London. p.210-252.
- Rogers, R.W. (1989). Blue-green algae in southern Australian rangeland soils. *Aust. Rangel. J.* 11: 67-73.
- Rogers, R.W. & R.T. Lange (1972). Soil surface lichens in arid and subarid south-eastern Australia. I. Introduction and floristics. *Aust. J. Bot.* 20: 197-213.

- Tüxen, R. & V. Westhoff (1963). *Saginetta maritima*, eine Gesellschaftsgruppe im Wechselbereich der europäischen Meeresküsten. *Mitteilungen der Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft N.F.* 10: 116-129.
- Walker, B.H. (1985). Structure and function of savannas: an overview. p.83-91. In: Tothill, J.C. & J.J. Mott, *International Savanna Symposium 1984: Ecology and Management of the World's Savannas*. CSIRO, Queensland, Australia.
- West, N.E. (1990). Structure and function of microphytic soil crusts in wildland ecosystems of arid and semi-arid regions. *Adv. Ecol. Res.* 20:179-223.