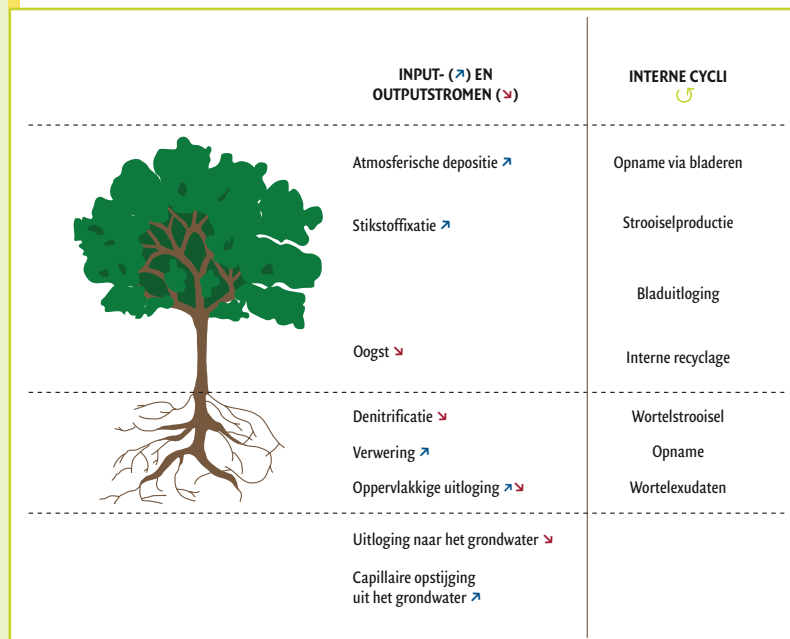


# Effecten van boomsoorten- menging op de strooiselafbraak en de nutriëntencyclus

De voornaamste bouwstenen voor de groei van bomen zijn koolstof, water en nutriënten. Nutriënten kunnen het bosecosysteem binnenkomen vanuit de atmosfeer (als droge depositie, onder gas- of dampvorm, opgelost in regen, mist of sneeuw), vanuit de bodem via horizontale stromingen, capillaire opstijging of hydraulische lift, en door stikstoffixatie in de aanwezigheid van stikstoffixerende soorten. Nutriënten kunnen het bosecosysteem verlaten door uitspoeling onder de bewortelde zone, horizontale uitloging, oogst van biomassa, en onder specifieke voorwaarden ook door denitrificatie (Fig. 1). Naast deze input- en outputstromen zijn er ook stromen binnen het ecosysteem, zoals nutriëntenopname uit de bodem door de wortels, rechtstreekse absorptie van nutriënten door de bladeren, en intern transport van nutriënten binnen de plant (bijvoorbeeld van de bladeren naar de wortels). Slechts een gedeelte van de nutriënten opgenomen of geabsorbeerd door de plant worden voor lange tijd vastgelegd in houtachtig weefsel. De rest wordt onder vaste (boven- en ondergronds strooisel) of opgeloste (bladuitspoeling, wortelsecreties) vorm aan de bodem teruggegeven. Nutriënten die opgeslagen liggen in de bodem of strooisellaag kunnen via twee belangrijke processen in oplossing gebracht worden: via verwerking van de anorganische bodemcomponent (de kleimineralen) of via afbraak van de organische component (strooisel en humus). Gezien recyclage van koolstof en nutriënten, via afbraak van organisch materiaal, een proces is dat cruciaal is voor de beschikbaarheid van koolstof en nutriënten, wordt in dit hoofdstuk aandacht besteed aan het effect van boomsoortendiversiteit op het afbraakproces, meer specifiek op de afbraak van bladstrooisel.

QUENTIN PONETTE

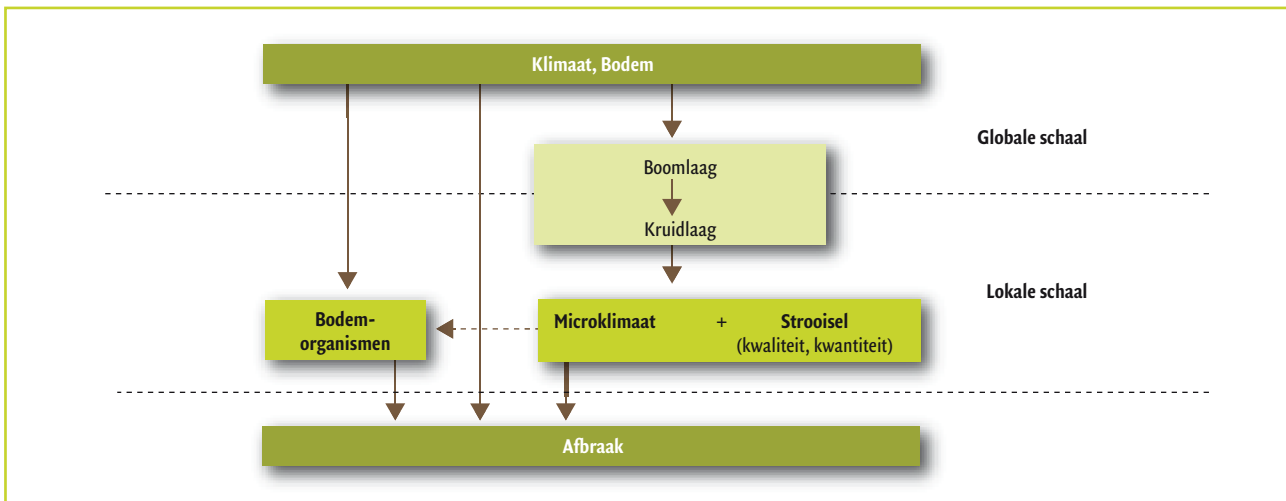


Figuur 1: Voornaamste componenten van de nutriëntencyclus. Blauwe en rode pijlen wijzen op nutriënteninputs naar en -outputs van het bosecosysteem. De groene pijl wijst op nutriëntenrecyclage binnen het ecosysteem.

## Strooiselafbraak

Afbraak is het proces waarbij strooisel van boven- of ondergrondse bronnen afgebroken wordt tot zijn elementaire bouwstenen. Afbraak van organische stof gaat gepaard met complexe chemische, fysische en biologische processen, die het organisch materiaal continu veranderen (1). Dit afbraakproces verloopt langs verschillende fasen, die elk verschillen qua mechanisme of inzake de rol van bepaalde strooiselcomponenten, zoals stikstof.

Op globale schaal wordt afbraak gecontroleerd door klimaat, strooiseleigenschappen en bodemorganismen (2). Op lokale schaal (bestand, microsite) is het klimaat eerder homogeen, zodat strooiselkwaliteit en samenstelling van de bodemorganismen de belangrijkste factoren zijn die de snelheid van strooiselafbraak bepalen (Fig. 2).



Figuur 2: Voornaamste factoren van invloed op het afbraakproces op verschillende schaalniveau's.

Kwaliteit van plantenstrooisel kan beschreven worden op basis van zijn fysische en chemische eigenschappen (3; 4), maar meestal beschrijft men de chemische samenstelling. Vooral de C:N-verhouding (5) en de lignine:N-verhouding (6) van vers strooisel bleken betrouwbare indicatoren om de snelheid van strooiselafbraak te voorspellen (Fig. 3 a&b). Omdat strooiselafbraak het resultaat is van verschillende processen, waarvan het belang verandert met de tijd, zijn de vernoemde afbraak-indicatoren niet erg nauwkeurig (7). Het relatieve effect van strooiselkwaliteit op afbraaksnelheid bleek bovendien afhankelijk van de groeiplaats (8), wat ook betekent dat een gegeven strooiselsoort verschillende afbraakpatronen vertoont in functie van de groeiplaats (bodem, klimaat).

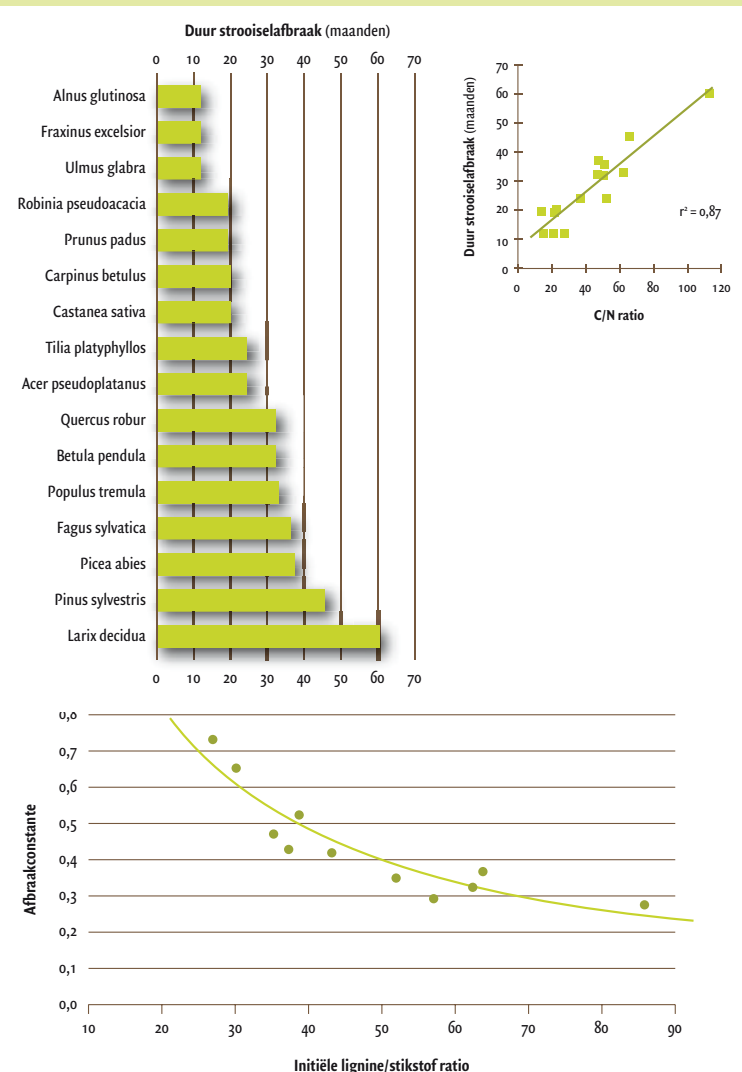
Voor het bekijken van het effect van boomsoortendiversiteit op strooiselafbraak zijn er twee relevante schaalniveaus: de bestandschaal, die het resultaat is van de ruimtelijke schikking van bomen met verschillende eigenschappen, en de schaal van de microsite, die het resultaat is van lokale associatie van strooiselcomponenten en bodemorganismen.

### Effecten van boomsoortendiversiteit op de bestandschaal

In gemengde bestanden kan strooiselkwaliteit en -kwantiteit van plaats tot plaats verschillen in functie van het ruimtelijke patroon van de boomsoorten en dus van hun karakteristieken. Deze variatie in strooiselval zorgt samen met de variatie in bodemmicroklimaat, voor variatie in snelheid van strooiselafbraak en daardoor tot variatie in strooiselophoping (9).

Procesmodellering van bladstrooiselverbreiding probeert deze patronen te voorspellen. Zo voorspelde het model van Jonard et al. (10) voor loofboomsoorten dat de invloedseffeer van individuele bomen bij gegeven windcondities bepaald wordt door de totale boomhoogte en de strooi-

Figuur 3: Effect van strooiselkwaliteit op afbraak. a) rangschikking van een aantal Europese bosboomsoorten volgens strooiselafbraaksnelheid onder dezelfde milieu-omstandigheden, en effect van de C:N-verhouding op strooiselafbraak (bron: 4); b) relatie tussen de afbraakconstante en de initiële lignine:stikstof-verhouding (Bron: Melillo et al. 1982 (6)).



selproductie (welke goed gerelateerd is aan de stamomtrek op borsthoogte). Zoals kan worden geobserveerd in gemengde bestanden met loof- en naaldbomen, kan loofboomstrooisel zich verder met de wind verspreiden dan naaldboomstrooisel (11), wat uiteindelijk leidt tot een ongelijke herverdeling van het strooisel in termen van kwantiteit en kwaliteit.

Naast het wijzigen van de kwantiteit en kwaliteit van het strooisel kan boomsoortendiversiteit een invloed uitoefenen op het bodemmicroklimaat.

Om dit te testen wordt referentiestrooisel geïncubeerd in verschillende homogene en gemengde bestanden (bijvoorbeeld 12). Interpretatie van de resultaten is vaak moeilijk omdat zowel groeiplaats- als bestandskenmerken tegelijk veranderen. In de context van een gemengd bestand kan echter verwacht worden dat de variatie aan groeiplaatscondities beperkt is in vergelijking met de variatie in bestandseffecten. Door nabijgelegen gemengde opstanden van eik en beuk te vergelijken, toonden Jonard et al. (13) aan dat eikenstrooisel significant sneller afbraak onder beuk dan onder eik, terwijl afbraak van beukenstrooisel niet beïnvloed werd door het bestandstype. Dit effect was echter tijdsafhankelijk: het werd enkel vastgesteld in het derde jaar van het experiment. Aangezien het bodemmicroklimaat tussen de bestanden grotendeels gelijkaardig is, is het nog zoeken naar een goede verklaring voor dit effect. Sowieso was het bestandseffect veel kleiner dan het strooiseleffect (eiken- versus beukenstrooisel).

Ten slotte heeft de boomsoortensamenstelling naast zijn effect op de strooiselafbraak ook een mogelijk groot effect op de nutriëntenherverdeling door verschillen in nutriëntenopname of in toegang tot verschillende nutriëntenreserves (bijvoorbeeld als gevolg van verschillen in bewortelingsdiepte).

## Effecten van strooiselmenging op de micrositeschaal

### Patronen

Drie patronen werden vastgesteld bij observatie van strooiselafbraak van mengstrooisel op de microschaal: een toename van de afbraaksnelheid in de menging vergeleken met de monoculturen van de overeenkomstige soorten (synergistische effecten); een niet significant verschil tussen geobserveerde en verwachte afbraak (neutrale, additieve effecten); een tragere afbraak dan voorspeld als gevolg van antagonistische effecten.

Uit de beschikbare studies blijkt dat niet-additieve effecten het meest voorkomen, met een dominantie van synergistische effecten (14, 15). Gezien veel van deze studies enkel totale afbraak evalueerden zonder analyse van de aparte strooiselsoorten kan het dat vastgestelde additieve effecten het resultaat waren van tegenovergestelde responsen van de aparte strooiselcomponenten,

zoals vastgesteld door Jonard et al. (10) in een incubatie-experiment met strooisel van beuk en winterreik.

De uiteenlopende respons van boomsoorten in mengingen wordt steeds beter gedocumenteerd, weliswaar met tegenstrijdige bevindingen. Gezien de meeste afbraakexperimenten maar uit twee strooiselsoorten bestaan, is het moeilijk af te leiden of de vastgestelde effecten een diversiteits-, dan wel een soortenidentiteitseffect aantonen (zie bijvoorbeeld 16). In een recente studie waarbij de afbraaksnelheid van acht monoculturen werd vergeleken met alle mogelijke tweesoortencombinaties, varieerde het effect van één soort op de afbraaksnelheid van een andere soort tussen -2 % (antagonistisch effect) en +4 % (synergistisch effect) (17).

### Interactiemechanismen bij menging van strooisels

Hättenschwiler et al. (24) onderscheidden vier complexe mechanismen die mogelijk betrokken zijn bij strooiselmengingsinteracties: nutriëntentransfer tussen strooiseltypes, stimulerende of remmende werking van specifieke strooiselcomponenten (bv. polyfenolen), verandering van microklimaat en/of habitatdiversiteit, en interacties tussen trofische niveaus (bv. effecten van saprofaag macrofauna).

Het mechanisme van nutriëntentransfer impliceert preferentiële consumptie van hoogwaardig strooisel door de micro-organismen, wat dan leidt tot hogere nutriëntbeschikbaarheid. Zo wordt nutriëntentransfer naar het laagwaardige strooisel mogelijk gemaakt, met een algehele stimulering van de afbraak tot gevolg. Het belang van dit proces wordt echter in vraag gesteld. Hoorens et al. (18) stelden bijvoorbeeld vast dat de grootte van de interactie tussen soorten niet gerelateerd was met de initiële strooiselchemie. Ook Chapman & Koch (19) vonden geen synergistische effecten tijdens de afbraak van functioneel sterk gediversifieerde strooiselmengsels. Hoorens et al. (17) vonden zelfs dat toevoeging van een relatief snel afbrekende soort de afbraak van de menging afremde.

Specifieke verbindingen kunnen de strooiselafbraak afremmen of stimuleren. Men veronderstelt bijvoorbeeld dat polyfenolen de afbraak afremmen. Hättenschwiler et al. (24) toonden echter aan dat fenolische verbindingen verschillende functies kunnen hebben tijdens de afbraak van strooiselmengsels.

Op micrositeschaal kan verwacht worden dat de diversiteit aan strooiselcomponenten en hun resulterende structurele associatie leiden tot het ontstaan van contrasterende microhabitats en verschillende microklimatologische condities, met allerlei effecten op strooiselafbraak tot gevolg. Wardle et al. (20) stelden bijvoorbeeld vast dat de strooiselafbraak van bladeren versnelde in de aanwezigheid van veder mossen. De mossen konden door hun hoog waterophoudend vermogen blijkbaar de afbraak van het strooisel faciliteren.

Een voorbeeld van interacties over trofische niveaus heen werd geobserveerd door Hättenchwiler & Bretscher (21). Pissebedden bleken een voorkeur te vertonen voor het strooisel van sommige gemengde bestanden, vergeleken met homogene bestanden.

### Conclusies

In gemengde bestanden zorgt de variatie in bladstrooiselproductie samen met de variatie in bodemmicroklimaat (die op zijn beurt het resultaat is van de lokale bestandstructuur in termen van dichtheid en boomsoortensamenstelling) voor variatie in afbraaksnelheid en dus in strooiselaccumulatie. In vergelijking met het effect van de strooiselkwaliteit lijkt het effect van het kronendak op het microklimaat klein. Het effect van menging van verschillende bladsoorten kan zowel louter additief zijn als niet-additief (ofwel synergistisch ofwel antagonistisch), afhankelijk van de groeiplaats en van de afbraakfase. Recente studies suggereren dat de factoren die strooiselafbraak controleren in volgorde van belang de strooiselkwaliteit (soorteffect), het bestandstype en de begeleidende soorten in de menging zijn. Hoewel de meeste studies maar naar mengingen van twee soorten keken, lijkt het er op dat voor de strooiselafbraak de identiteit van de soorten in de menging belangrijker is dan de soortendiversiteit *per se*. Verschillende mechanismen kunnen de interacties tussen soorten verklaren. Gezien al deze mechanismen kunnen interageren, is het op dit moment onmogelijk om het resulterende effect op strooiselafbraak te voorspellen.

Terwijl de diversiteit aan plantenmateriaal niet direct aanwijsbare effecten op de strooiselafbraak vertoont, blijken hogere niveaus van afbrekersdiversiteit consistent tot hogere afbraaksnelheden te leiden (22). Van de mechanismen die leiden tot dit contrasterend effect tussen diversiteit van afbrekers en af te breken materiaal is tot op heden maar weinig begrepen. Evenmin bestaat er veel inzicht in de relatie tussen strooiseldiversiteit en afbrekersdiversiteit. In elk geval lijkt de diversiteit aan bodemorganismen meer bepaald door de specifieke identiteit van plantensoorten dan door plantendiversiteit (23).

Gezien de boomsoort de bepalende factor is voor de strooiselafbraak in een gegeven groeiplaats, is het nog steeds zeer zinvol om de boomsoortenkeuze mede te bepalen op basis van indicatoren als de C:N of de lignine:N ratio van het bladstrooisel (Fig. 3). De huidige stand van de kennis suggereert dat de strooiselafbraak in een gemengd bestand niet ver zal afwijken van hetgeen kan verwacht worden op basis van het relatieve aandeel in de strooiselproductie van de aanwezige mengsoorten.



## Beleef ieder aspect van bos en hout.

Hier ontmoeten experts van de bosbouwkunde en de bosbouwkundige technologieën uit de wereld elkaar. Ontdek de diversiteit van de industrie op een hoog internationaal niveau. Neem deel aan de congres- en forum programma's en ontdek de vele producten en diensten die worden getoond.

Informatie:  
Van Ekeris Expo service b.v.  
Tel.: (03) 206 19 56  
info@vanekeris.com

 **INTERFORST** 2010

Neue Messe München 14 t/m 18 juli

11<sup>e</sup> internationale vakbeurs voor bosbouw en bosbouwtechnologie met wetenschappelijke conferenties en speciale shows

[www.interforst.de](http://www.interforst.de)

