

Boomwortels: de verschillende ondergrondse strategieën van bomen

— Monique Weemstra (CEFE/CNRS, Montpellier) Liesje Mommer, Leo Goudzwaard, Frits Mohren, Frank Sterck (WUR)



foto Monique Weemstra

Planten kunnen zich aanpassen aan veranderende omstandigheden. Zo kunnen bomen grotere bladeren maken in de schaduw, of dikkere bij droogte. Hoe en of een boom ook de wortels kan aanpassen, is veel minder duidelijk. Wij keken daarom in een onderzoek of je bij verschillende boomsoorten en onder verschillende omstandigheden andere wortels aantreft in de bodem.

> Bomen hebben licht, CO₂, water en nutriënten nodig om te overleven en groeien. Als de beschikbaarheid van deze hulpbronnen afneemt, kunnen bomen hun bladeren en wortels aanpassen om ze alsnog op te nemen. Bomen in de schaduw bijvoorbeeld hebben vaak grotere bladeren dan bomen van dezelfde soort in de zon. Het produce-

ren van grotere bladeren kost echter meer energie dan van kleinere bladeren, en om deze energie te beperken, zijn deze bladeren niet alleen groter, maar ook dunner. Op deze manier wordt het bladoppervlak vergroot en kan er meer licht worden onderschept, maar vereist een groot, dun blad voor hun opbouw evenveel energie als een kleiner, dikker blad. De aanpassingen van bladeren aan hun lichtomgeving hangen bovendien sterk samen met de vitaliteit van bomen: bomen met grote, dunne bladeren groeien doorgaans sneller dan bomen met kleine, dikke bladeren.

Water en nutriënten worden onder de grond opgenomen door fijne wortels aan de uiteinden van het wortelsysteem: haarwortels (diameter kleiner dan 2 mm). Ook haarwortels kunnen worden aangepast aan de beschikbaarheid van water en nutriënten. Op een arme of droge bodem produceren bomen langere, dunnere wortels om een groter worteloppervlak te creëren tegen relatief lage energiekosten, om meer hulpbronnen op te nemen en sneller te groeien.

Omdat snelgroeiende bomen meer licht, CO₂, water en nutriënten nodig hebben, is het logisch dat zij zowel grote, dunne bladeren als lange,

Foto 3. Wortelscan met daarin beukenwortels verzameld uit een bodemlaag (in dit geval: 10 – 20 cm diepte) in de Hollandse Hout (Flevoland). Wortelscans zijn geanalyseerd met software die op basis van de donkere pixels tegen een lichte achtergrond de wortellengte en –diameter bepaalt. Voor alle wortels uit elke bodemlaag zijn de gemiddelde diameter, de totale lengte en het totale drooggewicht bepaald, en op basis hiervan de ratio tussen wortellengte en massa (Tabel 1).

dunne wortels produceren. Er is echter nog weinig onderzoek gedaan naar de eventuele correlaties tussen bladkenmerken (zoals bladoppervlak en –dikte) en wortelkenmerken (zoals wortellengte en –dikte) en groei. Daarom hebben wij de wortelkenmerken van boomsoorten bekeken om na te gaan of verschillen in wortelkenmerken samenhangen met verschillen in bladkenmerken en groeisnelheid. Daarnaast hebben we gekeken hoe bomen van soort op verschillende groeiplaatsen hun wortels aanpassen aan de bodem.

Wortelvariatie tussen boomsoorten

Uit onze literatuurstudie (19 artikelen, 220 boomsoorten) blijkt geen eenduidig bewijs voor de veronderstelde correlatie tussen blad- en wortelkenmerken: snelgroeiende boomsoorten met grote, dunne bladeren hebben niet per sé lange en dunne wortels. De duidelijke patronen tussen bladkenmerken en groeisnelheid gelden dus niet zonder meer voor wortelkenmerken. Dit suggereert dat de productie van lange en dunne wortels wellicht wordt belemmerd door (bodem)factoren die voor de bladeren geen rol spelen. Haarwortels moeten zich immers aanpassen aan een complexere omgeving dan bladeren. Bladeren nemen licht en CO₂ op dat redelijk voorspelbaar verdeeld is: van boven naar onder in de kroon neemt de beschikbaarheid van licht

af, en CO₂ wordt door de wind gelijkmatig in het kronendak verspreid. Haarwortels daarentegen nemen water en ongeveer vijftien verschillende nutriënten op die variëren in beschikbaarheid en mobiliteit in de bodem, en die mogelijk niet allemaal het beste worden opgenomen door lange, dunne wortels. Eerdere studies tonen aan dat weinig-mobiele elementen zoals fosfor beter worden opgenomen door sterk vertakte wortels die de bodem intensief doorwortelen, dan door lange, dunne wortels. Daarnaast blijkt dat dunne wortels moeilijk groeien in een compacte bodem, en dat chemische elementen in de bodem zoals aluminium tot dickere wortels kunnen leiden. Dikke of sterk vertakte haarwortels vereisen dus wellicht meer energie per eenheid worteloppervlak dan lange, dunne wortels, maar zijn mogelijk

beter in staat om een dichte bodem te doorwortelen, of om minder mobiele nutriënten op te nemen. Bomen hebben daarom wellicht andere strategieën om water en nutriënten snel op te kunnen nemen, wanneer de wortellengte of worteldikte wordt beperkt door bovengenoemde bodemfactoren. Het ondergrondse opname-oppervlak kan namelijk ook worden vergroot door meer haarwortelbiomassa te produceren of door meer te investeren in mycorrhiza-schimmels. Deze symbiotische schimmels groeien op of in de haarwortels, zorgen voor extra doorworteling van de bodem. Ze nemen water maar vooral nutriënten op uit de bodem, die vervolgens worden afgegeven aan de boom in ruil voor koolstof. Boomsoorten met dikke wortels lijken op het eerste

gezicht niet optimaal – het opname-oppervlak per eenheid geïnvesteerde energie is immers relatief klein – maar ze kunnen wel efficiënt nutriënten opnemen als zij sterk gekoloniseerd zijn door mycorrhiza-schimmels.

Deze alternatieve strategieën (investeringen in haarwortelbiomassa of in mycorrhiza-schimmels) kunnen deels verklaren waarom snelgroeiende soorten niet per sé langere, dunnere wortels hebben dan langzaam groeiende soorten.

Wortelvariatie binnen boomsoorten

In een veldstudie hebben we vervolgens gekeken naar de verschillen in wortelkenmerken binnen dezelfde boomsoort. We hebben onderzocht of bomen op een arme bodem langere en dunnere wortels hebben dan bomen van dezelfde soort

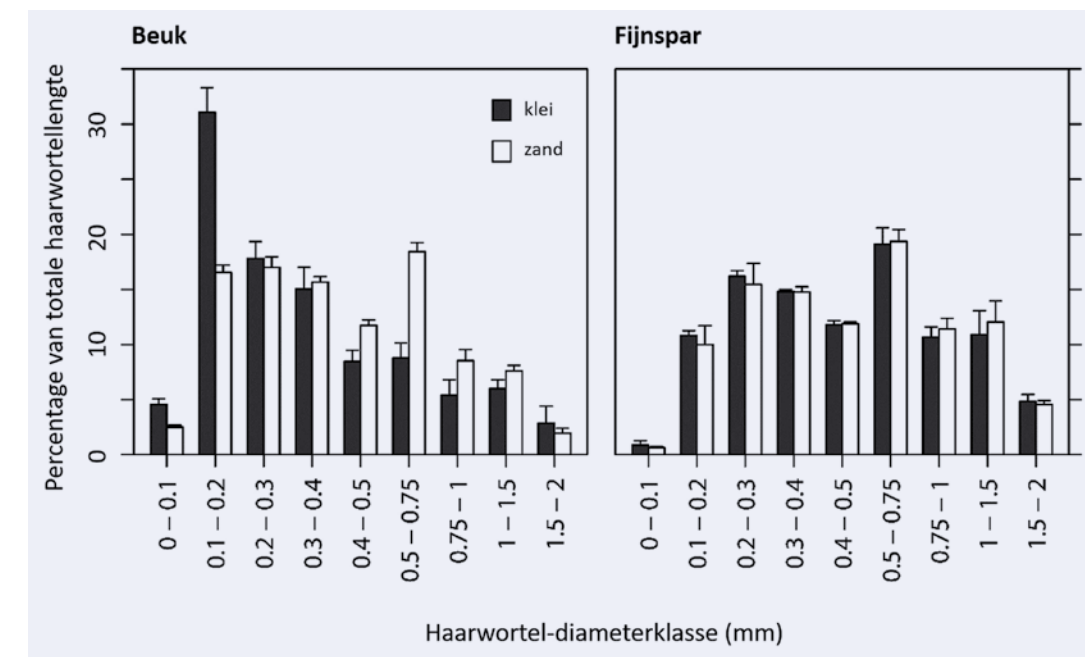
Tabel 1. Bodem- en opstandsgegevens en haarwortelkenmerken gemeten in beuk- en fijnsparopstanden op een kleibodem in de Hollandse Hout (Flevoland) en op zandbodems op de Utrechtse Heuvelrug en de Veluwe (gemiddelden en standaardafwijking). Haarwortelbiomassa verwijst naar de totale hoeveelheid haarwortelbiomassa in een bodemonmonster tot 50 cm diepte. Wortellengte/massa en diameter zijn bepaald voor individuele haarwortels en gemiddeld per bodemonmonster (Foto 2). Ergosterol geeft de hoeveelheid mycorrhiza-biomassa weer per gram zand in de ingroezakjes. Sterretjes geven significante verschillen weer tussen de twee bodemtypen binnen een soort.

	Beuk		Fijnspar	
	Klei	Zand	Klei	Zand
Bodemeigenschappen				
pH (-)	6.8 (2.0)	3.4 (0.9)	6.6 (2.1)	3.4 (0.9)
C : N ratio (-)	11.5 (3.6)	14.5 (6.3)	11.3 (2.7)	14.9 (6.2)
Organische stof gehalte (%)	6.6 (1.8)	9.7 (11.4)	8.3 (4.2)	10.4 (14.1)
Opstandsgegevens				
Jaar van aanplant	~1970	1938 – 1949	~1970	1974 – 1981
Dichtheid (bomen ha ⁻¹)	1071 (92.0)	224 (36.6)	917 (438.6)	1553 (446.8)
Grondvlak (m ² ha ⁻¹)	37.1 (4.3)	21.8 (4.1)	43.3 (11.4)	28.2 (3.6)
Haarwortelkenmerken				
Massa (g wortel m ⁻³ grond)	220 (110)	703 (168)*	387 (135)	1265 (306)*
	39 (24)	34 (13)	22 (8)	18 (4)
Diameter (mm)	0.3 (0.1)	0.3 (0.1)	0.4 (0.1)	0.4 (0.1)
Ergosterol (µg g ⁻¹ zand)	0.03 (0.02)	0.06 (0.06)	0.04 (0.02)	0.15 (0.07)*



Foto Hans Reijnen

Figuur 1. Relatieve wortellengteverdeling per diameterklasse voor beuk en fijnspar op klei- en zandbodems. De haarwortels (kleiner dan 2 mm diameter) zijn verdeeld in negen diameterklassen (x-as). Per diameterklasse is de wortellengte berekend als percentage van de totale haarwortellengte per boomsoort en per standplaats. Ter illustratie: voor beuken was de lengte van de haarwortels tussen 0.1 en 0.2 mm diameter meer dan 30 procent van de totale lengte van alle haarwortels op klei, en slechts 17 procent van de totale haarwortellengte op zand.



< **Foto 1.** Fijnsparopstand (Leersumse Veld, Utrechtse Heuvelrug) zonder ondergroei van andere houtige soorten, zodat verzamelde wortels konden worden geïdentificeerd als fijnspar.

op een rijke bodem. Hier hebben we specifiek aandacht besteed aan de drie strategieën om het ondergrondse opname-oppervlak te vergroten: langere, dünnere wortels, meer haarwortelbiomassa, of meer mycorrhiza. De wortels hebben we verzameld van beuken en fijnsparren op twee bodemtypen: de voedselrijke, vochtige kleibodem van de Hollandse Hout (Flevoland), en de voedselarme, droge zandgronden op de Veluwe en Utrechtse Heuvelrug (tabel 1).

Omdat haarwortels van verschillende boomsoorten in een bodemmonster nauwelijks van elkaar te onderscheiden zijn, hebben we beuk en fijnspar in monoculturen met weinig ondergroei gekozen (foto 1). Per soort en bodemtype zijn drie opstanden geselecteerd, en per opstand acht bodemmonsters tot 50 cm diep verzameld (foto 2). Vervolgens hebben we de wortels in twee groepen gescheiden: haarwortels kleiner dan 2 mm diameter, en dikkere wortels. De wortels zijn gewogen (vers en droog) en gescand (foto 3), waarna met speciale software de totale wortellengte is bepaald. Daarnaast is de hoeveelheid hyfen van de mycorrhiza-schimmels gemeten in de klei- en zandbodems. Hyfen zijn de schimmeldraden waarmee schimmels de bodem exploiteren en water en nutriënten opnemen. Door hun geringe diameter kunnen hyfen het ondergrondse oppervlak en daardoor de opname van hulpbronnen van een boom sterk vergroten. Per opstand zijn zes ingroeizakjes gevuld met kwartszand, begraven. Deze zijn gemaakt van zeer fijn zand (38 µm opening) waar boomwortels niet, maar hyfen wel in kunnen groeien. Na zeven maanden zijn deze zakjes opgegraven en is de hoeveelheid hyfen in de ingroeizakjes bepaald. Voor beuk en fijnspar zijn zowel de wortelkenmerken als de hoeveelheid hyfen vergeleken tussen de twee bodemtypen (klei en zand).

Op de arme zandbodems vergroten beide boomsoorten vooral de hoeveelheid wortelbiomassa: zowel beuk als fijnspar produceren meer dan drie keer zoveel haarwortelbiomassa in zand dan in klei (tabel 1). Bovendien bevatten de zandbodems meer hyfen-biomassa dan de kleibodem, maar dit verschil was alleen significant voor fijnspar. Geen van deze soorten produceerde echter de lange, dünne wortels die werden verwacht. Dit is hier uitgedrukt als de diameter, en als de ratio van de lengte en het drooggewicht van een individueel wortelmonster (tabel 1): een hoge lengte : massa verhouding verwijst naar een lange wortel – dus een groot worteloppervlak – per eenheid wortelbiomassa. Geen van deze twee kenmerken verschilde tussen de klei- en zandbodems. Verder onderzoek naar de haarwortels leidde tot nieuwe inzichten. De traditionele definitie van haarwortels (kleiner dan 2 mm diameter) bleek te grof om aanpassingen binnen de haarwortels waar te nemen. We vergeleken de relatieve wortellengte tussen de verschillende diameterklassen, dat wil zeggen het percentage van de wortellengte binnen een diameterklasse ten opzichte van de

totale haarwortellengte. Figuur 1 laat zien dat beuken op klei meer wortellengte produceerden binnen de allerfijnste wortels (0-0.3 mm diameter). Op zand maakten beuken relatief meer wortellengte binnen de dikkere haarwortels (0.4-1 mm diameter). Opvallend genoeg produceerde fijnspar op zand en klei juist evenveel wortellengte per diameterklasse.

Voor beide soorten lijkt een toename van haarwortelmassa de belangrijkste strategie om water en nutriënten op te nemen uit een arme bodem, en niet de productie van lange, dünne wortels. Daarnaast passen beide soorten ook verschillende strategieën toe op een relatief arme groeiplaats. In tegenstelling tot de algemene aanname hadden beuken op de zandige groeiplaats dikkere wortels de haarwortels dan op klei. Hoewel dikkere wortels in theorie minder efficiënt zijn (minder worteloppervlak per eenheid wortelbiomassa), laten eerdere studies zien dat ze beter bestand zijn tegen droogte, hetgeen op de Veluwe zandbodems bij beuk een rol kan spelen. Voor fijnspar lijkt deze droogte-aanpassing minder noodzakelijk omdat hun haarwortels gemiddeld dikker waren dan die van beuk (0.38 vs. 0.26 mm diameter). Bij fijnspar komen echter meer mycorrhiza-schimmels voor, die kunnen compenseren voor hun relatief dikke maar wellicht droogte-tolerante wortels.

Diversiteit aan ondergrondse opnamestrategieën

Wij richtten ons in het onderzoek op de vraag hoe bomen water en nutriënten uit de bodem opnemen, en of bovengrondse patronen ook ondergronds plaatsvinden. Het blijkt dat er onder de grond meerdere strategieën bestaan om om te gaan met veranderingen in de hoeveelheid water en nutriënten, en dat deze strategieën variëren tussen boomsoorten. Sommige bomen maken dünnere wortels om meer worteloppervlak te creëren per eenheid geïnvesteerde energie, andere produceren meer wortelbiomassa, investeren meer in mycorrhiza-schimmels, of maken dikkere wortels die tegen droogte bestand zijn. Bodemverzuring en klimaatverandering kunnen grote invloed hebben op de beschikbaarheid van water en nutriënten voor bomen, en daardoor op hun groei in Europese bossen. Wij pleiten daarom voor het vergelijken van een bredere set van wortelkenmerken dan doorgaans gemeten tussen verschillende soorten en op verschillende bodemtypen (waaronder wortellengte, -dikte, biomassa en mycorrhiza, maar bijvoorbeeld ook de vertakingsgraad), om verschillende ondergrondse strategieën in kaart te brengen en na te gaan hoe en in welke mate bomen reageren op veranderingen in bosbodems.<

moniqueweemstra@hotmail.com

Dit onderzoek is onderdeel van het proefschrift: 'Below-ground Uptake Strategies. How Fine-root Traits Determine Tree Growth' door Monique Weemstra, Wageningen Universiteit, 2017.



Foto 2. Bodemmonster uit fijnsparopstand in de Stadsbossen van Rhenen. Uit elk bodemmonster zijn de wortels geselecteerd en geanalyseerd voor deze studie.