
Invloed van gewassen op bodemkwaliteit: Variatie tussen genotypen

Een verkennende literatuurstudie voor ruwvoedergewassen

Clemens C.M. van de Wiel¹, C. Gerard van der Linden¹ & Wijnand Sukkel²

¹Plant Breeding, Wageningen University & Research

²Sustainable Farming & Food Systems, Wageningen University & Research

Dit onderzoek vond plaats in het kader van het publiek-private samenwerkingsprogramma "Ruwvoerproductie en Bodemmanagement" (www.ruwvoerenbodem.nl), medegefinancierd door het Ministerie van Economische Zaken via de topsector Agri & Food (TKI-AF-15284 en TKI-AF-15102) (BO-31.03-010-001, BO-31.03-008-007), dat wordt uitgevoerd door Wageningen University & Research en het Louis Bolk Instituut in samenwerking met bedrijfslevenpartners Agrifirm, Barenbrug Holland, Bionext, CUMELA Nederland, DLF, DSV Zaden Nederland, Euralis, ForFarmers Group, J.Joordens Zaadhandel, Limagrain Nederland, LTO Nederland, MOVO Zaden, NMB, Pioneer, Plantum, Syngenta, Vandinter SEMO en ZuivelNL.

Wageningen, januari 2017

Rapport 668

Van de Wiel, C.C.M, C.G. van der Linden, W. Sukkel, 2016. *Invloed van gewassen op bodemkwaliteit: Variatie tussen genotypen; Een verkennende literatuurstudie voor ruwvoedergewassen*. Wageningen Plant Research, Rapport 668. 18 blz.;42 ref.

Samenvatting: Gewassen beïnvloeden de bodem waarop ze geteeld worden. In deze verkennende literatuurstudie is onderzocht wat er bekend is over variatie tussen verschillende genotypen/plantenrassen met betrekking tot hun effect op bodemkwaliteit voor een aantal ruwvoedergewassen, in het bijzonder Maïs (*Zea mays*), Engels raaigras (*Lolium perenne*) en Witte klaver (*Trifolium repens*). Dergelijke variatie zou mogelijkheden kunnen bieden om via veredeling en het inzetten van specifieke rassen de bodemkwaliteit te verbeteren. Er is betrekkelijk weinig onderzoek vanuit deze invalshoek gedaan. De focus van de studie was gericht op variatie in wortelarchitectuur, en wortellexudatie en wortelafsterving/nieuwvorming in relatie tot het organische stof gehalte en beschikbaarheid van nutriënten, en de bodem biota, met name mycorrhiza.

Trefwoorden: ruwvoedergewassen, plantgenotypen, plantenrassen, bodemkwaliteit, wortelarchitectuur, wortellexudatie, mycorrhiza

Dit rapport is gratis te downloaden op <http://dx.doi.org/10.18174/403094>

© 2017 Wageningen, Stichting Wageningen Research, Wageningen Plant Research, Postbus 386, 6700 AJ Wageningen; T 0317 48 28 36; www.wur.nl/plant-research

KvK: 09098104 te Arnhem
VAT NL no. 8113.83.696.B07

Stichting Wageningen Research. Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt, in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen of enige andere manier zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van Wageningen Research.

Stichting Wageningen Research is niet aansprakelijk voor eventuele schadelijke gevolgen die kunnen ontstaan bij gebruik van gegevens uit deze uitgave.

Wageningen Plant Research Rapport 668

Inhoud

Inhoud	3
Woord vooraf	5
Samenvatting	7
1 Inleiding	9
2 Resultaten	10
2.1 Wortelarchitectuur	10
2.2 Rhizosfeer, wortellexudaten en microbiota	11
2.3 Organische stof	12
3 Conclusies	14
Literatuur	15

Woord vooraf

Deze verkennende literatuurstudie naar verschillen tussen plantgenotypen met betrekking tot hun effect op bodemkwaliteit is uitgevoerd voor het project "Verkenning plant-bodem-management interacties. Ruwvoeders": genotype – bodem interacties, BO-31.03-008-007, onderdeel van de Topsector PPS TKI-AF-15102 "Ruwvoerproductie en bodemmanagement", dat wordt uitgevoerd door Wageningen University & Research en het Louis Bolk Instituut in samenwerking met bedrijfslevenpartners Agrifirm, Barenbrug Holland, Bionext, CUMELA Nederland, DLF, DSV Zaden Nederland, Euralis, ForFarmers Group, J.Joordens Zaadhandel, Limagrain Nederland, LTO Nederland, MOVO Zaden, NMB, Pioneer, Plantum, Syngenta, Vandinter SEMO en ZuivelNL. De auteurs danken Jan Rinze van der Schoot (Akkerbouw, Groene Ruimte & Vollegrondsgroenten - Wageningen University & Research) en Nick van Eekeren (Louis Bolk Instituut) voor advies en commentaar op een conceptversie van het rapport.

Samenvatting

Gewassen beïnvloeden de bodem waarop ze geteeld worden. In deze verkennende literatuurstudie is gekeken naar wat er bekend is over variatie tussen verschillende genotypen/plantenrassen met betrekking tot hun effect op bodemkwaliteit voor een aantal ruwvoedergewassen, in het bijzonder Maïs (*Zea mays*), Engels raaigras (*Lolium perenne*) en Witte klaver (*Trifolium repens*). Dergelijke variatie zou mogelijkheden kunnen bieden om via veredeling en het inzetten van specifieke rassen de bodemkwaliteit te verbeteren. Er is betrekkelijk weinig onderzoek vanuit deze invalshoek gedaan. Wel wordt er actief gewerkt aan het verbeteren van de efficiëntie van water en/of nutriëntopname en – gebruik door gewassen. Daarbij is variatie in de wortelarchitectuur in kaart gebracht, zoals in maïs. Voor fosfaatopname blijkt vooral een uitgebreide zijwortelontwikkeling in oppervlakkige bodemlagen effectief, terwijl voor stikstof en water diepe beworteling met minder vertakkingen beter is. Gezien dergelijke trade-offs lijkt fenotypische plasticiteit in reactie op bodemomstandigheden dus ook van belang. Variaties in wortelarchitectuur (bijv. worteldichtheid en fijnheid van de wortels) heeft op zijn beurt invloed op aggregaatstabiliteit en porositeit (hydraulische eigenschappen) en daarmee de kwaliteit van de bodem. Voor fosfaatopname is de symbiose met mycorrhizaschimmels ook van belang en deze schimmels hebben met hun fijn en sterk verbreid hyfenstelsel samen met het afscheiden van glomaline een positief effect op bodemkwaliteit. De effectiviteit van de symbiose verschilt tussen verschillende maïs genotypen.

Een interessant voorbeeld gericht aanpakken van de bodemkwaliteit via verbetering van beworteling is onderzoek in het Verenigd Koninkrijk aan Raaigras (bijvoorbeeld via soortskruisingen) t.b.v. verbeterde afwatering van graslanden. In maïs is voor het beter binnen dringen van verdichte bodems een relatie gelegd met wortel-anatomische eigenschappen die invloed hebben op de buigsterkte van de wortel. In veldproeven met Engels Raaigras in Nederland is tevens waargenomen dat goed ontwikkelde ondergrondse delen niet ten koste hoefden te gaan van bovengrondse opbrengsten. Men zou in dat geval veredelingsinspanningen kunnen richten op betere doorworteling van de bodem zonder dat dit meteen tot opbrengstderving hoeft te leiden.

De dynamiek van wortel exudatie en wortelafsterving/nieuwvorming spelen een belangrijke rol in de beïnvloeding van het organische stofgehalte en beschikbaarheid van nutriënten, en de bodem biota. Ook hiervoor is betrekkelijk weinig bekend over verschillen tussen genotypen, maar er zijn wel interessante aanzetten in de vorm van variatie in wortel exudatie bij maïs (bijvoorbeeld voor fenolische verbindingen die op hun beurt invloed op aggregaatstabiliteit hebben), klaver en diverse grassoorten, en variatie in wortel turnover en in decompositie in de rhizosfeer van verschillende Raaigras genotypen. De bruikbaarheid van al deze beschreven variatie voor bodemkwaliteitsverbetering zou m.b.v. de in onderzoeksprogramma's ontwikkelde genotypen verder getest kunnen worden en indien succesvol, gebruikt kunnen worden in veredelingsprogramma's.

1 Inleiding

Een belangrijke factor voor de kwaliteit van bodems is de interactie met de geteelde gewassen. Om te weten te komen in hoeverre de bodemkwaliteit beïnvloed kan worden via de erop gecultiveerde planten is het van belang een overzicht te verkrijgen van wat er bekend is over de invloed van individuele plantensoorten op de bodem en, binnen een soort, de variatie daarvoor tussen genotypen/plantenrassen. Dit laatste kan mogelijkheden bieden voor bodemkwaliteitsbeïnvloeding via het inzetten van specifieke rassen/plantlijnen en gerichte veredeling op dergelijke planttypen. Ook zouden eventuele kennishiaten in beeld gebracht moeten worden. Via literatuurstudie hebben we gekeken naar wat er bekend is over eigenschappen van ruwvoedergewassen die naar verwachting een effect op bodemkwaliteit hebben. In het bijzonder is gezocht naar variatie tussen genotypen binnen een soort in hun effect op de bodem. De nadruk lag op de gewassoorten Mais (*Zea mays*), Engels raaigras (*Lolium perenne*) en Witte klaver (*Trifolium repens*). Daarnaast is ook gekeken naar Beemdlangbloem en Rietzwenkgras (*Festuca pratensis* en *F. arundinacea*) en hun hybriden met *Lolium* (*Festulolium*), Timothee (*Phleum pratense*), Veldbeemdgras (*Poa pratensis*), Kropaar (*Dactylis glomerata*), Rode klaver (*Trifolium pratense*) en Luzerne (*Medicago sativa*).

De diverse aspecten die verbonden zijn met bodemkwaliteit zijn op te delen in 1) fysische aspecten, zoals structuur, porositeit en hydraulische eigenschappen, 2) chemische aspecten, zoals bodemsamenstelling en organische stof gehalte, en 3) biologische aspecten, zoals (micro)organismen die in meer of mindere mate in interactie met planten de fysische en chemische eigenschappen van de bodem beïnvloeden. Dit is een verkennende studie, waarbij een aantal maar niet alle aspecten worden belicht. Met het oog op fysische aspecten hebben we gekeken naar variatie in wortelarchitectuur. Voor chemische aspecten hebben we gekeken naar planteffecten op organische stof en wortellexudatie, die bijvoorbeeld mobilisatie van nutriënten bewerkstelligt. Wortellexudatie heeft ook effect op bodemorganismen; we hebben wat betreft dit biologische aspect in het bijzonder naar mycorrhiza schimmels gekeken. Waar mogelijk is invloed van management meegenomen. We bediscussiëren wat de bevindingen kunnen betekenen voor veredeling en management in teelten.

2 Resultaten

Op soortsniveau zijn vaak al verschillen beschreven die van invloed kunnen zijn op de bodemkwaliteit, zoals een sterker ontwikkeld en dieper wortelsysteem voor Rode klaver dan voor Witte klaver (Marshall et al. 2016). Raaigras heeft op zijn beurt weer een uitgebreider en dunner wortelstelsel dan de klavers (Gould et al. 2016). Rietzwenkgras heeft sterkere en diepere wortels, wat van pas zou kunnen komen in het geval van bodemverdichting (Abberton et al. 2008).

Verschillen tussen genotypen binnen een plantensoort in hun effect op bodemfactoren lijken echter weinig rechtstreeks onderzocht te zijn. Er is wel het nodige (veredelings)onderzoek gedaan aan voor de teelt waardevolle planteigenschappen die op hun beurt weer invloed op de bodem zullen hebben. Op de eerste plaats is dat gebruiksefficiëntie van water en verschillende nutriënten, vooral stikstof (N) en fosfor (P). Daarbij speelt wortelarchitectuur een belangrijke rol, die op zijn beurt weer van invloed is op de bodemstructuur, bijvoorbeeld met effecten op bodemverdichting. Onderdeel daarvan is de verhouding tussen bovengrondse en ondergrondse delen (inzet van koolstof/energie). Plantenveredeling is meestal gericht geweest op het verbeteren van bovengrondse opbrengsten onder optimale water- en nutriëntenvoorziening, wat gepaard kan gaan met verminderde investering in ondergrondse delen (wortels) (Johnson et al. 2000; Siddique et al. 1990). Naast de effecten van wortelarchitectuur worden effecten in de rhizosfeer, incl. wortellexudatie voor bijvoorbeeld het vrijmaken van nutriënten, en microbiota en symbionten, en effecten op organische stof bekeken.

2.1 Wortelarchitectuur

Aan maïs is veel onderzoek gedaan naar wortelarchitectuur, vooral i.v.m. de verbetering van de opname-efficiëntie van water en nutriënten. Bij P schaarste geven in het algemeen een hoge mate van vertakking (ten koste van de hoofdwortelgroei en samengaand met dunnere wortels om koolstof (C) te sparen) en een hoge wortelhaardichtheid en/of -lengte een voordeel. Een hoge mate van plasticiteit (het genetisch vastgelegd vermogen voor fenotypische aanpassingen aan veranderende omstandigheden) in reactie op de P status van de bodem speelt ook een rol. Voor deze eigenschappen wordt variatie tussen genotypen (en ervoor verantwoordelijke genetische loci, QTLs) gerapporteerd (Zhu et al. 2005a, 2006). Doorzetten van de groei van hoofdwortels blijft ook mogelijk onder P deficiëntie, mogelijk om de onregelmatig in de bodem voorkomende P op te zoeken, waarbij zijwortelvorming pas functioneel wordt bij aantreffen van hogere P gehalten (Richardson et al. 2011). Verder is de hoek waaronder de wortels groeien van belang, omdat meestal de toplaag de hoogste P gehalten bevat, d.w.z. het biedt dan voordeel om de wortels meer langs het oppervlakte te laten uitgroeien (Zhu et al. 2005b). Er is echter een "trade-off" met bijvoorbeeld efficiëntie van N gebruik. Hoge worteldichtheid leidt tot interne concurrentie om het meer mobiele N (Postma et al. 2014). Voor N en water zijn steiler naar beneden groeiende wortels effectiever (Trachsel et al. 2013) en langere wortels met minder vertakkingen efficiënter (Lynch 2015).

Behalve naar de effecten van nutriëntenvoorziening is ook naar die van de bodemstructuur gekeken: voor het beter binnen dringen van verdichte bodems is een relatie gelegd met wortel-anatomische eigenschappen bij maïs die invloed hebben op de buigsterkte van de wortel (kleinere cortexcellen en kleinere cortex aan worteluiteinden, Chimungu et al. 2015).

Ook voor raaigras wordt genotypische variatie in wortelstructuur (en bijbehorende QTLs) gerapporteerd, in dit geval voor worteldichtheid in de bovengrond en bewortelingsdiepte (Abberton et al. 2008). Crush et al. (2009) hebben voor raaigras variatie in de verticale verdeling van de wortelbiomassa laten zien tussen vooral wilde accessies, en Crush et al. (2010) hebben gerapporteerd over de mogelijkheden van selectie voor deze eigenschap in kasprouwen. Deru et al. (2014) lieten onder veldomstandigheden in Nederland variatie in verticale verdeling van wortelbiomassa tussen 16

raaigrasrassen zien. Daarnaast bleek een relatief hoge totale wortelbiomassa niet noodzakelijkerwijs ten koste van de bovengrondse opbrengst te hoeven gaan. Witte klaver vertoont een veel lagere worteldichtheid dan grassen (cf. Van Eekeren et al. 2009), maar ook in deze soort is variatie in de mate van wortelvertakking voor een genetische karteringspopulatie beschreven door Jahufer et al. (2008).

Voor de andere grassoorten zijn eveneens voorbeelden van genotypische variatie voor worteleigenschappen gevonden, vaak in relatie tot nutriënt- en/of watergebruiksefficiëntie: in Rietzwenkgras variatie in ratio wortellengte/biomassa bij P gebrek (Agnusdei et al. 2008); in Timoteegrass variatie in P opname per eenheid wortelmasa (Bélanger et al. 2002) en verdeling van biomassa tussen wortel en scheut bij selectie voor stikstofgehalten (Brégard et al. 2000); in Veldbeemdgras variatie in verticale verdeling en totale wortelbiomassa, en worteltopgroei, in een hydropoon groeisysteem (Erusha et al. 2002); in Kroppaar had een droogtetolerante populatie een hogere worteldichtheid beneden 30 cm diepte dan een droogtegevoelige (Volaire & Thomas 1995).

Discussie

Hogere worteldichtheid verbetert aggregaatstabiliteit door het omgeven van bodemdeeltjes met worteluitlopers en het exuderen van organische stof dat deeltjes samenbindt, waarbij ook de microbiota een rol speelt (Marshall et al. 2016). Er is ook een variabele indirecte invloed van nutriëntenopname (Bronick & Lal 2005). Ook kan wortelgroei bijvoorbeeld de negatieve invloed van Na^+ op aggregaatstabiliteit compenseren (in dit geval door een zouttolerant gewas, Bronick & Lal 2005). Aggregaten bestaan uit deeltjes die preferentieel aan elkaar binden, waarin organische stof een belangrijke rol speelt. Aggregaatstabiliteit bevordert porositeit (ook door organische stof en microbiële biomassa) en is van belang voor het tegengaan van erosie door water of wind. Onder Klaver met zijn geringere worteldichtheid is aggregaatstabiliteit lager dan onder gras. Voor betere doordringing van verdichte bodems heeft men gekeken naar de mogelijkheden om de sterkere worteleigenschappen van Rietzwenkgras over te brengen naar *Lolium* via hybridisatie (zie Hawkins et al. 2007). Een voorbeeld daarvan is een *Festulolium* ras ('Prior') met een snelle wortelontwikkeling en -afsterving welke tot een hogere porositeit en verbeterde drainage zou leiden (Macleod et al. 2013). Dit onderzoek wordt voortgezet in een BBSRC-LINK programma in het VK, SUREROOT (Marshall et al. 2016; www.surerooroot.uk). Uit het bovenstaande blijkt dat er behoorlijk wat (beselecteerbare) variatie in wortelstructuur bijvoorbeeld binnen maïs aangetroffen wordt. Gezien allerlei trade-offs (investering van koolstof in wortelsystemen in relatie tot opbrengst aan nutriënten voor bovengrondse biomassaontwikkeling) zal vooral ook fenotypische plasticiteit in deze eigenschappen voor het gewas van belang zijn. Studies die rechtstreeks naar effecten van deze structuurvariëaties tussen genotypen op de bodem keken, zijn vrijwel niet gevonden.

Management heeft ook een belangrijke invloed: bijvoorbeeld onder no-till groeien maïs wortels dieper en sneller, en hebben ze een grotere diameter, terwijl het bij kerende grondbewerking een meer wijd verspreide wortelvorming vertoont (Himmelbauer et al. 2012). In een gewasrotatie kan de porositeit zich aanpassen aan de gewassen; zo kan een positief effect van Rode klaverteelt weer verdwijnen in opvolgende wintertarweteelten (Marshall et al. 2016). Het ruimtelijk combineren van soorten heeft ook een belangrijke invloed. Van Eekeren et al. (2009) lieten zien dat in mengsels van Raaigras en Witte Klaver de dichtere wortelstructuur van gras compenseert voor de mindere van klaver, terwijl de klaver de nutriënthuishouding via het bodemvoedselweb verbetert. Rhizosfeereffecten worden in de volgende sectie verder besproken.

2.2 Rhizosfeer, wortellexudaten en microbiota

In de rhizosfeer wordt de bodem beïnvloed door verschillende typen wortelafscheidingen, bijvoorbeeld organische zuren die een rol spelen in het mobiliseren van nutriënten zoals P. Hiervoor wordt ook variatie tussen genotypen beschreven (cf. Van de Wiel et al. 2016), maar voor de hier besproken gewassen werd weinig specifieke informatie gevonden. Song et al. (2012) vonden bij een droogtetolerante maïshybride onder waterstress een lagere pH die gepaard ging met een lagere hoeveelheid alkaline fosfatase en een hogere neutrale & zure fosfatase, in vergelijking met een droogtegevoelige hybride. Onder osmotische stress werden er bij deze droogtetolerante hybride meer

organische zuren aangetroffen die K mobiliseren (malaat) en P (citraat). In raaigras werd variatie gevonden tussen 4 cultivars in malaat, succinaat, citraat en oxalaat exudatie in reactie op Mn^{2+} toxiciteit (Mora et al. 2009). In mais is verder gekeken naar verschillen tussen drie genotypen in uitscheiding van fenolen in relatie tot resistentie tegen Al toxiciteit in de bodem (Kidd et al. 2001). Exudaten beïnvloeden ook de microbiota rond de wortel. Zo rapporteerden Murray et al. (2000) voor Witte klaver verschillen tussen 2 cultivars in het effect van temperatuur op exudatie, wat op zijn beurt weer verschillende effecten op microbiële activiteit had. Endofytische schimmels (*Epichloe* sp., *Neotyphodium* sp.) in grassen kunnen ook indirect effect op bodemprocessen hebben en dit varieert tussen specifieke combinaties van plant- en schimmelgenotypen. Voorbeelden zijn variatie in exudaatsamenstelling (organische zuren, lipiden, koolhydraten en fenolische verbindingen) tussen verschillende combinaties van twee Rietzwenkgrasrassen en drie schimmeltypen (Guo et al. 2015) en variatie in microbiële activiteit in de rhizosfeer (i.h.b. zichtbaar aan arginine ammonificatie) tussen twee Rietzwenkgrasgenotypen met dezelfde endofyt (Nourbakhsh et al. 2014). Endofyten spelen in de praktijk (bijv. tegen insectenvraat) in Nederland minder een rol dan in de VS of Nieuw Zeeland; voor vee schadelijke types worden eruit gehaald.

Een andere veel algemenere symbiotische relatie is die met arbusculaire mycorrhiza (AM) schimmels, die via het uitgebreide netwerk van hyfen en de afscheiding van glomaline een belangrijke invloed op de bodem hebben. In verband met verbetering van de P gebruiksefficiëntie is in verschillende soorten gekeken naar optimalisatie van de combinatie van plant en AM schimmel genotype. In mais zijn genotypen gescreend op variatie in groei- en opbrengst als gevolg van interactie met mycorrhiza, en daarvoor zijn ook QTLs in kaart gebracht (Kaepler et al. 2000). Ook in Witte klaver is genotypische variatie in de reactie op mycorrhiza bekeken in een populatie van 43 NILs (near isogenic lines, Eason et al. 2001).

Discussie

Eigenschappen van de rhizosfeer kunnen verschillen van de rest van de bodem, bijvoorbeeld de waarneming door Whalley et al. (2005) van meer grote poriën in de rhizosfeer van mais gepaard gaande met een andere waterspanning, in dat laatste effect spelen afgescheiden polysachariden ook een rol. Of daar ook nog variatie tussen genotypen zit, is niet duidelijk, maar de verdeling van de rhizosfeer in de bodem zal zeker variëren gezien de studies over variatie in wortelstructuur in de voorgaande sectie. Bij de exudaten zouden ook fenolen aggregaatstabiliteit bevorderen (Bronick & Lal 2005). Mais wordt genoemd als een gewas met een relatief hoge uitscheiding van deze verbindingen, al blijkt mais monocultuur te leiden tot vermindering van micro-aggregaten. Mais vertoont in ieder geval variatie voor de uitscheiding van fenolen (cf. Kidd et al. 2001).

Microbiële decompositie van wortelafscheidingsen speelt ook een rol, bijvoorbeeld omzettingen van polysachariden die op hun beurt bindmiddelen voor micro-aggregaten tot macro-aggregaten leveren wat op zijn beurt weer leidt tot verbeteringen in de bodemkwaliteit. Shahzad et al. (2015) lieten in experimenten met raaigras, Ruw beemdgras en Witte Klaver zien dat vooral exudaten, en in mindere mate wortelresiduen, microbiële omzettingsactiviteiten stimuleerden. Dit zou kunnen betekenen dat planten via exudatie sturing geven aan mineralisatie en daarmee aan hun nutriëntenvoorziening. AM schimmels gaven verder geen effect. Mycorrhizaschimmels dragen wel bij aan aggregaatstabiliteit via de fijnere hyfen en waarschijnlijk nog meer via het afgescheiden glomaline (Wu et al. 2014). Daynes et al. (2013) concludeerden dat de mycorrhizaschimmels betere stabilisatoren van macro-aggregaten zijn dan wortels, al zijn de effecten moeilijk van elkaar te scheiden; over het algemeen wordt de bodemstructuur vooral ontwikkeld door wortels. Ook hier zijn nog geen studies naar effecten van verschillende genotypen gevonden, maar gezien de grote variatie in mycorrhizavorming en -effecten op plantgroei tussen verschillende combinaties van genotypen mogen deze effecten wel verwacht worden.

2.3 Organische stof

Bovengenoemde variatie in wortelstructuren (vertakking, worteldikte: "fibrous") zullen ook hun effect hebben op afsterven en afzetting van organische stof door de wortels. Er is betrekkelijk weinig bekend over variatie tussen genotypen op dit gebied. Reid & Crush (2013) bestudeerden wortel turnover bij

verschillende genotypen van raaigras in een rhizotron. Dit bleek te variëren met diepte (hoogste turnover in bovenlaag), tijd van het jaar en watervoorziening. Er werden weinig verschillen gevonden tussen de genotypen, behalve voor twee genotypen die hogere groei- en afstervingsnelheden vertoonden in de winter en het voorjaar na een droogtebehandeling in de zomer. In raaigras is verder gekeken naar variatie in strooiselafzetting; deze bleek onafhankelijk te zijn van de grasopbrengst (Abberton et al. 2008). Een andere intrigerende studie vermeld in het review van Abberton et al. (2008) betreft het meten van de variatie in decompositie van organisch materiaal in de rhizosfeer van de nakomelingen van een karteringspopulatie uit een kruising van een gazon en een voeder type raaigras. Isabelle et al. (2010) brachten variatie tussen 16 mais genotypen in wortelresiduen afbraak in de bodem in verband met de sterkte van het lignine netwerk met polysachariden in de celwand en het voorkomen van veresterde fenolzuren.

Discussie

Organische stof is van belang voor aggregaatvorming en -stabiliteit. Hoge worteldichtheid wordt geassocieerd met een positieve koolstofbalans in de bodem. Crush et al. (2010) merken op dat het bereiken van efficiënter gebruik van nutriënten via zuinig omspringen met koolstof in wortelvorming (zie wortelarchitectuur) als nadeel zou kunnen hebben dat minder koolstof wordt vastgelegd in de bodem. De hierboven al genoemde sterke wortelvorming bij Rietzwenkgras kan het koolstofgehalte in de bodem ook sterker verbeteren (17% genoemd door Abberton et al. 2008). De effecten in de rhizosfeer zijn in de voorgaande sectie besproken.

3 Conclusies

Wortelarchitectuur (bijv. worteldichtheid en fijnheid van de wortels) heeft invloed op aggregaatstabiliteit en porositeit (hydraulische eigenschappen) en daarmee de kwaliteit van de bodem. Dit is al bekend uit onderzoek aan de verschillen tussen plantensoorten op dit terrein, maar aan variatie binnen soorten voor dit effect is nog weinig gedaan. Een interessant voorbeeld is onderzoek in het Verenigd Koninkrijk aan verbetering van beworteling in Raaigras (bijv. via soortskruisingen) t.b.v. verbeterde afwatering van graslanden. Voor veel van de hier behandelde soorten is wel variatie in worteleigenschappen en (verticale) verdeling in de bodem bestudeerd, meestal in samenhang met de efficiëntie van water- en/of nutriënten gebruik (opname). Vooral bij maïs is veel onderzoek gedaan aan de mogelijkheden van selectie voor specifieke wortelarchitectuur eigenschappen. De bruikbaarheid van deze variatie voor bodemkwaliteitsverbetering zou m.b.v. de in dergelijke onderzoeksprogramma's ontwikkelde genotypen getest kunnen worden en in veredelingsprogramma's verwerkt kunnen worden. Ook de observatie in Raaigras dat goed ontwikkelde ondergrondse delen niet ten koste hoeven te gaan van bovengrondse opbrengsten is interessant: men zou in dat geval verdelingsinspanningen kunnen richten op betere doorworteling van de bodem zonder dat dat onmiddellijk tot opbrengstderving hoeft te leiden. Men kan dit ook mee laten wegen bij de raskeuze voor inzaai van graslanden. Een ander belangrijk aspect is het effect van het combineren van soorten, wat vooral in grasland speelt (grassen en klavers).

Mycorrhiza dragen ook bij aan aggregaatstabiliteit via hun fijne hyfen en exudatie van glomaline, en de mycorrhizaschimmel kan op zijn beurt gestimuleerd worden door plantenwortellexudaten. In het algemeen speelt de dynamiek van wortellexudatie en wortelafsterving/nieuwvorming een belangrijke rol in de beïnvloeding van de bodem biota en het organische stof gehalte. Ook hier is betrekkelijk weinig onderzoek bekend over verschillen tussen genotypen, maar er zijn wel interessante aanzetten in de vorm van variatie in wortellexudatie bij maïs, klaver en diverse grassoorten, variatie in mycorrhizaresponsiviteit bij maïs en klaver, en variatie in wortel turnover en in decompositie in de rhizosfeer van verschillende Raaigras genotypen. Deze variatie tussen genotypen zou ook op zijn merites voor bodemkwaliteit getest moeten worden, bijv. effecten van verschillen in samenstelling van exudaten, zoals organische zuren of fenolische verbindingen, en van verschillen in samenstelling van mycorrhizaschimmels. Een belangrijk aspect is variatie in de bijdrage aan organische stof en nutriëntenbeschikbaarheid via turnover (vorming vs. afsterven, afbraaksnelheid) van de wortels. Belangrijk is ook de eventuele trade-offs in kaart te brengen. Het verbeteren van nutriëntopname-efficiëntie door productie van worteltypes waarin op koolstof bespaard wordt zou bijvoorbeeld vermindering van input van organische stof in de bodem met zich mee kunnen brengen.

Literatuur

- Abberton MT, Marshall AH, Humphreys MW, Macduff JH, Collins RP, Marley CL (2008) Genetic improvement of forage species to reduce the environmental impact of temperate livestock grazing systems. *Advances in Agronomy* 98:311-355
- Agnusdei MG, Martinefsky MJ, Mollier A, Pellerin S, Assuero SG (2008) Root phenotypic plasticity in response to P deficiency in two tall fescue cultivars. *Multifunctional grasslands in a changing world* 1:301
- Bélanger G, Brégarde A, Michaud R (2002) Phosphorous uptake and concentration of timothy genotypes under varying N applications. *Crop Science* 42:2044-2048
- Brégarde A, Bélanger G, Michaud R (2000) Nitrogen use efficiency and morphological characteristics of timothy populations selected for low and high forage nitrogen concentrations. *Crop Science* 40:422-429
- Bronick CJ, Lal R (2005) Soil structure and management: a review. *Geoderma* 124:3-22
- Chimungu JG, Loades KW, Lynch JP (2015) Root anatomical phenes predict root penetration ability and biomechanical properties in maize (*Zea mays*). *Journal of Experimental Botany* 66:3151-3162
- Crush JR, Nichols SN, Easton HS, Ouyang L, Hume DE (2009) Comparisons between wild populations and bred perennial ryegrasses for root growth and root/shoot partitioning. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 52:161-169
- Crush JR, Nichols SN, Ouyang L (2010) Adventitious root mass distribution in progeny of four perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) groups selected for root shape. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 53:193-200
- Daynes CN, Field DJ, Saleeba JA, Cole MA, McGee PA (2013) Development and stabilisation of soil structure via interactions between organic matter, arbuscular mycorrhizal fungi and plant roots. *Soil Biology & Biochemistry* 57:683-694
- Deru J, Schilder H, Schoot JRvd, Eekeren Nv (2014) Genetic differences in root mass of *Lolium perenne* varieties under field conditions. *Euphytica* 199:223-232
- Eason WR, Webb KJ, Michaelson-Yeates TPT, Abberton MT, Griffith GW, Culshaw CM, Hooker JE, Dhanoa MS (2001) Effect of genotype of *Trifolium repens* on mycorrhizal symbiosis with *Glomus mosseae*. *Journal of Agricultural Science* 137:27-36
- Eekeren Nv, Liere Dv, Vries Fd, Rutgers M, Goede Rd, Brussaard L (2009) A mixture of grass and clover combines the positive effects of both plant species on selected soil biota. *Applied Soil Ecology* 42:254-263
- Erusha KS, Shearman RC, Riordan TP, Wit LA (2002) Kentucky bluegrass cultivar root and top growth responses when grown in hydroponics. *Crop Science* 42:848-852
- Gould IJ, Quinton JN, Weigelt A, Deyn GBd, Bardgett RD (2016) Plant diversity and root traits benefit physical properties key to soil function in grasslands. *Ecology Letters* 19:1140-1149
- Guo JQ, McCulley RL, McNear DH, Jr. (2015) Tall fescue cultivar and fungal endophyte combinations influence plant growth and root exudate composition. *Frontiers in Plant Science* 6
- Hawkins SL, Turner LB, Macleod CJA, Haygarth PM, Clark LJ, Whalley WR, Binley A, Humphreys MW (2007) Selecting genes in *Lolium x Festuca* hybrids for root growth to improve soil hydrology. In: Lubberstedt T, Studer B, Graugaard S (eds) *Proceedings of the XXVIIth EUCARPIA Symposium on improvement of fodder crops and amenity grasses*, Copenhagen, Denmark, 19th to 23rd August 2007. European Association for Research on Plant Breeding (EUCARPIA), Wageningen, pp 178-180
- Himmelbauer ML, Sobotik M, Loiskandl W (2012) No-tillage farming, soil fertility and maize root growth. *Archives of Agronomy and Soil Science* 58:S151-S157
- Isabelle B, Gaylord ME, Yves B, Brigitte C, Sylvie R (2010) Can cell wall network explain crop residue decomposition and soil organic matter dynamic? A new insight into residue quality. In: Gilkes RJ, Prakongkep N (eds) *Proceedings of the 19th World Congress of Soil Science: Soil solutions for a changing world*, Brisbane, Australia. International Union of Soil Sciences (IUSS), c/o Institut für Bodenforschung, Universität für Bodenkultur, Vienna, Austria, pp 28-31
- Jahufer MZZ, Nichols SN, Crush JR, Li O, Dunn A, Ford JL, Care DA, Griffiths AG, Jones CS, Jones CG, Woodfield DR (2008) Genotypic variation for root trait morphology in a white clover mapping

- population grown in sand. *Crop Science* 48:487-494
- Johnson WC, Jackson LE, Ochoa O, van Wijk R, Peleman J, St Clair DA, Michelmore RW (2000) Lettuce, a shallow-rooted crop, and *Lactuca serriola*, its wild progenitor, differ at QTL determining root architecture and deep soil water exploitation. *Theor Appl Genet* 101:1066-1073.
- Kaeppeler SM, Parke JL, Mueller SM, Senior L, Stuber C, Tracy WF (2000) Variation among maize inbred lines and detection of quantitative trait loci for growth at low phosphorus and responsiveness to arbuscular mycorrhizal fungi. *Crop Science* 40:358-364
- Kidd PS, Llugany M, Poschenrieder C, Gunse B, Barcelo J (2001) The role of root exudates in aluminium resistance and silicon-induced amelioration of aluminium toxicity in three varieties of maize (*Zea mays* L.). *Journal of Experimental Botany* 52:1339-1352
- Lynch JP (2015) Root phenes that reduce the metabolic costs of soil exploration: opportunities for 21st century agriculture. (Special Issue: Climate-smart agriculture and forestry.). *Plant, Cell and Environment* 38:1775-1784
- Macleod CJA, Humphreys MW, Whalley WR, Turner L, Binley A, Watts CW, Skøt L, Joynes A, Hawkins S, King IP, O'Donovan S, Haygarth PM (2013) A novel grass hybrid to reduce flood generation in temperate regions. *Sci Rep* 3
- Marshall AH, Collins RP, Humphreys MW, Scullion J (2016) A new emphasis on root traits for perennial grass and legume varieties with environmental and ecological benefits. *Food Energy Secur* 5:26-39
- Mora ML, Rosas A, Ribera A, Rengel Z (2009) Differential tolerance to Mn toxicity in perennial ryegrass genotypes: involvement of antioxidative enzymes and root exudation of carboxylates. *Plant and Soil* 320:79-89
- Murray PJ, Jørgensen M, Gill E (2000) Effect of temperature on growth and morphology of two varieties of white clover (*Trifolium repens* L.) and their impact on soil microbial activity. *Annals of Applied Biology* 137:305-309
- Nourbakhsh F, Abbasi S, Mirlohi A, Sabzalian MR (2014) Endophyte (*Epichloe coenophiala*) symbiosis increased enzyme activities in the rhizosphere of tall fescue under greenhouse condition. *Advances in Environmental Biology* 8:380-383
- Postma JA, Dathe A, Lynch JP (2014) The optimal lateral root branching density for maize depends on nitrogen and phosphorus availability. *Plant Physiology* 166:590-602
- Reid JB, Crush JR (2013) Root turnover in pasture species: perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Crop & Pasture Science* 64:165-177
- Richardson AE, Lynch JP, Ryan PR, Delhaize E, Smith FA, Smith SE, Harvey PR, Ryan MH, Veneklaas EJ, Lambers H, Oberson A, Culvenor RA, Simpson RJ (2011) Plant and microbial strategies to improve the phosphorus efficiency of agriculture. *Plant and Soil* 349:121-156
- Shahzad T, Chenu C, Genet P, Barot S, Perveen N, Mougouin C, Fontaine S (2015) Contribution of exudates, arbuscular mycorrhizal fungi and litter depositions to the rhizosphere priming effect induced by grassland species. *Soil Biology & Biochemistry* 80:146-155
- Siddique KHM, Belford RK, Tennant D (1990) Root : shoot ratios of old and modern, tall and semi-dwarf wheats in a Mediterranean environment. *Plant and Soil* 121:89-98
- Song F, Han X, Zhu X, Herbert SJ (2012) Response to water stress of soil enzymes and root exudates from drought and non-drought tolerant corn hybrids at different growth stages. *Canadian Journal of Soil Science* 92:501-507
- Trachsel S, Kaeppeler SM, Brown KM, Lynch JP (2013) Maize root growth angles become steeper under low N conditions. *Field Crops Research* 140:18-31
- Van de Wiel CCM, Linden CG, Scholten OE (2015) Improving phosphorus use efficiency in agriculture: opportunities for breeding. *Euphytica* 207:1-22
- Volaire F, Thomas H (1995) Effects of drought on water relations, mineral uptake, water-soluble carbohydrate accumulation and survival of two contrasting populations of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). *Annals of Botany* 75:513-524
- Whalley WR, Riseley B, Leeds-Harrison PB, Bird NRA, Leech PK, Adderley WP (2005) Structural differences between bulk and rhizosphere soil. *European Journal of Soil Science* 56:353-360
- Wu QS, Cao MQ, Zou YN, He XH (2014) Direct and indirect effects of glomalin, mycorrhizal hyphae, and roots on aggregate stability in rhizosphere of trifoliolate orange. *Sci Rep* 4:5823
- Zhu JM, Kaeppeler SM, Lynch JP (2005a) Mapping of QTL controlling root hair length in maize (*Zea mays* L.) under phosphorus deficiency. *Plant and Soil* 270:299-310
- Zhu JM, Kaeppeler SM, Lynch JP (2005b) Topsoil foraging and phosphorus acquisition efficiency in

maize (*Zea mays*). *Functional Plant Biology* 32:749-762
Zhu JM, Mickelson SM, Kaepler SM, Lynch JP (2006) Detection of quantitative trait loci for seminal root traits in maize (*Zea mays* L.) seedlings grown under differential phosphorus levels. *Theor Appl Genet* 113:1-10

Correspondentie adres voor dit rapport:

Postbus 386
6700 AJ Wageningen
T 0317 48 28 36
www.wur.nl/plant-research

Wageningen Plant Research Rapport 668

De missie van Wageningen University & Research is 'To explore the potential of nature to improve the quality of life'. Binnen Wageningen University & Research bundelen Wageningen University en gespecialiseerde onderzoeksinstituten van Stichting Wageningen Research hun krachten om bij te dragen aan de oplossing van belangrijke vragen in het domein van gezonde voeding en leefomgeving. Met ongeveer 30 vestigingen, 5.000 medewerkers en 10.000 studenten behoort Wageningen University & Research wereldwijd tot de aansprekende kennisinstellingen binnen haar domein. De integrale benadering van de vraagstukken en de samenwerking tussen verschillende disciplines vormen het hart van de unieke Wageningen aanpak.

