

# De invloed van boomsoortensamenstelling op de stabiliteit van bodemkoolstof in bossen op zand

**Yarissa DRIESEN**

Promotor: Dr. Ir. E. Desie

Co-promotor: Prof. Dr. Ir. K. Vancampenhout

Masterproef ingediend tot het behalen van de  
graad van Master of Science in de  
biowetenschappen: *Land- en tuinbouwkunde:  
optie toegepaste omgevingswetenschappen*

Academiejaar 2022-2023



© Copyright KU Leuven

Zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van zowel de promotor(en) als de auteur(s) is overnemen, kopiëren, gebruiken of realiseren van deze uitgave of gedeelten ervan verboden. Voor aanvragen i.v.m. het overnemen en/of gebruik en/of realisatie van gedeelten uit deze publicatie, kan u zich richten tot KU Leuven Campus Geel, Kleinhoefstraat 4, B-2440 Geel, +32 14 72 13 00 of via e-mail [iiw.geel@kuleuven.be](mailto:iiw.geel@kuleuven.be).

Voorafgaande schriftelijke toestemming van de promotor(en) is eveneens vereist voor het aanwenden van de in deze masterproef beschreven (originele) methoden, producten, schakelingen en programma's voor industrieel of commercieel nut en voor de inzending van deze publicatie ter deelname aan wetenschappelijke prijzen of wedstrijden.

# Voorwoord

Voor het voltooiden van mijn masterproef wil ik op de eerste plaats mijn promotor Ellen Desie bedanken. Bedankt voor alle feedback en aanmoedelingen gedurende het hele proces vanaf het schrijven van mijn literatuurstudie, tot introductie en de uitleg op het veldwerk, mijn eerste stappen in het labo tot in de laatste fase. Ook wil ik Sascha Nijdam bedanken. Bedankt dat ik met mijn vragen ook bij jou terecht kon en voor de geruststellingen tijdens de eindfase van mijn masterproef.

Ook wil ik Ellen Desie, Sascha Nijdam, Kato Van Crieke, Julie Simons en Bodine Leenders bedanken voor een fijne tijd tijdens het veldwerk. Ik heb ook veel tijd doorgebracht in het labo, hiervoor wil ik Kim Vekemans bedanken om me wegwijs te maken in het labo van Geel en met helpen met alle vragen en problemen.

Ten slotte wil ik nog mijn mama Marleen, papa Erik, mijn zus Lize en mijn broers Xander en Lennert bedanken om mij te steunen gedurende mijn hele studie. Nog eens een extra bedankje aan mijn mama, papa en in het bijzonder mijn zus voor de steun tijdens het schrijven en ontstaan van mijn masterproef. Bedankt voor de bemoedigende woorden en mij de moed te geven om door te zetten. En bedankt aan mijn zus voor de vele gesprekken, te luisteren, jouw geruststellingen en jouw positiviteit.

# Samenvatting

Er wordt steeds op zoek gegaan naar strategieën om de klimaatverandering, veroorzaakt door uitstoot van CO<sub>2</sub>, tegen te gaan of te stabiliseren. Een van die strategieën is om CO<sub>2</sub> op te slaan in de bodem. Een deel van de koolstof wordt in de bodem opgeslagen onder de vorm van organische stof. Het strooisel, afkomstig van de vegetatie is een belangrijke bron van organisch materiaal in de bodem. Bossen spelen hierbij een belangrijke rol, ze slaan namelijk 70% van de organische koolstof op in de bodem.

Niet enkel de hoeveelheid koolstof die wordt opgeslagen is belangrijk, maar ook dat de koolstof stabiel wordt opgeslagen zodat deze niet terug kan vrijkomen in de atmosfeer. Er zijn verschillende mechanismen die zorgen voor de stabilisatie van koolstof, biotische en abiotische mechanismen. De biotische mechanismen zijn gerelateerd aan planten, bodemfauna en micro-organismen, de abiotische mechanismen hebben te maken met de interactie tussen bodemdeeltjes. Planten zijn een bron van organisch materiaal in de bodem en dragen bij aan de stabilisatie door slecht afbreekbare verbindingen te produceren en de vorming van stabiele aggregaten te bevorderen. De bodemfauna en micro-organismen dragen ook bij aan de stabilisatie. De bodemfauna mengen strooisel met de bodemdeeltjes via bioturbatie. Wanneer de organische stof in de bodem is opgenomen is het beschikbaar voor micro-organismen. Mesofauna kunnen biogene structuren vormen waarin de koolstof gestabiliseerd wordt door organo-minerale associaties of fysiek beschermd tegen de afbraak door micro-organismen. In regenwormafgietsels of fecal pellets van mesofauna kan koolstof ook beschermd worden tegen microbiële afbraak. Abiotische mechanismen verantwoordelijk voor stabilisatie zijn de fysieke structuur van de bodem, de biochemische verandering van organisch materiaal en de fysisch-chemische bescherming door organo-minerale interacties.

De kwaliteit van het strooisel heeft een invloed op de afbraak ervan. Strooisel afkomstig van armstrooiselsoorten hebben een hoge C:N verhouding en breekt daarom minder goed af. Het kan zorgen voor een verhoging van koolstofopslag in de strooisellaag. Rijkstrooiselsoorten hebben strooisel met een betere kwaliteit en wordt makkelijker afgebroken door het bodemleven. Er is meer verplaatsing van organisch materiaal naar de minerale bodem, waar koolstof stabiel wordt opgeslagen.

In dit onderzoek werd de invloed van arm- en rijkstrooiselsoorten op koolstof in zandbodems geëvalueerd. Er werd gekeken naar de invloed van het bostype op de totale hoeveelheid koolstof en op de stabiliteit van de koolstof. Om de stabiliteit te evalueren werd een C-fractionatie uitgevoerd waarbij de bodem gescheiden wordt op basis van deeltjesgrootte in verschillende fracties, namelijk deeltjes organisch materiaal, silt en klei, zand en aggregaten. Verder werd er nagegaan of er een verschil was in diepte, zowel voor de totale hoeveelheid koolstof als voor de stabiliteit. Ten slotte is nog het effect van de pH, de respiratie, de biomassa regenwormen en de aanwezigheid van mesofauna op de stabiliteit onderzocht.

In deze studie hebben de bostypes geen significant effect op de totale koolstofopslag en stabiliteit. Ook de biomassa regenwormen en de mesofauna hadden in dit onderzoek geen effect op de stabiliteit van de koolstof. Bij de dieptes was er een verschil in de koolstofopslag. Bij armstrooiselsoorten waren de totale koolstofopslag en de hoeveelheid koolstof op organische deeltjes hoger in de topsoil.

# Abstract

There is a constant search for strategies to combat or stabilize climate change, caused by CO<sub>2</sub> emissions. One of these strategies is to sequester CO<sub>2</sub> in the soil. A portion of carbon is stored in the soil in the form of organic matter. Litter is an important input of organic matter in the soil. Forests play an important role in this, they store 70% of the organic carbon in the soil.

It is important to not only store the carbon but also store the carbon in a stable way. There are several mechanisms for the stabilization of organic carbon, including biotic and abiotic mechanisms. The biotic mechanisms are related to the effects of plants, soil fauna and microorganisms. The abiotic mechanisms are related to interactions between soil particles. Plants are a input of organic matter in the soil. They contribute to carbon stabilization by producing poorly degradable compounds and by promoting stable aggregate formation. The soil fauna, earthworms, termites and ants, and microorganisms, fungi and bacteria, contribute also to carbon stabilization. Soil fauna mix litter by bioturbation and the organic matter incorporate into the soil. There it is available for microorganisms. Mesofauna form biogenic structures. In these structures carbon can be stabilized through organomineral associations or the organic matter is physically protected from decomposition by microorganisms. In earthworm casts or fecal pellets produced by mesofauna, carbon may also be protected from microbial degradation. The abiotic mechanisms who contribute to stabilization are the soil structure, biochemical alteration of organic matter and physico-chemical protection by organo-mineral interactions.

The quality of plant litter affect its degradation. Low quality litter has a high C:N ratio, making it less susceptible to degradation and may cause an increase in carbon storage in the forest floor. High quality litter has a low C:N ratio and is easily broken down by soil life. This results in more organic material moving into the mineral soil where carbon is more stably stored.

In this study, the influence of litter with high and low quality on the total carbon storage and the stability of carbon in sandy soils was assessed. The influence of forest type on the total amount and stability of carbon was evaluated. For the evaluation of the stability, first a C-fractionation was done. It is a separation of soil organic matter into fractions based on the particle size. Different fractions are particle organic matter, silt and clay, sand and stable aggregates. Furthermore, it was determined whether there was a difference in depth for the total amount of carbon and for the stability of carbon. Finally, the effect of pH, respiration, biomass of earthworms and the presence of mesofauna was investigated.

In this study, the forest types did not have a significant effect on the total carbon storage and the stability. The biomass of earthworms and mesofauna also did not have an effect on the stability of carbon. However, there was a difference in depth, with the total carbon storage and the amount of carbon in the particle organic matter being higher in the topsoil in low-quality plant litter species.

**Keywords:** Soil organic carbon; Soil fractions; Stability mechanisms; Tree species; Soil fauna

# INHOUD

<b>Voorwoord</b> .....	<b>i</b>
<b>Samenvatting</b> .....	<b>ii</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>iii</b>
<b>Lijst met figuren</b> .....	<b>vi</b>
<b>Lijst met tabellen</b> .....	<b>vii</b>
<b>Lijst met afkortingen</b> .....	<b>ix</b>
<b>1 Inleiding</b> .....	<b>11</b>
<b>2 Literatuurstudie</b> .....	<b>12</b>
2.1 <i>Koolstof</i> .....	12
2.1.1 <i>Koolstofcyclus</i> .....	12
2.1.2 <i>Koolstofopslag</i> .....	13
2.1.3 <i>Koolstofvoorraden in de bodem</i> .....	13
2.2 <i>Stabilisatiemechanismen</i> .....	14
2.2.1 <i>Biotische mechanismen</i> .....	14
2.2.2 <i>Abiotische mechanismen</i> .....	17
2.3 <i>Bodemleven</i> .....	18
2.3.1 <i>Bodembiota</i> .....	18
2.3.2 <i>Rol in stabiliteit van koolstof</i> .....	21
2.4 <i>Bosbeheer</i> .....	25
2.4.1 <i>Boomsoortenkeuze</i> .....	25
2.5 <i>Doelstellingen, hypothese en onderzoeksvragen</i> .....	27
<b>3 Materiaal en methode</b> .....	<b>27</b>
3.1 <i>Studiegebied</i> .....	27
3.2 <i>Studieontwerp</i> .....	28
3.3 <i>Veldwerk</i> .....	30
3.4 <i>Labo-analyse</i> .....	30
3.5 <i>Statistische analyse</i> .....	32
3.5.1 <i>Analyses</i> .....	32
3.5.2 <i>Testen</i> .....	32
<b>4 Resultaten</b> .....	<b>33</b>
4.1 <i>Totale koolstof</i> .....	33

4.1.1	Koolstof (%).....	33
4.1.2	pH34	
4.2	<i>Koolstof fractionatie</i> .....	36
4.2.1	Koolstof (%).....	36
4.2.2	pH40	
4.2.3	Respiratie .....	41
4.2.4	Regenwormen.....	42
4.2.5	Mesofauna .....	43
4.3	<i>Stabiliteit</i> .....	44
4.3.1	pH46	
<b>5</b>	<b>Discussie</b> .....	<b>48</b>
5.1	<i>Boomsoorteffect op de koolstofopslag en stabiliteit</i> .....	48
5.1.1	Totale koolstof.....	48
5.1.2	Koolstof fractionatie .....	48
5.1.3	Stabiliteit.....	49
5.2	<i>Effect van de pH op de koolstofopslag en stabiliteit</i> .....	49
5.3	<i>Effect van het bodemleven op de koolstofopslag</i> .....	50
5.3.1	Respiratie .....	50
5.3.2	Regenwormen en mesofauna .....	51
<b>6</b>	<b>Conclusie</b> .....	<b>52</b>
	<b>Referenties</b> .....	<b>54</b>
	<b>Appendix</b> .....	<b>70</b>
	Informatie plots .....	70
	Protocol koolstoffractionatie .....	5
	Resultaten C:N meting .....	9



# Lijst met figuren

Figuur 1: Koolstofcyclus in een bosecosysteem (Trumbore, 2006) .....	12
Figuur 2: Overzicht van de koolstofvoorraden in de bodem op basis van de afbraaksnelheid (Dignac et al., 2017).....	14
Figuur 3: Overzicht mega-, macro-, meso-, microfauna en micro-organismen (Chevallier et al., z.d.).....	19
Figuur 4: Kaart met aanduiding van de sites gelegen in België en Nederland (QGIS) .....	28
Figuur 5: Algemene proefopzet.....	29
Figuur 6: De Totale koolstof (%) per site, per bostype (Arm, Rijk, Referentie).....	33
Figuur 7: Totale hoeveelheid koolstof (%) in de topsoil en de subsoil per bostype (Arm, Referentie, Rijk).....	33
Figuur 8: Totale koolstof ifv pH, onafhankelijk van het bostype .....	34
Figuur 9: Totale koolstof ifv pH per bostype, per diepte.....	35
Figuur 10: Massa van de fracties, per bostype, per diepte .....	36
Figuur 11: Massafractie van koolstof fractionatie voor de topsoil en de subsoil, per bostype. Massafractie = massa van een fractie ten opzichte van de totale massa van het staal.....	36
Figuur 12: Koolstofpercentages gemeten op de fracties (op 5mg POM, 10mg s+c, 50mg S+A)) .....	37
Figuur 13: Relatieve koolstof tov totale koolstof uit C-fractionatie (%) per fractie per bostype, per diepte.....	37
Figuur 14: Relatieve hoeveelheid koolstof per fractie per bostype voor de Topsoil .....	38
Figuur 15: Relatieve hoeveelheid koolstof tov totale koolstof per fractie per bostype voor de Subsoil.....	38
Figuur 16: Relatieve koolstof tov totale koolstof (%) ifv pH, per fractie, per bostype .....	40
Figuur 17: Cumulatieve respiratie ifv de relatieve koolstof tov totale koolstof (%) per fractie, per diepte, per bostype.....	41
Figuur 18: Relatieve koolstof tov totale koolstof (%) (per fractie) ifv Biomassa regenwormen (g), per bostype, per diepte .....	42
Figuur 19: Relatieve koolstof tov totale koolstof per fractie ifv mesofauna (aantal individuen), per bostype in de topsoil .....	43
Figuur 20: Koolstofopslag in een labiele en stabiele poel, per bostype, per diepte .....	44
Figuur 21: Stabiliteit (=Stabiel/Labiel) koolstof per bostype, per diepte.....	45
Figuur 22: Hoeveelheid koolstof per poel ifv de pH, per bostype, in de topsoil.....	46
Figuur 23: Hoeveelheid koolstof per poel ifv de pH, per bostype, in de subsoil.....	46
Figuur 24: Stabiel/labiel verhouding ifv de pH, per bostype, in de topsoil en de subsoil.....	47

# Lijst met tabellen

Tabel 1: Boomsoortensamenstelling per site, per plot .....	29
Tabel 2: p-waardes ANOVA-test. Heeft de pH een significant effect op de totale koolstof? Het effect is significant wanneer de p-waarde < 0,05. ....	35
Tabel 3: p-waardes ANOVA-test. Het verschil in relatieve hoeveelheid koolstof (%) van een fractie tussen verschillende bostypes. Het verschil is significant wanneer de p-waarde < 0,05. ....	39
Tabel 4: p-waardes ANOVA-test. Verschil in relatieve hoeveelheid koolstof(%) van een fractie tussen de topsoil en subsoil, per bostype. Het verschil is significant wanneer de p-waarde < 0,05.....	39
Tabel 5: p-waardes TukeyHSD-test. Verschil in relatieve hoeveelheid koolstof(%) tussen de fracties, per bostype, per diepte. Er is een significant verschil wanneer de p-waarde < 0,05. ....	39
Tabel 6: p-waardes ANOVA-test. Heeft de pH een significant effect op de relatieve koolstof (%)? Het effect is significant wanneer de p-waarde < 0,05.....	40
Tabel 7: p-waardes ANOVA-test. Heeft de biomassa regenwormen een effect op de relatieve koolstof per fractie? Het effect is significant wanneer de p-waarde < 0,05. ....	43
Tabel 8: p-waardes ANOVA-test. Heeft het aantal mesofauna een effect op de relatieve koolstof per fractie? Het effect is significant wanneer de p-waarde <0,05. ....	44
Tabel 9: p-waardes ANOVA-test. Verschil in koolstofhoeveelheid tussen de labiele poel en de stabiele poel. Het verschil is significant wanneer de p-waarde < 0,05. ....	45
Tabel 10: p-waardes ANOVA-test. Hoeveelheid koolstof ifv de pH. Het effect is significant wanneer de p-waarde < 0,05. ....	46
Tabel 11: Resultaten C:N meting (%): percentage koolstof (gemeten op 5mg(POM), 10mg(s+c), 50mg(S+A)).....	9
Tabel 12: Massa van de fracties na C-fractionatie + Recovery .....	11
Tabel 13: Massafractie van de fracties: Massa v/d fractie / totale massa (=som v/d fracties)12	
Tabel 14: Aandeel koolstof per fractie en de relatieve hoeveelheid koolstof tov totale hoeveelheid koolstof bekomen uit fractionatie.....	12



# Lijst met afkortingen

C - koolstof

CO<sub>2</sub> - koolstofdioxide

POM – Particulate organic matter

S+A – Zand en stabiele aggregaten

s+c – silt en klei



# 1 INLEIDING

---

De klimaatverandering wordt voornamelijk veroorzaakt door de uitstoot van broeikasgassen. Door de uitstoot van die gassen wordt veel warmte vastgehouden in de atmosfeer wat leidt tot opwarming van de aarde. Broeikasgassen zijn afkomstig van natuurlijke systemen zoals bosbranden, oceanen, vulkanen (Yue & Gao, 2018) en ook van menselijke activiteiten zoals industrie, activiteiten in verband met bosbouw, energieproductie en landgebruik (Edenhofer et al., 2014). Het zijn voornamelijk de emissies van menselijke activiteiten, die koolstof onder de vorm van CO<sub>2</sub> bevatten, die de aarde onder druk zetten (Yue & Gao, 2018).

Er zijn verschillende strategieën om de klimaatverandering tegen te gaan of te stabiliseren. Een van deze strategieën is dat CO<sub>2</sub> uit de atmosfeer wordt gehaald en opgeslagen wordt in de bodem (Ricke et al., 2017). Bodems spelen een cruciale rol in de koolstofcyclus welke cruciaal is voor de ondersteuning van ecosysteemdiensten. Bodems bevatten drie keer meer koolstof dan de atmosfeer (Schmidt et al., 2011). Een deel van de koolstof wordt in de bodem opgeslagen onder de vorm van organische stof. De strooisellaag is een belangrijke bron van organisch materiaal in de bodem. Bodems zouden kunnen dienen als een koolstofput of een koolstofbron afhankelijk van de bodemeigenschappen, het klimaat en het landgebruik (Eglin et al., 2010). De mineralisatie van de organische stof zorgt voor aanvoer van CO<sub>2</sub> in de atmosfeer, wat nog meer bijdraagt aan de broeikasgasuitstoot (Stockmann et al., 2013). Om de koolstofopslag te maximaliseren moeten landactiviteiten aangepast zijn om ervoor zorgen dat de koolstofinput in de bodem verhoogt en de output stabiel blijft of afneemt. (Dignac et al., 2017). Bossen spelen een belangrijke rol bij het opslaan van koolstof in de bodem. Bosecosystemen slaan meer dan 70% van de organische koolstof op in de bodem (Jandl et al., 2007).

Het is niet enkel de hoeveelheid koolstof die opgeslagen wordt die belangrijk is, maar ook dat de koolstof stabiel wordt opgeslagen. Er zijn verschillende mechanismen, zowel biotische als abiotische, die zorgen voor de stabilisatie van koolstof in de bodem (Dignac et al., 2017). De stabiliteit van koolstof in de bodem is afhankelijk van de opsluiting van koolstof in aggregaten, de vorming van organo-minerale associaties, de kwaliteit en kwantiteit van het strooisel en de plaats in het bodemprofiel (Schrumpf et al., 2013).

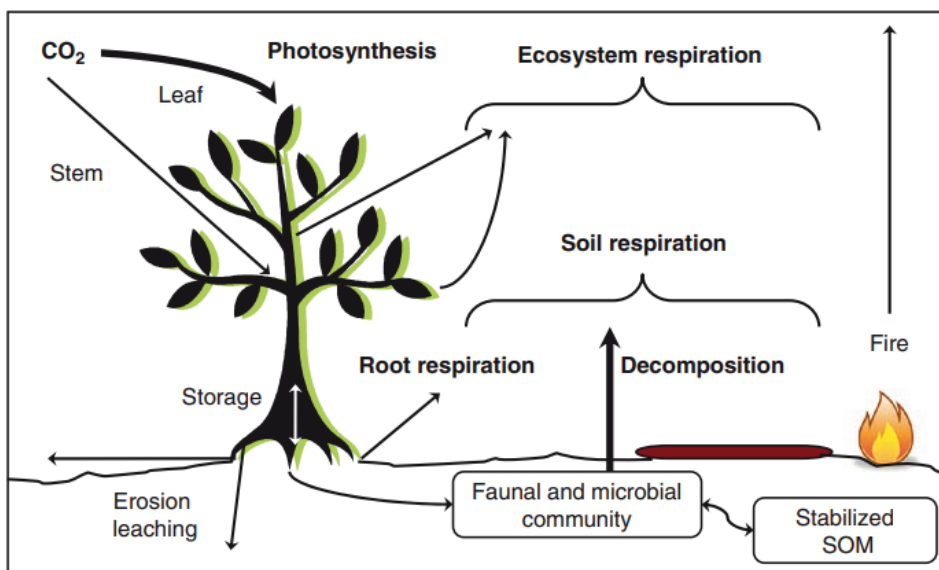
Het bodemleven speelt een rol in de koolstofcyclus. Die cyclus begint bij de opname van CO<sub>2</sub> door planten, die de koolstof vastleggen hun biomassa (Lorenz & Lal, 2010). De strooisellaag is een belangrijke bron van organische stof in de bodem. Van de netto primaire productie wordt meer dan 50% teruggevoerd naar de bodem via afbraak van plantenstrooisel (Garcia-Palacios & Maestre, 2013; Wardle et al., 2004). Het organisch materiaal wordt door het bodemleven omgezet naar nutriënten voor planten of naar bodemorganische koolstof (*ILVO Vlaanderen*). De afbraak van het strooisel is dus een belangrijke stap in de koolstofcyclus (Schmidt et al., 2011). De strooiselafbraak en de stabilisatie van organische stof kunnen dus beheerd worden door micro-organismen, waaronder schimmels en bacteriën en ecosysteemingenieurs waaronder regenwormen, termieten en mieren (Lavelle, 1997). De producten van de strooiselafbraak zijn minder beschikbaar voor toekomstige afbraak en helpen het organisch materiaal te stabiliseren (von Lützow et al., 2008a).

## 2 LITERATUURSTUDIE

### 2.1 Koolstof

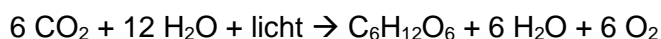
#### 2.1.1 Koolstofcyclus

Koolstofopslag of koolstofsequestratie is de opname van atmosferische CO<sub>2</sub> die vervolgens opgeslagen wordt in een poel, bijvoorbeeld een bos (Lal, 2008a). De opgeslagen koolstof in bossen is voornamelijk aanwezig als organische verbindingen in vegetatie, dood organisch materiaal en de bodem. Om koolstof dus vast te leggen in bossen, moet de koolstof eerst omgezet worden naar organisch materiaal. Anorganische koolstof is minder dynamisch in de bodem en minder effectief voor de opslag van atmosferische CO<sub>2</sub>. Vegetatie en (dood) organisch materiaal zijn belangrijke bronnen van bodem organische koolstof (Lorenz & Lal, 2010).



**Figuur 1: Koolstofcyclus in een bosesysteem (Trumbore, 2006)**

Eerst gebeurt vastlegging van koolstof in bovengrondse elementen via de fotosynthese.



Bij de fotosynthese wordt er atmosferische CO<sub>2</sub> opgenomen en omgezet naar O<sub>2</sub>. Koolstof wordt vastgelegd in de biomassa van de boom zoals de bladeren, takken, voortplantingsorganen en wortels. Dit is de primaire productie. Bij die primaire productie produceren de bomen strooisel. Het strooisel bestaat voornamelijk uit afgevallen bladeren en schors. De strooisellaag is een laag met organisch materiaal die als input dient voor de ondergrondse vastlegging van koolstof (Lorenz & Lal, 2010). Het strooisel kan in de bodem terecht komen door bodemfauna via bioturbatie (Rumpel & Kögel-Knabner, 2011). Hier kan het strooisel via decompositie afgebroken worden tot CO<sub>2</sub> of het kan gestabiliseerd worden (Lal, 2008b). De hoeveelheid opgeslagen koolstof is afhankelijk van de kwaliteit en kwantiteit van het strooisel en de afbraaksnelheid van het strooisel (von Lützow et al., 2008b).

### **2.1.2 Koolstofopslag**

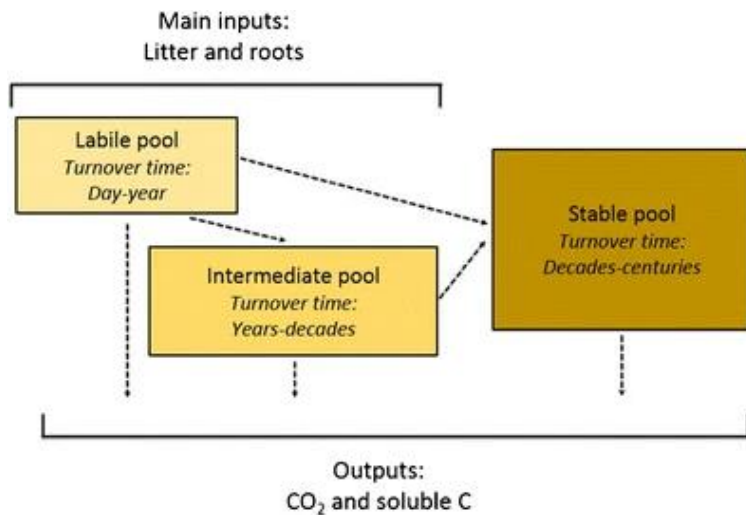
De opslag van organische koolstof in de bodem gebeurt wanneer er een positieve onbalans is tussen de input naar en de output van organisch stof in de bodem. De koolstofopbouw wordt aangedreven door een toename van koolstoftoevoer en een afname van koolstofverliezen. Processen die bijdragen aan koolstofverliezen zijn ontbinding, uitloging, afspoeling en erosie. De laatste drie processen hebben wel het potentieel om ergens anders weer koolstof toe te voegen. De opslag van organische stof in de bodem is dynamisch, dit wil zeggen dat de koolstof afkomstig van de atmosfeer uiteindelijk ook weer in de atmosfeer zal terecht komen. De tijd dat koolstof in de bodem aanwezig is, is dus een belangrijke factor van het vermogen van een bodem om koolstof vast te leggen (Luo et al., 2003). Door een toename van de verblijftijd zal organisch materiaal zelfs zonder toename van input opgeslagen worden. Wanneer de verblijftijd constant blijft, kunnen verhoogde inputs enkel opgenomen worden zolang de mechanismen die de verblijftijd regelen onverzadigd blijven (Six et al., 2002a).

De koolstof in de bodems wordt niet enkel in het bodemoppervlak vastgehouden maar ook dieper in het bodemprofiel (Harper & Tibbett, 2013). Door geschikt bodembeheer toe te passen kan de opslag van koolstof in bodemprofielen verhoogd worden (Rumpel, 2014). De concentratie aan organische stof in het bodemoppervlak is over het algemeen hoger dan dieper in het bodemprofiel, de ondergrond is verre van verzadigd met organisch materiaal (Kell, 2012). Het organisch materiaal in de bodem is dynamisch, dit omdat het zeer reactief is. Het is een energiebron voor micro-organismen en andere biota die aanwezig zijn in de bodem. Het wordt verwijderd door erosieprocessen omdat het een lage dichtheid heeft en zich bij het bodemoppervlak bevindt. De organische koolstof pool bevindt zich in dynamisch evenwicht met zijn omgeving. De snelheid en omvang van de verandering hangen af van de balans tussen de winst van koolstofinput en het verlies van koolstofoutput. De organische koolstof pool bereikt een nieuw evenwicht bij verandering in landgebruik en beheer als het door erosie veroorzaakte verlies effectief beheerst wordt en de uitspoelingverliezen verwaarloosbaar zijn. Het doel is om een positief organische koolstof budget te behouden, hiervoor moet de input verhoogd worden en de output verlaagd worden (Lal et al., 2015).

### **2.1.3 Koolstofvoorraden in de bodem**

Koolstofvoorraden in de bodem kunnen gedefinieerd worden op basis van hun afbraaksnelheid (von Lützow et al., 2008b). Zo zijn er labiele, stabiele en tussenvoorraden. In de labiele voorraden gebeurt de omzetting van het organisch materiaal binnen een dag tot een jaar. In de tussenvoorraden vindt deze omzet plaats binnen enkele jaren tot decennia en bij stabiele voorraden van decennia tot eeuwen. Het organisch materiaal in de labiele en tussenvoorraad zijn vooral afkomstig van plant-, dierlijke-, bacterie- en schimmelresten. De tussenvoorraad wordt ook aangevuld met de afbraakproducten van de labiele voorraad. Het labiele reservoir is vrij actief en hier gebeurt een snelle omzet waardoor deze sterk beïnvloed wordt door bodembeheer. Het stabiele reservoir bevat het grootste deel van de organische koolstof in de bodem. Het materiaal in deze voorraad is afkomstig van plant-, dierlijke-, bacterie- of schimmelresten en van microbiële stofwisselingsproducten. De organische stof in dit reservoir is terug te vinden in aggregaten of is geabsorbeerd op minerale oppervlakken (Torn et al., 2009).





**Figuur 2: Overzicht van de koolstofvoorraden in de bodem op basis van de afbraaksnelheid (Dignac et al., 2017)**

De koolstofvoorraad in de bodem is afhankelijk van het landgebruik. Een verandering in het gebruik van land heeft een effect op de koolstofvoorraad (Martin et al., 2011). Ook landbouwactiviteiten, die de input en output van koolstof in de bodem mee bepalen, hebben een invloed op de koolstofvoorraden. Er zijn verschillende beheerpraktijken die uitgevoerd kunnen worden: keuze van plantensoorten, vegetatiedichtheid, toevoeging van organisch materiaal, irrigatie, bemesting, grondbewerking, begrazing, maaien enzovoort. Deze handelingen regelen de verdeling van de input van het organisch materiaal en de gevoeligheid van het organisch materiaal voor mineralisatie. De input en de gevoeligheid hebben beide een invloed op de voorraden van organische stof in de bodem (Jastrow et al., 2007).

## 2.2 Stabilisatiemechanismen

Er zijn twee hoofdmechanismen die de stabilisatie van organische koolstof in de bodem beïnvloeden namelijk biotische en abiotische mechanismen. De biotische mechanismen bevatten de levende biomassa en de bodemdiversiteit zoals planten, bodemfauna en micro-organismen. De abiotische mechanismen hebben te maken met de bodemstructuur en de interactie tussen bodemdeeltjes. De mechanismen worden apart besproken maar ze komen gelijktijdig voor in de bodem. De mechanismen kunnen in de bomen hun effecten combineren of neutraliseren (Dignac et al., 2017). Het belang en de geschiktheid van deze mechanismen zijn afhankelijk van het bodemtype, de vegetatie, het beheer en de omgevingsomstandigheden (Jastrow et al., 2007).

### 2.2.1 Biotische mechanismen

Er zijn verschillende biotische mechanismen die bijdragen aan of een invloed hebben op de stabilisatie van organisch materiaal waaronder planten en het bodemleven.

#### 2.2.1.1 Planten, rhizosfeer en opslag organische koolstof

Planten zijn autotrofe organismen en zijn via hun strooiselproductie (scheuten en wortels), wortellexudaten (die vrijkomen via passieve en actieve mechanismen) en via symbiotische

(stikstofbindende of mycorrhiza-) associaties een belangrijke bron van organische koolstof in de bodem. Planten dragen ook bij aan de stabilisatiemechanismen van organisch materiaal in de bodem. Dit doen ze door slecht afbreekbare verbindingen te produceren en stabiele aggregaat vorming te bevorderen. De invloed van het wortelsysteem van planten op de organische stof in de bodem varieert met de plantensoort en de functionele eigenschappen van de wortels. Het heeft onder andere te maken met morfologie, fysiologie, chemische samenstelling en symbiotische associaties (Dignac et al., 2017).

### **Aanvoer van koolstof via planten**

De aanvoer van koolstof in de bodem gebeurt via boven- en ondergronds strooisel zoals bladeren, takken, stengel, wortels,... In graslandbodems draagt het wortelstrooisel ongeveer een derde bij aan de totale strooiselinput, in bosbodems is dit ongeveer de helft (Freschet et al., 2013). De ondergrondse input aan koolstofopslag gebeurt door persistentie van plantenresten of door de stimulering van de microbiële activiteit in de bodem (Beniston et al., 2014; DuPont et al., 2014; Morriën et al., 2017). De aanvoer kan ook gebeuren via rhizodepositie waarbij organische componenten vanuit de plantenwortels in de bodem terecht komen. Nog een andere input is afkomstig uit verbindingen die overgedragen worden op mycorrhiza-schimmels, dus de koolstof-overdracht naar myceliumhyfen. Het type en intensiteit van deze associaties zijn afhankelijk van de fylogenetische identiteit van de plant en van de bodemfactoren waarvan vooral de beschikbaarheid van voedingsstoffen (Soudzilovskaia et al., 2015). Kritische eigenschappen van soorten die de hoeveelheid en locatie van de koolstof in het bodemprofiel bepalen zijn de architectuur en het wortelprofiel. Een hoge plantendiversiteit verhoogt ook de koolstofinput van de rhizosfeer (Lange et al., 2015).

### **Bijdrage aan vorming stabiele aggregaten**

Planten kunnen bijdragen aan de vorming van stabiele aggregaten om het organisch materiaal te beschermen tegen afbraak door middel van fijne wortels (< 2 mm) en mycorrhiza-associaties. De stabiliteit van aggregaten verbeterd bij hoge dichtheden van fijne wortel- en myceliumhyfen (Erktan et al., 2016; Wu et al., 2015) en dit via verschillende mechanismen. Ten eerste door een verhoogde productie van wortellexudaten, zoals polysachariden, die werkt als een soort lijm tussen de bodemdeeltjes. Ten tweede, door de verstrengeling van wortels en hyfen worden bodemdeeltjes makkelijker gevangen. Ten derde, door een verhoogde frequentie van de bevochtiging-droging cyclus die betrekking heeft tot de wateropname door wortels. Ten vierde, door invoer van plantenresten die specifieke bestanddelen bevatten die kunnen bijdragen aan de stabiliteit van de macroaggregaten (> 50 µm). Ten slotte de stimulering van de productie van microbiële metabolieten die bijdragen aan de stabiliteit van microaggregaten (< 50 µm) (Martens, 2000; Martins & Angers, 2015; von Lützow et al., 2008b). Al deze mechanismen zijn verschillend per plantensoort en ze zijn afhankelijk van mycorrhiza-schimmels (Rillig et al., 2015). De vorming van bodemaggregaten wordt meer beïnvloed door hyfen met een diffuse morfologie dan hyfen met rhizomorfe morfologie. Bij hyfen met een diffuse morfologie worden de interacties tussen de hyfen en de bodem bevorderd (Fernandez & Kennedy, 2015). Nog een positief effect op de vorming van bodemaggregaten is de uitscheiding van polysachariden door N<sub>2</sub>-fixerende bacteriën (Martins & Angers, 2015).

### **Fysieke structuur van de bodem**

De vegetatie draagt ook bij aan de opslag of afgifte van koolstof in de bodem en dit door de fysieke structuur van de bodem te beïnvloeden. De dichtheid en bestendigheid van de bovengrondse plantenbedekking zorgen voor bescherming van de bodem tegen structurele

afbraak onder invloed van regen (Le Bissonnais et al., 2005). Soorten met een hoge wortellengtedichtheid en een hoge wortelvertakkingsdichtheid beperken oppervlakte-erosie en waterafvoer door bodemdeeltjes beter op te vangen. Een hoge wortellengtedichtheid en een snelle wortelomzetting verhogen de porositeit van de bodem en beperken de waterafvoer (Gyssels et al., 2005). Maar het verhoogt ook het bodemvocht en kan de omstandigheden voor ontleding van organisch materiaal in diepere bodemhorizonten verbeteren. Soorten met diepe wortelstelsels, een hoge wortellengtedichtheid en een hoge wortelvertakkingsdichtheid kunnen de samenhang tussen de verschillende bodemlagen verbeteren (Stokes et al., 2009).

### **Chemische samenstelling strooisel**

De chemische samenstelling van de strooiselininput en wortellexudaten varieert tussen plantensoorten en heeft een invloed op de ontleding van het organisch materiaal (Birouste et al., 2012; Jones et al., 2009; Machinet et al., 2011). Een hoog ligninegehalte geeft aanleiding tot deeltjesvorming van organisch materiaal in de bodem (Cotrufo et al., 2015). Het mangaangehalte van het strooisel zorgt voor de vorming van mangaan-peroxidase die leiden tot de afbraak van lignine (Berg, 2014; Keiluweit, Nico, et al., 2015). Hoge stikstofgehalten verhogen de afbraaksnelheid en resulteren in accumulatie van microbiële residuen in de bodem. De hoge stikstofgehalten remmen tegelijkertijd de afbraak van lignine, dit waarschijnlijk door een recombinitie van stikstof met de afgebroken ligninemoleculen (Berg et al., 2010; Dignac et al., 2002; Martins & Angers, 2015).

### **Mycorrhiza-associaties**

Het type en de intensiteit van mycorrhiza-associaties hebben een invloed op het organisch materiaal in de bodem (Clemmensen et al., 2013, 2015). Wortels die gekoloniseerd zijn door ectomycorrhiza ontleden langzamer dan niet-mycorrhiza-wortels (Adam Langley et al., 2006). Mycorrhiza-hyfen verschillen bovendien in morfologische (diffuse vs. rhizomorfe) en biochemische (hyaline vs. gemelaniseerde) kenmerken (Fernandez & Kennedy, 2015). De gemelaniseerde verbindingen kunnen betrokken zijn bij de persistentie van het organisch materiaal in de bodem door schimmels (Fernandez et al., 2016).

### **Priming-effect**

De afbraak van organisch materiaal kan gestimuleerd worden door input van organisch materiaal zoals wortellexudaten, percolaat en het labiele deel van strooisel, dat gemakkelijk gebruikt kan worden door microbiële bodemafbrekers. Dit is het priming-effect en wordt verklaard door drie mechanismen (Blagodatskaya & Kuzyakov, 2008; Fontaine et al., 2004, 2007). Een eerste mechanisme is de verhoogde activiteit en ontwikkeling van microbiële gemeenschappen, die zijn gespecialiseerd in het verwerven van labiele hulpbronnen. Dit resulteert in een verhoogde enzymatische activiteit in de bodem en heeft mogelijk negatieve effecten op de opslag van organisch materiaal. Ten tweede is er de stimulering van microbiële gemeenschappen die aangepast zijn aan de afbraak van minder afbreekbare substraten, dit is afhankelijk van de beschikbaarheid van nutriënten in de bodem (Derrien et al., 2014; Fontaine et al., 2011). Ten derde is er de werking van wortellexudaten. Deze verstoren de organo-mineraalassociaties in de bodem en geven micro-organismen toegang tot eerder gestabiliseerde organische verbindingen (Keiluweit, Bougoure, et al., 2015).

#### **2.2.1.2 Impact levende organismen op vastlegging van koolstof**

De stabiliteit van het organisch materiaal wordt beheerst door micro-organismen, waaronder schimmels en bacteriën en ecosysteemingenieurs waaronder regenwormen, termieten en

mieren (Lavelle, 1997). De ecosysteemingenieurs dragen bij door strooisel te fragmenteren en op te nemen in de bodem, de bodem te mengen door bioturbatie en ze beïnvloeden het transport van het opgeloste organische materiaal (Bohlen et al., 2004). Wanneer de organische stof door bioturbatie is opgenomen in het bodemprofiel is het beschikbaar voor micro-organismen (Scheu & Parkinson, 1994) of het wordt gemengd met bodemdeeltjes ter bescherming tegen mineralisatie (Bossuyt et al., 2006; Lützow et al., 2006).

Micro- en mesofauna dragen bij tot de afbraak van strooisel en plantenresten doordat hun activiteit de microbiële gemeenschappen in de bodem reguleert. De microbiële activiteit kan verminderen door het grazen van bacteriën-voedende protozoa of nematoden, maar het stimuleert ook de activiteit van microbiële gemeenschappen wat de mineralisatiesnelheid van het organisch materiaal verhoogd. Dit is het microbiële lusprincipe (Bonkowski, 2004)

De impact van levende organismen op de vastlegging van koolstof wordt verder toegelicht in hoofdstuk 2.3 Bodemleven.

## **2.2.2 Abiotische mechanismen**

Er zijn verschillende abiotische mechanismen en factoren verantwoordelijk voor de stabilisatie van organisch materiaal waaronder de fysieke structuur van de bodem, de (bio)chemische verandering en de fysisch-chemische bescherming (Dignac et al., 2017; Jastrow et al., 2007).

### **2.2.2.1 Fysieke structuur van de bodem**

De bodem is een heterogene omgeving die een invloed heeft op de organische koolstofdynamiek in de bodem. De heterogeniteit van de bodem wordt op landschapsschaal gedreven door de bodemtextuur, de mineralogie, topologie en beheerpraktijken en op perceelschaal door landbouwpraktijken en plantensoorten (Chevallier et al., 2000; Ettema, 2002). Op processchaal hangt de heterogeniteit af van de fysieke structuur van de bodem, deze komt overeen met de ruimtelijke schikking van vaste deeltjes (minerale deeltjes en organisch materiaal) en de poriën waarin vloeistoffen, reductanten en oplosbare verbindingen circuleren (Chenu & Stotzky, 2001; Monard et al., 2012). De klimaatverandering beïnvloedt de omstandigheden op microbiële habitatschaal, de bodemstructuur wordt beïnvloed door het landgebruik (Dignac et al., 2017).

De mineralisatiesnelheid van het organisch materiaal in de bodem verlaagd door aggregatie (Rovira & Greacen, 1957). Er is onderzoek gedaan naar de rol van bodemaggregaten bij de bescherming van organisch materiaal waarbij er werd aangetoond dat de verblijftijd van koolstof in aggregaten groter is wanneer er plantenresten opgenomen zijn in de aggregaten en dat de verblijftijd in microaggregaten (< 50 µm) langer is dan in macroaggregaten (> 50 µm) (Besnard et al., 1996; Chevallier et al., 2004; Golchin et al., 1994; Six et al., 1998). Het structurele verschil tussen de aggregaten is niet de enige factor die verblijftijd bepaalt, ook de aard en de kwaliteit van het organisch materiaal kan verschillen en de aggregaten kunnen verschillende eigenschappen hebben (Hemkemeyer et al., 2015). De aggregaten worden voornamelijk gebruikt als fracties om de mate van de fysieke koolstofbescherming aan te geven (Zimmermann et al., 2007). Voor het mineraliseren van organisch materiaal is er contact nodig tussen de substraten en ontbindende micro-organismen, of hun enzymen, op micrometerschaal van de microbiële habitat (Chenu & Stotzky, 2001). De lokale omstandigheden zoals onder andere zuurstof, pH en watergehalte moeten gunstig zijn voor de activiteit van de micro-organismen. De biologische afbraak wordt gereguleerd door de

bodemstructuur (Juarez et al., 2013). De mineralisatiesnelheden van eenvoudige substraten is afhankelijk van de grote van de poriën waarin ze zich bevinden (Killham et al., 1993; Ruamps et al., 2011) en kan verband houden met de microbiële gemeenschappen in de habitats (Hatton et al., 2015; Hemkemeyer et al., 2015).

#### **2.2.2.2 Biochemische verandering**

Bij (bio)chemische verandering wordt het organisch materiaal omgezet naar een chemische vorm die beter bestand is tegen microbiële aanvallen en hebben de kans om te adsorberen aan bodemdeeltjes. Deze verandering vindt plaats in twee fasen: een ontledingsfase en een condensatie-polymerisatie. In de ontledingsfase worden plantaardige residuen gefragmenteerd tot fijn organisch materiaal en vervolgens afgebroken tot kleinere moleculen. De koolstof wordt ook geassimileerd door reducenten voor hun groei. De volgende fase is de condensatie-polymerisatie fase. In deze fase worden grotere moleculen gecreëerd uit de kleine moleculen die vrijgekomen zijn tijdens de ontbinding. Belangrijke factoren in dit veranderingsproces zijn de aard van de biotische gemeenschap in de bodem en de aanwezige minerale fasen in de bodem. Nadat het organisch materiaal (bio)chemisch veranderd is moet het verder beschermd worden tegen microbiële decompositie of oxidatie door moleculaire zuurstof en extracellulaire enzymen om de verblijftijd te verhogen. (Jastrow et al., 2007).

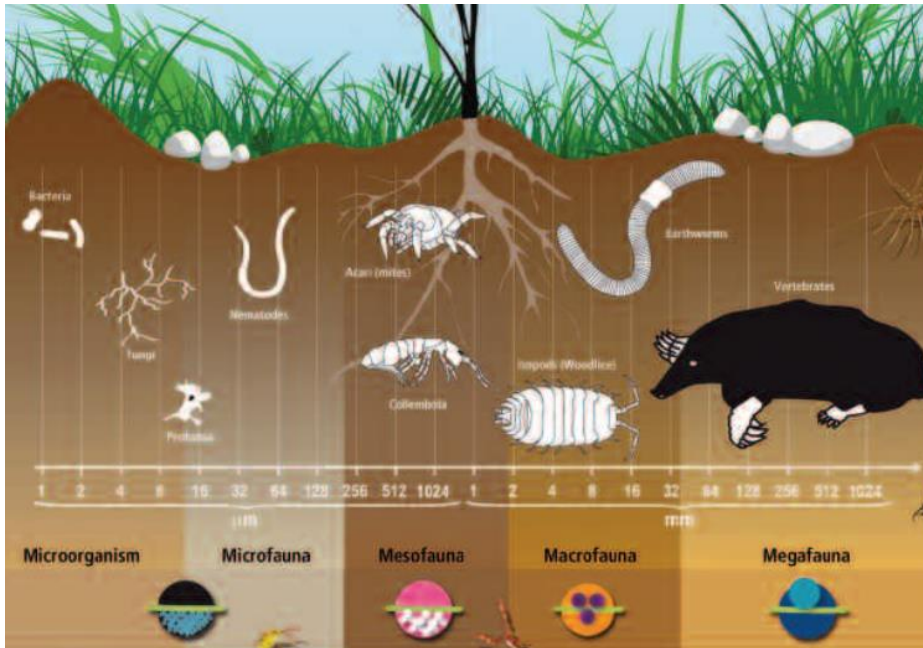
#### **2.2.2.3 Organo-minerale interacties**

De organo-minerale interacties zijn een vorm van fysisch-chemische bescherming waarbij het organisch materiaal in de bodem wordt beschermd tegen mineralisatie door micro-organismen. Deze bescherming gebeurt door middel van bodemmineralen (Jastrow et al., 2007). Kleinere mineralen, voornamelijk aanwezig als kleideeltjes ( $< 2 \mu\text{m}$ ), beschermen het organisch materiaal het meest efficiënt. De mineralen kunnen het organisch materiaal beschermen door adsorptie aan minerale en organische bodemoppervlakten (Jones & Edwards, 1998) of door het organisch materiaal op te sluiten in aggregaten, hierdoor wordt het organisch materiaal fysiek beschermd tegen decompositie door bodemmicro-organismen (Chenu & Plante, 2006). Wanneer organische moleculen zich bevinden in de poriën (diameter tussen 10 en 1000 nm) neemt de afbraaksnelheid van het organisch materiaal af en de stabilisatie neemt toe. De poriën zijn verzadigd met water waardoor de diffusie van zuurstof en enzymen wordt beperkt (Chevallier et al., 2010; Zimmerman et al., 2004). De adsorptie aan minerale of bodemoppervlakten gebeurt via verschillende associaties zoals kationenbruggen, waterstofbruggen, van der Waals krachten en interacties met waterhoudende oxiden en aluminosilicaten (Jastrow et al., 2007).

## **2.3 Bodemleven**

### **2.3.1 Bodembiota**

De bodem heeft een enorme diversiteit aan organismen. Het bevat megafauna (grote zoogdieren), macrofauna (ongewervelde dieren  $> 2$  millimeter), mesofauna ( $< 2$  millimeter), microfauna en micro-organismen (figuur 3). De macrofauna zijn organismen die groter zijn dan 2 millimeter waaronder duizendpoten, pissebedden, regenwormen, springstaarten spinnen en insecten (Chevallier et al., 2001).



**Figuur 3: Overzicht mega-, macro-, meso-, microfauna en micro-organismen (Chevallier et al., z.d.)**

### **2.3.1.1 Micro-organismen**

Micro-organismen zijn de meest taxonomische en functioneel gevarieerde groep binnen de bodemafbrekers (Curtis & Sloan, 2005; Torsvik & Øvreås, 2002). Over het algemeen zijn er twee dominante groepen van bodemmicro-organismen namelijk bacteriën en schimmels (Jastrow et al., 2007) Er wordt geschat dat 1 gram bodem tot 1 miljard bacteriën kan bevatten, tot 1 miljoen soorten (Gans et al., 2005) en tot 1 miljoen schimmels tot 10.000 soorten (Hawksworth, 1991). Het aantal micro-organismen waar een bacterie mee interageert, binnen een afstand van ongeveer 20 meter, is beperkt (Raynaud & Nunan, 2014). Micro-organismen spelen een belangrijke rol in de ecosysteemdiensten die worden geleverd door de bodem. Micro-organismen zorgen namelijk voor de recycling van nutriënten en zijn essentieel voor plantengroei en de ecosysteemdynamiek. Ze zorgen voor de opslag van organisch materiaal in de bodem wat belangrijk is voor het behoud van de structuur en vruchtbaarheid van de bodem. De degradatie van organisch materiaal zou het mondiale klimaat evenwicht kunnen veranderen doordat er CO<sub>2</sub> in de atmosfeer terecht komt (van der Heijden et al., 2008). Micro-organismen zijn een bron van op lange termijn gestabiliseerde organische verbindingen (J. P. Schimel & Schaeffer, 2012; Simpson et al., 2007). Micro-organismen zorgen voor omzetting van organische stof om aan hun nutriënten- en energiebehoeften te voldoen (Liang et al., 2017). De microbiële diversiteit is een belangrijke parameter in de omzet van organisch materiaal en dus in de balans tussen koolstofopslag in de bodem en de CO<sub>2</sub>-uitstoot (Baumann et al., 2013; Bell et al., 2005; Ho et al., 2014; Tardy et al., 2015).

### **2.3.1.2 Macro- en mesofauna**

De identiteit van de bodemorganismen, die strooisel afbreken, hebben een invloed op de afbraak van het strooisel en de stabilisatie van organische stof. Het grootste deel van de afbraak van het organisch materiaal gebeurt door bodemmicro-organismen (Lavelle et al., 1997). Maar onderzoeken hebben erkend dat de bodemfauna de afbraaksnelheid beïnvloedt als gevolg van het beïnvloeden van de microbiële activiteit (Aubert et al., 2010; Frouz et al., 2009; Hättenschwiler & Gasser, 2005; Lavelle et al., 1997). Het effect op de afbraak van

strooisel door bodemfauna is complex. Het kan verschillende interacties op verschillende tijdruimtelijke schalen omvatten. Het afbreken van strooisel, opnemen van voedingsstoffen en het produceren van uitwerpselen vinden plaats in tijdschalen van uren tot dagen en op ruimtelijke schalen van millimeters tot centimeters. Op vergelijkbare schaal beïnvloedt de bodemfauna de microflora in het niet opgegeten strooisel. De uitwerpselen van de fauna (feces) bevatten micro-organismen waarvan de activiteit afhankelijk is van de leeftijd van de uitwerpselen (Frouz & Šimek, 2009; Lavelle & Martin, 1992). Bodemfauna kan de ontbinding ook beïnvloeden door beweging van het organisch materiaal via bioturbatie, uitloging en andere mechanismen (Kaneda et al., 2013). De effecten van de bodemfauna op de ontbinding verschillen tussen onontwikkelde bodems die nog niet door bodemfauna zijn aangetast en bodems die al een tijdje door bodemfauna zijn getransformeerd. De vraag of bodemfauna de snelheid van de afbraak van strooisel verhoogt of verlaagt is daardoor moeilijk te beantwoorden (Frouz et al., 2015).

De hoeveelheid strooisel die door individuele soorten bodemfauna wordt geconsumeerd werd bepaald door een combinatie van veldschattingen van de populatiedichtheid van de fauna en laboratoriumschattingen van de productie-efficiëntie. Frouz et al. (2015) schatten dat larven van de bibionidae *Penthetria holoserices* ongeveer 40% van de jaarlijkse strooiselval in een gematigd elzenbos consumeren (Frouz et al., 2015). Karpachevsky et al. (1968) en Szabó (1974) schatten dat larven van de bibionidae *Bibiozou* de volledige jaarlijkse strooiselval kunnen consumeren, in een gematigd breedbladig bos. Knollenberg et al. (1985) heeft ontdekt dat de regenworm *Lumbricus terrestris* in slechts 4 weken 94% van het jaarlijkse strooisel kunnen consumeren (Knollenberg et al., 1985). Miljoenpoten zouden naar schatting 10 tot 40% van het jaarlijkse strooisel verbruiken (Cárcamo et al., 2000; Dangerfield & Milner, 1996; Lawrence & Samways, 2003). Over concurrentie om het strooisel tussen macrofaunasoorten is maar weinig bekend. Er is wel aangetoond dat invasieve regenwormen waarschijnlijk concurreren met inheemse miljoenpoten om strooisel in de Appalachen in het zuidoosten van Noord-Amerika. In dit korte-termijn-experiment werd de sterfte of de groei van de miljoenpoten niet beïnvloed door de aanwezigheid van regenwormen. Bodemfauna is gevoelig voor de verwijdering van strooisel. Het strooisel heeft niet enkel invloed op de beschikbaarheid van voedsel maar ook op de omgevingsomstandigheden van de microhabitat. Na verwijdering verandert de temperatuur, vocht en de beschikbaarheid van onderdak. Het toevoegen van strooisel leidt tot weinig of geen toename van de faunadichtheid, het strooisel is dus geen beperkende hulpbron. Er is wel waargenomen dat het toevoegen van strooisel de voedingsactiviteit en de productie van feces verhoogt (Sayer, 2005; Snyder et al., 2009). Van het organisch materiaal dat door de bodemfauna verbruikt wordt, wordt maar een deel geassimileerd. Het andere deel wordt teruggeven aan de grond onder de vorm van uitwerpselen. Het percentage dat geassimileerd wordt varieert tussen verschillende groepen van bodemmacrofauna. Voor enkele duizendpoten is de assimilatie-efficiëntie 5 tot 10%, voor diptera larven ligt dit percentage op 50% (Deleporte, 1988; Frouz & Sustr, 1996). Sommige groepen bodemfauna hebben een directe bijdragen aan de mineralisatie van het organisch materiaal (David, 2014).

Een belangrijke factor die bepaalt of de microbiële afbraak verhoogt of verlaagt door de bodemfauna is de verstreken tijd sinds het consumeren van het strooisel. De microbiële activiteit neemt toe tijdens en kort na het consumeren en daarna, na enkele uren of weken, afnemen (Frouz, 1999; Frouz & Šimek, 2009; Lavelle & Martin, 1992; Tiunov, 2000). Het verschil tussen de toename van de activiteit en de daaropvolgende afnamen is afhankelijk van het type voedsel en andere factoren en kan dus variëren (Suzuki et al., 2013).

## **2.3.2 Rol in stabiliteit van koolstof**

De stabiliteit van het organisch materiaal wordt beheerst door micro-organismen, waaronder schimmels en bacteriën en ecosysteemingenieurs waaronder regenwormen, termieten en mieren (Lavelle, 1997).

### **2.3.2.1 Micro-organismen**

Microbiële ecologische kennis is belangrijk om te begrijpen hoe micro-organismen koolstof gebruiken en dus een invloed hebben op de opslag op lange termijn (J. P. Schimel & Schaeffer, 2012). De koolstof in de bodem is voor een deel afkomstig van labiele verbindingen die door micro-organismen worden gemetaboliseerd en gestabiliseerd als microbiële residuen in organo-mineralen complexen (Clemmensen et al., 2013; Cotrufo et al., 2015; Haddix et al., 2016; Miltner et al., 2012). Door de bijdrage van microbiële gemeenschappen aan processen die de bodem-koolstof-dynamiek sturen zou het beheer van het microbiële leven belangrijk kunnen zijn voor het optimaliseren van de koolstofopslag in de bodem (Jastrow et al., 2007). Er zou nog meer onderzoek verricht moeten worden naar de effecten van klimaatparameters, landgebruikspatronen en het effect van de microbiële diversiteit op de koolstofopslag (Dignac et al., 2017).

### **Koolstofgebruiksefficiëntie**

Micro-organismen hebben een koolstofgebruiksefficiëntie (CUE), deze wordt gebruikt om van een bepaald substraat de verhouding tussen gemineraliseerde koolstof en de koolstof in het organisch materiaal in de bodem te schatten. Deze gebruiksefficiëntie is afhankelijk van de microbiële soort en hun fysiologie, de beschikbaarheid van nutriënten zoals stikstof, fosfor, zwavel enzovoort die nodig zijn voor hun metabolisme, de interacties met de bodemmatrix en de omgevingsomstandigheden zoals de temperatuur, de pH, de vochtigheid enzovoort (Geyer et al., 2016; Lashermes et al., 2016; Manzoni et al., 2012; Mooshammer et al., 2014). De efficiëntie zal waarschijnlijk veranderen afhankelijk van de klimatologische en atmosferische omstandigheden (Allison et al., 2010; J. Schimel, 2013; Sistla et al., 2014)

Sommige onderzoeken hebben aangetoond dat er geen verschil in CUE is tussen bacteriën en schimmels (Payne, 1970). Andere onderzoekers hebben ontdekt dat de CUE bij bacteriën lager ligt dan bij schimmels (Adu & Oades, 1978; Claus et al., 1999). Organismen met een lage CUE respireren een groter deel van de gemetaboliseerde koolstof als CO<sub>2</sub>. Bacteriën zouden dus een lagere bijdrage leveren aan nieuw gestabiliseerd organisch materiaal dan schimmels. De waarneming zijn echter sterk afhankelijk van de bestudeerde bodem (Jastrow et al., 2007). Een primaire bijdrage van schimmels aan de koolstofstabilisatie komt van hun metabolisme en hun vorming van biomassa. De celwand van schimmels is opgebouwd uit melanine en chitine, in tegenstelling tot bacteriën waarvan het membraan uit fosfolipiden bestaat. Na celdood metaboliseren andere bacteriën de fosfolipiden snel en de bacteriële producten zijn kwetsbaarder voor grazers (Frey et al., 2001). De melanine- en chitine residuen van schimmels willen langer in de bodem blijven bestaan (Guggenberger et al., 1999; Holland & Coleman, 1987). Wanneer microben op bladstrooisel werden gekweekt, was de hoeveelheid koolstof opgeslagen door schimmels groter dan de opgeslagen hoeveelheid koolstof door bacteriën (Suberkropp & Weyers, 1996).

Organische koolstof kan in de bodem opgeslagen worden in chemische verbindingen. Die verbindingen bevatten stikstof en/of worden gevormd door microbiële activiteiten die stikstof vereisen. De beschikbaarheid van stikstof is gekoppeld aan het vermogen van de bodem om



koolstof op te slaan. De C/N verhouding kan als indicator dienen voor het potentieel van een bodem voor koolstofopslag. Ectomycorrhiza-systemen hebben een hogere C/N verhouding dan arbusculaire mycorrhiza-systemen en zouden dus een hoger potentieel om koolstof op te slaan (Cotrufo et al., 2019).

### **2.3.2.2 Macro- en mesofauna**

#### **Biogene structuren**

De ecosysteemingenieurs zorgen voor de stabilisatie van koolstof door biogene structuren te vormen zoals mierenhopen, termietenheuvels, schimmelwielen enzovoort. In deze structuren wordt koolstof gestabiliseerd door organo-minerale associaties (Vidal et al., 2016). Hierbij wordt het organische materiaal beschermd door mineralen die in de bodem aanwezig zijn. Deze bescherming gebeurt door middel van adsorptie (Jones & Edwards, 1998) of door het organisch materiaal op te sluiten in micro-aggregaten. Het materiaal is dan fysiek beschermd tegen de degraderende werking van de bodemmicro-organismen (Chenu & Plante, 2006). Het type, de vorm en de kenmerken van deze structuren zijn afhankelijk van de soort, het landgebruik en de seizoenen (Decaëns et al., 2001; Mora et al., 2005). De verdeling van de koolstof in deze structuren varieert tussen soorten en is afhankelijk van de habitat en de bodemdiepte (Don et al., 2008; Jiménez et al., 2008). De locatie waar het organisch materiaal zich bevindt en het type materiaal verschilt ook tussen soorten en hebben een invloed op de koolstof in de biogene structuren (Bossuyt et al., 2004, 2005; Six et al., 2000, 2004).

#### **Regenwormafgietsels en fecal pellets**

Bodemfauna beïnvloedt de opslag van koolstof door de bodemstructuur te veranderen. Door gravende regenwormen en enchytraeïden verandert de porositeit van de bodem (van Vliet et al., 1993). Er is gesuggereerd dat het voeden van regenwormen kan zorgen voor stabilisatie van organische stof. Koolstof kan beschermd worden tegen microbiële aanvallen door vorming van micro- en macroaggregaten in regenwormafgietsels (Six et al., 2004). Maar een meta-analyse van verschillende onderzoeken vond geen algemeen effect van regenwormen op het organisch materiaal (Lubbers et al., 2013). Studies suggereren dat de fysieke bescherming in de afgietsels van regenwormen alleen zichtbaar kan zijn in gedroogde of verouderde afgietsels (Kawaguchi et al., 2011; Marinissen & Dexter, 1990; Shipitalo & Protz, 1988). De stabiliteit binnen de gietsels is ook afhankelijk van de bodemtextuur, het type organisch materiaal en de soort of functionele groep van regenwormen (Š. Angst et al., 2017; Flegel et al., 1998).

Andere bodemfauna zoals miljoenpoten, springstaarten, mijten en enchytraeïde wormen produceren fecal pellets. Deze pellets zijn belangrijke componenten in de bodem en kunnen in sommige ecosystemen een groot deel van de bodem uitmaken. In de pellets kan koolstof vastgehouden en beschermd worden tegen water en microbiële afbraak (Barois et al., 1998; Dawod & FitzPatrick, 1993; Didden, 1990; Fujimaki et al., 2010; Marinissen & Didden, 1997; Phillips & FitzPatrick, 1999; Schrader et al., 1997; Siddiky et al., 2012). De bescherming is afhankelijk van factoren zoals de bodemtextuur. Zo werd voor enchytraeïde aangetoond dat de mineralisatie in leembodems vermindert en in zandgronden verhoogt (Koutika et al., 2001).

Een proces dat de mineralisatie van koolstof bevordert is de passage van bodemdeeltjes door de darm van macrofauna. Die passage zorgt voor een contact tussen microben en het organisch materiaal wat leidt tot een wijziging van de chemische structuur van dit organisch materiaal. Deze wijziging kan gebeuren op verschillende manieren. Ten eerste door een selectieve vertering van peptidebindingen waardoor de stabiliteit van het materiaal verandert

(Shan et al., 2010). Een tweede manier is dat door een opeenvolging van extreme pH- of redoxomstandigheden in het darmkanaal er biochemische veranderingen ontstaan (Brauman, 2000). En ten slotte door een fysische hervorming van de deeltjes (West et al., 1991). Bodemfauna kunnen op korte termijn de microbiële activiteit en de mineralisatie van organisch materiaal stimuleren (Brown, 1995; Winding et al., 1997). Maar de mineralisatie van de organische stof is niet gewenst omdat het zorgt voor aanvoer van CO<sub>2</sub> in de atmosfeer, wat nog meer bijdraagt aan de broeikasgasuitstoot (Stockmann et al., 2013).

### **2.3.2.3 Macro- en mesofauna en microbiële activiteit**

Meso- en macrofauna kunnen selectief grazen op schimmeldraden (Bonkowski et al., 2000; Frouz & Nováková, 2001) en zullen dus bacteriën en schimmels binnenkrijgen tijdens het consumeren van het strooisel (Byzov et al., 1998; Frouz et al., 2003). De bodemfauna kan zo helpen om micro-organismen in de actieve groeifase te houden en daarmee de toekomstige microbiële activiteit en groei te ondersteunen (van der Drift & Jansen, 1977).

Er zijn verschillende factoren, en complexe interacties daartussen, die zorgen voor de toename van microbiële activiteit in pas geconsumeerd strooisel en verse feces en de daaropvolgende afname van de activiteit in de oudere uitwerpselen. Deze factoren zijn versnippering van het strooisel, verandering van de pH in de darm, selectieve begrazing, het doden en verteren van microflora, werking van fauna-enzymen en in sommige groepen het vergemakkelijken van de interactie tussen het opgenomen organisch materiaal en de bodemmatrix (Frouz, 2018).

#### **Toename van microbiële activiteit in verse ontlasting**

De toename van de microbiële activiteit in verse ontlasting komt door de versnippering van het strooisel. Tijdens de passage door de darmen van de fauna vindt er fragmentatie plaats van het strooisel, hierdoor vergroot het oppervlak en ook de toegang tot het strooisel voor micro-organismen. Fragmentatie kan de microbiële activiteit onderdrukken door polyfenolen vrij te maken uit het strooisel (Gunnarsson et al., 1988; Kaneda et al., 2013). Polyfenolen kunnen de micro-organismen remmen. Ze ook binden aan beschikbare eiwitten en zo onoplosbare complexen vormen die de beschikbaarheid van stikstof verminderen, dit is een veel voorkomend probleem bij ongewervelde dieren die zich voeden met strooisel. Maar veel ongewervelden hebben strategieën ontwikkeld om met de fenolen in hun darmen om te gaan en ze kunnen eiwitten vrijmaken uit de eiwit-fenolcomplexen. Veel bodeminsecten hebben alkalische, anaërobe darmcondities wat de schadelijke effecten van de fenolverbindingen kan minderen (Johnson & Felton, 1996). Regenwormen beschermen zich tegen de polyfenolen door gebruik te maken van dialkylfuransulfonzuren (Liebeke et al., 2015). De micro-organismen zijn het meest actief in het achterste deel van de darm en in de verse ontlasting. Hier worden namelijk de negatieve effecten van de polyfenolen onderdrukt en sommige eiwitten zijn hier mogelijk nog beschikbaar. In de verse ontlasting ligt de pH vaak hoger dan in het oorspronkelijk organisch materiaal, hierdoor kan de activiteit van sommige micro-organismen verhoogd worden (Frouz et al., 2003). In de darmen van insecten die middendarm- of achterdarmfermentatie uitvoeren komen naast de hoge pH ook anoxische (= zonder zuurstof) omstandigheden voor (Johnson & V. Barbehenn, 2000; Köhler et al., 2012; Lemke et al., 2003; Šustr et al., 2014).

#### **Afname van microbiële activiteit in oudere ontlasting**

Er zijn verschillende redenen voor de afname van de afbraaksnelheid en dus de stabilisatie van het organisch materiaal in oudere uitwerpselen. Sommige macrofauna, zoals

regenwormen, consumeren de organische stof in de bodem samen met bodemdeeltjes wat resulteert in de binding van de organische stof in microaggregaten. Dit vertraagt de afbraak van de organische stof en kan helpen om de organische stof te stabiliseren (Gunina & Kuzyakov, 2014; Lavelle, 1988; Six et al., 2004). Bij macrofauna die strooisel consumeren zonder bodemdeeltjes, vermindert de afbraaksnelheid van de uitwerpselen door veranderingen van de chemie in die uitwerpselen in vergelijking met het oorspronkelijk organisch materiaal. De feces zijn verrijkt met lignine en vermindert met gemakkelijk verkrijgbare polysachariden (Frouz et al., 2015; Hopkins et al., 1998). Polysachariden kunnen makkelijk worden afgebroken door de enzymen van ongewervelde dieren. Maar deze gemakkelijk verkrijgbare stoffen zijn niet in de ontlasting aanwezig waardoor de afbraaksnelheid vermindert (Frouz et al., 2002).

Een andere factor die een mogelijke rol speelt bij de lage afbraaksnelheid van oudere feces is de vorming van fenol-eiwitcomplexen welke resistent zijn tegen microbiële afbraak. Na passage door de darm is het gehalte aan oplosbare fenolen afgenomen. De afname kan veroorzaakt worden door uitloging, afbraak in de darm of door precipitatie (=vorming van neerslag) met eiwitten, waardoor fenolen onoplosbaar zouden worden (Coulis et al., 2009; Frouz et al., 2015; Špaldoňová & Frouz, 2014). De uitloging is tijdens de darmpassage onwaarschijnlijk. De afbraak van polyfenolen is mogelijk, hoewel de aromatische delen van fenolverbindingen langzaam ontleden (Ji et al., 2000). De afname van de oplosbare fenolen in de uitwerpselen is waarschijnlijk het gevolg van polymerisatie en precipitatie. De neerslag gevormd door polyfenolen en eiwitten kan de afname van het polyfenolgehalte en de afname van de C:N-verhouding verklaren. Alkalische omstandigheden helpen bij het oplossen van polyfenol-eiwitcomplexen, die anders moeilijk te verteren zijn, en het oplossen van eiwitten gebonden aan humuszuren (Ji & Brune, 2005; Johnson & Felton, 1996). Tijdens de darmpassage wordt het strooisel gefragmenteerd en blootgesteld aan spijsverteringsenzymen. Deze kunnen eiwitten en fenolen uit de complexen vrijmaken en niet-gecomplexeerde eiwitten en fenolen, die aan verschillende delen van dode cellen gebonden zijn, vrijmaken. De alkalische omstandigheden helpen ook bij het vrijmaken van polyfenolen die gebonden zijn aan de celwandpolysachariden (Wang et al., 2015). De bodemfauna kan ook eiwitten opnemen die vrijgekomen zijn uit de ingenomen micro-organismen die in het strooisel aanwezig zijn. De meeste van deze micro-organismen worden gedood wanneer het strooisel zich door de darmen beweegt (Frouz et al., 2003). Een deel van het vrijgekomen stikstof en beschikbare koolstof wordt geassimileerd, de rest van opgeloste eiwitten en fenolen gaan verder door de darmen van de bodemfauna. In de dikke darm of in de verse feces worden de anoxische (zuurstofarme) omstandigheden vervangen door oxische omstandigheden en zal de pH dalen (Frouz et al., 2002; Šustr et al., 2014). De toename van zuurstof en de daling van de pH kunnen de oxidatie van fenolverbindingen, en hun reactie met aminogroepen van eiwitten, induceren en leiden tot de vorming van neerslag (precipitatie). Bij sommige ongewervelden wordt deze reactie gekatalyseerd door peroxidasen (Hartenstein, 1982; Strauss & Gibson, 2004). Er werd aangetoond dat in een humuszuurfractie, in de uitwerpselen van *Bibio marci*-larven, er een grotere hoeveelheid toegevoegd <sup>14</sup>C-gelabeld eiwit werd gebonden dan in het strooisel dat niet door de larven werd geconsumeerd. De overgang van de alkalische, anoxische omstandigheden naar neutrale of licht zure oxische omstandigheden, in de aanwezigheid van peroxidasen, is gebruikt om synthetische humusstoffen te bereiden met sterk gelijkende eigenschappen van de natuurlijke humuszuren (Frouz et al., 2011; Kappler & Brune, 1999).

## **Microbiële necromassa**

Er is aangetoond dat microbiële necromassa (residuen van dode microbiële biomassa) een belangrijke bron is van het stabiel organisch materiaal. De celwandomhulsels van bacteriën en schimmels worden in de bodem gestabiliseerd en dragen bij aan de vorming van kleine deeltjes (Cotrufo et al., 2013; Gleixner, 2013; Miltner et al., 2009, 2012). Bodemfauna kan dit proces versnellen door specifieke microhabitats te creëren waar de microbiële biomassa toeneemt en vervolgens afsterft. De bodemfauna zou de accumulatie van dode microbiële cellen kunnen bevorderen waardoor de stabilisatie van koolstof en stikstof in het organisch materiaal ondersteund wordt (Gunnarsson et al., 1988). De meeste ingenomen micro-organismen, via het strooisel, worden gedood in de darmen van de bodemfauna waardoor het cytoplasma van de microbiële cellen vrijkomt (Frouz et al., 2003). Microbiële celwanden breken langzamer af en zullen zich ophopen in de bodem. In de darmen van de bodemfauna vertonen schimmels een hogere mortaliteit dan bacteriën, schimmelresten vertonen een lagere afbraaksnelheid dan bacteriële resten (Saito, 1966; Wolters, 2000). Dit zou kunnen bijdragen aan een lagere afbreekbaarheid van de microbiële residuen in de darm. De verse uitwerpselen van bodemfauna, die het strooisel consumeert, hebben een microhabitat waar gedurende een korte tijdsperiode de microbiële biomassa toeneemt. Dit zou de productie van necromassa kunnen bevorderen. Er is nog maar weinig bekend over het effect van de fauna op de productie van necromassa en de persistentie in de bodem. Het aandeel koolstof afkomstig van schimmels dat in de bodem achterblijft wordt verminderd door begrazing van isopoden (Crowther et al., 2015).

Fragmentatie van het strooisel kan de microbiële activiteit verhogen door het oppervlak te vergroten en cel-inhoud vrij te geven. Maar het vrijkomen van fenolverbindingen zal de microbiële activiteit vertragen. Het samendrukken van het strooisel in de ontlasting kan een habitat creëren met een hoge concentratie aan minder afbreekbare stoffen en kleine poriën waardoor de anaërobe omstandigheden bevordert worden, die op hun beurt de afbraak van het strooisel vertragen (Frouz, 2018).

## **2.4 Bosbeheer**

Het bosbeheer en de intensiteit ervan hebben een invloed op de opgeslagen koolstof in de bodem (Jandl et al., 2007). Enkele maatregelen binnen dit bosbeheer zijn omvormingsbeheer, bemesting, bebossing, kappen en boomsoortenkeuze. Maatregelen kunnen zorgen voor koolstofverliezen of -toename of -behoud. Zo hebben bebossing en bemesting een positieve invloed en kappen en omvormingsbeheer een negatieve invloed (Mayer et al., 2020). De boomsoortenkeuze wordt hier verder besproken.

### **2.4.1 Boomsoortenkeuze**

De keuze van boomsoorten is een belangrijk maatregel in het bosbeheer (Jandl et al., 2007). Er zijn verschillen vastgesteld tussen loof- en naaldboomsoorten in de snelheid van accumulatie van koolstof in de bodem, de verdeling van de koolstof tussen de bovenste en onderste bodemlagen en de stabiliteit van de koolstof. De koolstofopslag in de strooisellaag is over het algemeen groter onder naaldbomen dan onder loofbomen. De grotere hoeveelheid kan komen doordat het strooisel van naaldbomen langzamer afbreekt, wat een gevolg is van

de kwaliteit van het strooisel (Augusto et al., 2015; Berg et al., 2015; Boča et al., 2014; Maes et al., 2019; Vesterdal et al., 2013). In de minerale bodem is de koolstofopslag groter onder loofbomen (Vesterdal et al., 2008, 2013). Loofbomen gedomineerd door ectomycorrhiza soorten hebben een grotere koolstofhoeveelheid in de bovenste laag van de minerale bodem (0-10 cm). Wanneer ze gedomineerd worden door arbusculaire mycorrhiza soorten is er meer koolstof aanwezig in de minerale bodem tussen 10cm en 1m (Craig et al., 2018). De stabiliteit van de koolstof in de minerale bodem is groter onder loofbomen, waarschijnlijk door de snellere afbraak van het strooisel (Laganière et al., 2017; Soucémariadin et al., 2018; Wiesmeier et al., 2013). De mechanismen voor opname en stabilisatie van koolstof in de minerale lagen zijn ook gedeeltelijk gerelateerd aan de aanwezigheid van macrofauna (Augusto et al., 2015; Frouz et al., 2013; Schelfhout et al., 2017). De verschillen in de volledige koolstofopslag tussen naaldbomen en loofbomen, over heel het bodemprofiel is vaak nog onduidelijk (Boča et al., 2014; Vesterdal et al., 2008). Om de koolstofopslag te optimaliseren hangt de keuze van boomsoorten waarschijnlijk af van de biotische en abiotische eigenschappen van de omgeving. Zo wordt verwacht van loofbomen dat ze koolstof in de minerale bodem stabiel opslaan onder gunstige omstandigheden zoals een vruchtbare grond en een mild klimaat, bij naaldbomen wordt dit verwacht bij minder gunstige omstandigheden (Mayer et al., 2020).

### **Strooiselkwaliteit**

De hoeveelheid opgeslagen koolstof is afhankelijk van de kwaliteit van het strooisel. Strooisel kan een hoge of een lage kwaliteit hebben (von Lützw et al., 2008b). Strooisel met een hoge kwaliteit noemen we rijk strooisel, strooisel met een lage kwaliteit, arm strooisel. De kwaliteit kan gelinkt worden aan de decompositiesnelheid en de C:N verhouding van het strooisel (Mueller et al., 2015). Strooisel met een hoge kwaliteit heeft een snellere decompositiesnelheid doordat het een lage C:N verhouding heeft, wat een negatief effect kan hebben op de koolstofopslag (Vesterdal et al., 2008; Wardle et al., 2004). Wanneer het strooisel van loofbomen vergeleken wordt met dat van naaldbomen, is de kwaliteit van strooisel afkomstig van loofbomen groter (Laganière et al., 2017).

De kwaliteit van strooisel wordt verklaard aan de hand van de hoeveelheid koolstofverbindingen, zoals lignine, in combinatie met het stikstofgehalte van het strooisel, samengevat de C:N verhouding (Maes et al., 2019; Moore et al., 2011; Satti et al., 2003). Door een toename van stikstof wordt de C:N verhouding steeds minder geschikt om de kwaliteit van strooisel te bepalen, stikstof is dan namelijk geen limiterende factor meer (Šantrůčková et al., 2019; Slessarev et al., 2016). Basische kationen worden steeds belangrijker voor de aanduiding van de kwaliteit van het strooisel (Desie et al., 2020).

De effecten van het strooisel op de minerale laag zijn minder duidelijk (Boča et al., 2014; Díaz-Pinés et al., 2011; Vesterdal et al., 2013; Wiesmeier et al., 2013). Een mogelijke verklaring hiervoor is dat processen in de minerale bodem trager verlopen dan in de strooisellaag (Mueller et al., 2012). Bij de vergelijking van naald- en loofbomen, is de koolstofopslag onder loofbomen groter in de minerale laag dan in de strooisellaag, bij naaldbomen is dit andersom (Vesterdal et al., 2013). Naaldbomen slaan meer koolstof op in de strooisellaag. Het strooisel afkomstig van naaldbomen heeft een hoge C:N verhouding en dus een lagere decompositiesnelheid waardoor het strooisel, en dus koolstof, zal accumuleren (Augusto et al., 2015; Vesterdal et al., 2008). De bodem onder naaldbomen heeft een lagere pH wat de bodem minder geschikt maakt voor organismen in de bodem, zoals regenwormen, hierdoor vermindert de bioturbatie, waardoor er meer accumulatie is van koolstof in de strooisellaag (Verstraeten et al., 2018). Loofbomen produceren strooisel met een lage C:N verhouding

(Laganière et al., 2017). Macrofauna hebben een voorkeur voor rijk strooisel (Reich et al., 2005). Het strooisel afkomstig van loofbomen hebben een hogere pH en een hoger gehalte aan calcium. Dit leidt tot een verhoging van de pH en uitwisselbare kationen in de bodem, met als gevolg dat er meer regenwormen aanwezig zijn. Deze regenwormen kunnen dan via bioturbatie meer strooisel verwerken in de minerale laag (Laganière et al., 2017; Schelfhout et al., 2017).

## 2.5 Doelstellingen, hypothese en onderzoeksvragen

Het doel van deze masterproef is om de hoeveelheid en stabiliteit van bodemkoolstof te evalueren in zandbodems onder rijkstrooiselsoorten en armstrooiselsoorten.

Onderzoeksvragen:

- Bij welk bostype wordt het meeste koolstof opgeslagen en bij welke het stabielste?
- In welke fractie van de bodem wordt het meeste koolstof opgeslagen?
- Op welke diepte wordt het meeste koolstof opgeslagen en op welke het stabielste?
- Heeft de pH een invloed op de koolstofopslag en op de stabiliteit?
- Heeft het bodemleven een invloed op de koolstofopslag en de stabiliteit?

Een eerste hypothese is dat de hoeveelheid koolstof die wordt opgeslagen hoger is onder armstrooiselsoorten omdat er meer accumulatie is van organisch materiaal. De stabiliteit van de opgeslagen koolstof zou hoger zijn onder rijkstrooiselsoorten. Rijk strooisel is gunstig voor het bodemleven, het bodemleven kan op zijn beurt koolstof stabiel opslaan door bijvoorbeeld biogene structuren te vormen. Een verwachting in verband met de diepte is dat de koolstof stabiel is opgeslagen in dieper gelegen lagen omdat deze minder gevoelig zijn aan verstoring. Het bodemleven kan biogene structuren vormen waarin koolstof beschermd wordt tegen decompositie waaruit de hypothese volgt dat het bodemleven een invloed heeft op de stabiliteit van de koolstof. Een hypothese is dat de pH onrechtstreeks een invloed heeft op de koolstof in de bodem. Wanneer de pH daalt, is er minder bodemleven aanwezig waardoor er minder koolstof wordt afgebroken, maar ook minder stabiel kan opgeslagen worden.

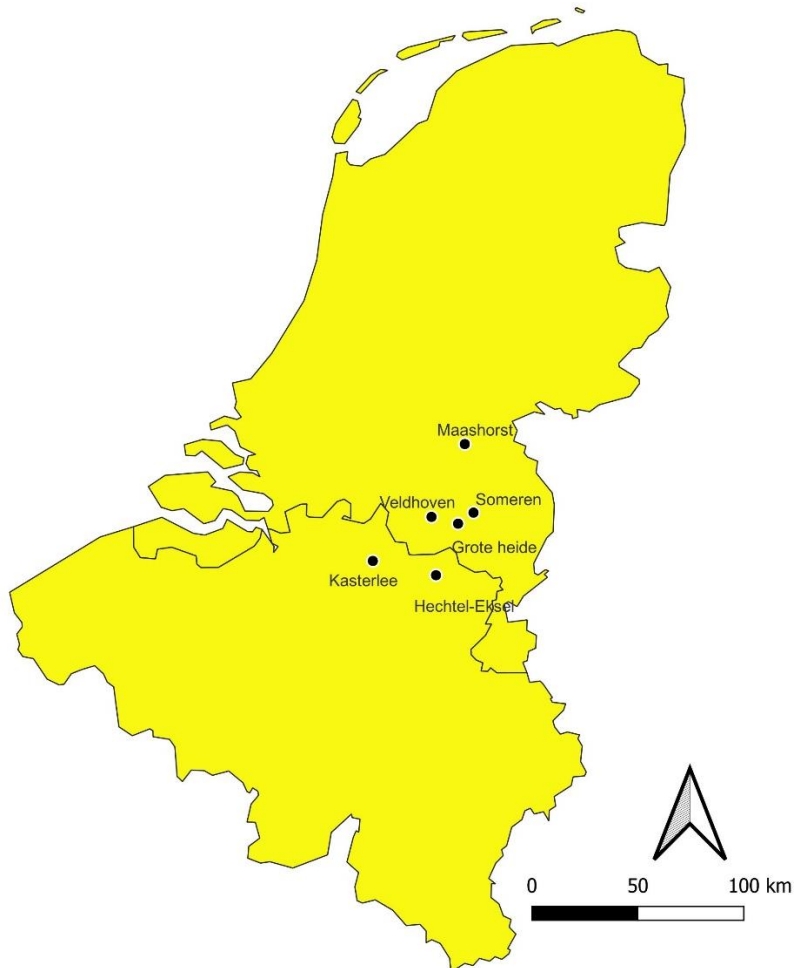
## 3 MATERIAAL EN METHODE

---

### 3.1 Studiegebied

Het studiegebied zijn de dekzanden van België en Nederland. Dekzanden zijn ontstaan tijdens de laatste ijstijd, in de geologische periode Weichselien. In deze periode was er weinig vegetatie aanwezig waardoor de wind het zand kon verstuiwen. Later kwam er terug meer vegetatie op het land die het zand beter kon vasthouden (Koster, 1992). In het midden van het holoceen was er een achteruitgang en degradatie van de bossen. Bossen werden omgezet voor beweiding of akkers waardoor de bodem verarmde en de heidegebieden ontstonden. In de 19<sup>e</sup> eeuw werden de heidegebieden geleidelijk aan bebost met naaldbomen. Voornamelijk door de mijnbouw was er een massale aanplant van coniferen in de Kempen (Bastiaens &

Deforce, 2005). Nu zijn er steeds meer omvormingen en aanplantingen van loofhout om gevarieerdere bossen te verkrijgen wat een hogere biodiversiteit oplevert (Natuurpunt).

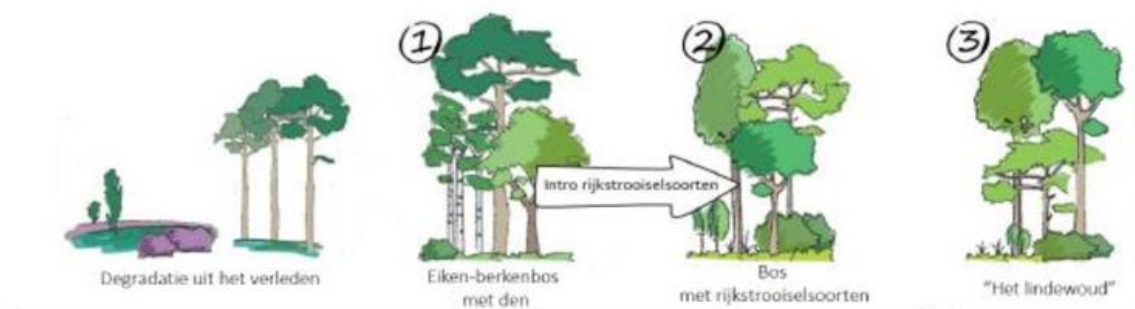


**Figuur 4: Kaart met aanduiding van de sites gelegen in België en Nederland (QGIS)**

### 3.2 Studieontwerp

De bodemstalen werden genomen op 6 sites op verschillende locaties in de Kempen en Zuid-Nederland (Figuur 4): Someren ( $51^{\circ}25'56''\text{N}$   $5^{\circ}39'21.3''\text{E}$ ), Hechtel-Eksel ( $51^{\circ}10'10.8''\text{N}$   $5^{\circ}23'44.3''\text{E}$ ), Kasterlee ( $51^{\circ}13'59.2''\text{N}$   $4^{\circ}58'13.6''\text{E}$ ), Maashorst ( $51^{\circ}43'24''\text{N}$   $5^{\circ}36'18''\text{E}$ ), Veldhoven ( $51^{\circ}25'1.1''\text{N}$   $5^{\circ}22'14.5''\text{E}$ ) en de Grote Heide ( $51^{\circ}23'12.1''\text{N}$   $5^{\circ}33'0.6''\text{E}$ ).

De 6 sites zijn paren van een eiken-berkenbos en een rijkstrooiselbos met een gelijkaardige landgebruiksgeschiedenis. Per site wordt er dus een plot met arm strooisel en een plot met rijk strooisel uitgezet. De plots hadden afmetingen van 10x10 meter. In Kasterlee en Veldhoven werd er bijkomend een referentieplot uitgezet. In Someren is enkel een referentieplot aanwezig. De referentieplots verschillende van de arme en rijke plots doordat deze bodems minder gedegradeerd zijn door bijvoorbeeld voormalig landbouwgebruik. De arme plots zijn een omzetting van heide naar naaldbos naar eiken-berkenbos. Voor de rijke plots is er nog een verder omzetting naar loofbos. In tabel 1 is de boomsoortensamenstelling per site en per plot weergegeven.



	1. Arm	2. Rijk	3. Referentie
<b>Someren</b>	X	X	X
<b>Kasterlee</b>	X	X	X
<b>Hechtel-Eksel</b>	X	X	
<b>Maashorst</b>	X	X	
<b>Veldhoven</b>	X	X	X
<b>Grote Heide</b>	X	X	

Figuur 5: Algemene proefopzet

Tabel 1: Boomsaamenstelling per site, per plot

	Someren	Hechtel-Eksel	Kasterlee	Maashorst	Veldhoven	Grote Heide
Arm	Grove den, Amerikaanse vogelkers, lijsterbes, ruwe berk	Grove den, hulst, ruwe berk, Amerikaanse vogelkers, braam, lijsterbes, brede stekelvaren	Grove den, zomereik, ruwe berk, hazelaar, linde, lijsterbes, Amerikaanse eik	Grove den, zomereik, Amerikaanse vogelkers	Zomereik, grove den, Amerikaanse vogelkers, lijsterbes, berk	Grove den, ruwe berk, spork, hulst, zomereik
Rijk	Zomereik, gewone esdoorn, Amerikaanse vogelkers, lijsterbes, spork, grove den	Zomereik, wintereik, tamme kastanje, linde, brede stekelvaren	Grove den, Amerikaans krentenboom, hazelaar, Hollandse linde, Amerikaanse vogelkers, haagbeuk, Noorse esdoorn	Amerikaanse vogelkers, zomereik, grove den	Amerikaanse vogelkers, grove den, esdoorn, hulst, varens	Hazelaar, gewone esdoorn, boswilg, beuk, gewone es, douglas spar
Referentie	Zomereik, gewone esdoorn, Amerikaanse vogelkers, lijsterbes,	/	Winterlinde, boskers, haagbeuk, zomereik,	/	Zomereik, lijsterbes, hazelaar, Amerikaanse	/



	spork, grove den		Noorse esdoorn		nse vogelkers	
--	------------------	--	----------------	--	---------------	--

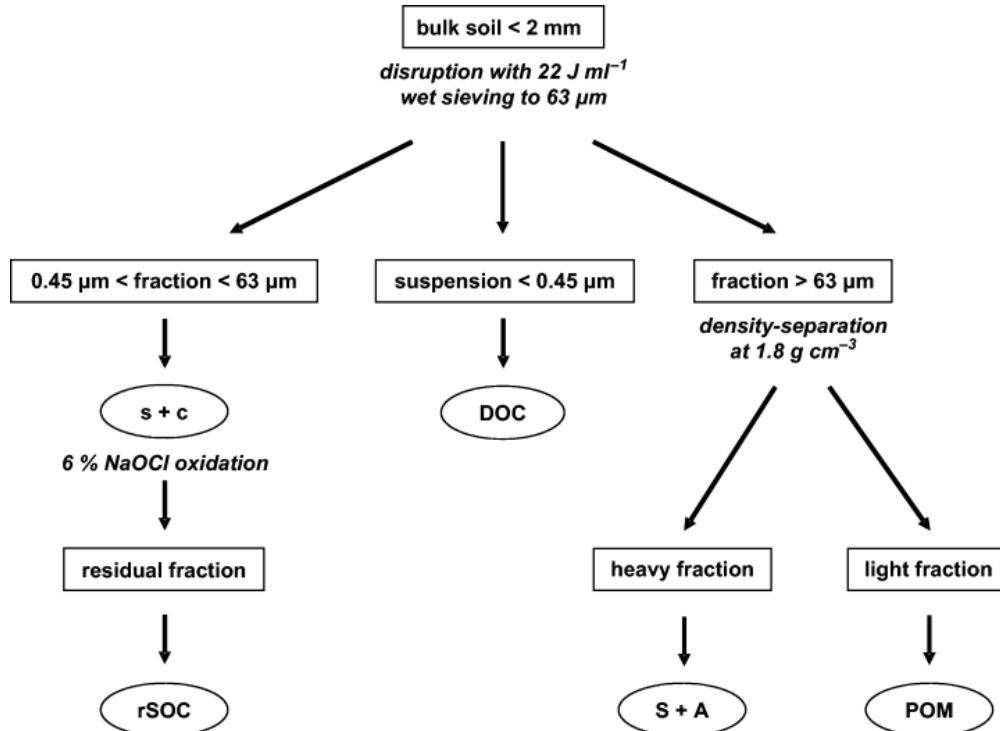
### 3.3 Veldwerk

Voorafgaand aan het nemen van de bodemstalen werd de locatie van de site beschreven. De gegevens werden genoteerd in tabel 3-1 (appendix).

De bodemstalen werden genomen met een gutsboor. Er werden 10 gutsprikken genomen op 10 willekeurige plaatsen in het plot. De stalen werden genomen op 2 dieptes: 0-10 centimeter (topsoil) en 10-20 centimeter (subsoil). Per diepte werd een mengstaal gemaakt in een gelabeld zakje. Tussen elk plot werd de gutsboor ontsmet met ethanol. Ten slotte werden de stalen gedroogd in de droogoven op maximum 36°C.

### 3.4 Labo-analyse

In het labo werden de bodemstalen gefractioneerd in drie fracties: organisch materiaal (POM), leem en klei (s+c) en zand en stabiele aggregaten (S+A). Op deze fracties wordt vervolgens het percentage koolstof gemeten. De fractionatie werd uitgevoerd volgens Zimmerman et al., 2007.



Figuur 3-1: Schema van koolstoffractionatie; s + c = leem en klei, S + A = zand en stabiele aggregaten, POM = deeltjes organisch materiaal, DOC = opgeloste organische koolstof (Zimmermann et al., 2007)

De eerste stap in de fractionatie is het zeven van het bodemstaal met een zeef van 2 mm om deeltjes groter dan 2 mm te verwijderen. Na het zeven werd per staal 30 gram afgewogen in een maatbeker en 150 ml demiwater toegevoegd. De maatbeker werd op een roerplaat geplaatst tot de bodem in suspensie was. Vervolgens werden aggregaten in de suspensie afgebroken door middel van een ultrasoon apparaat. Dit apparaat had een energie van 22 J/ml en werd 143 seconden in de maatbeker geplaatst. De suspensie werd vervolgens nat gezeefd met een zeef van 63  $\mu\text{m}$ . De fractie groter dan 63  $\mu\text{m}$ , die de S + A en POM fractie bevat, werd gedroogd bij 40°C en daarna gewogen. De suspensie kleiner dan 63  $\mu\text{m}$ , die de s + c en DOC fractie bevat, werd gefilterd in een Buchneropstelling met een filter van 45  $\mu\text{m}$ . De fractie groter dan 45  $\mu\text{m}$ , de s + c fractie, werd gedroogd bij 40°C en gewogen. De DOC fractie, kleiner dan 45  $\mu\text{m}$ , werd verwijderd, deze wordt niet verder geanalyseerd.

De lichte fractie (POM) en de zware fractie (S + A) werden gescheiden door een densiteitsscheiding. Aan de fractie > 63  $\mu\text{m}$  werd een SPT-oplossing (natrium polytungstate) met een dichtheid van 1,8 g/cm<sup>3</sup> toegevoegd. Na toevoeging van de oplossing werden de stalen gecentrifugeerd voor 15 minuten op 1000 g. Na het centrifugeren werden de stalen ingevroren. Na het invriezen werden de verschillende fracties van elkaar gescheiden. De POM fractie bevond zich bovenaan, daaronder de SPT en onderaan de S + A fractie. De fracties werden gefilterd met een Buchneropstelling en vervolgens gedroogd bij 40°C en ten slotte gewogen (Zimmermann et al., 2007). Ten slotte werden op alle gedroogde stalen de concentraties koolstof en stikstof gemeten.

De SPT werd gerecycleerd. Per staal werd alle SPT opgevangen en vervolgens gefilterd met een Buchneropstelling. Residuen van de fracties bleven achter op het filtreerpapier, de SPT kon door de filter lopen. De residuen werden gewassen om alle SPT te kunnen opvangen.

Tijdens de densiteitsfractie is gebleken dat de POM fractie niet volledig gescheiden is van de S+A fractie. Een gedeelte van de POM fractie, die een dichtheid heeft lager dan 1,8 g/cm<sup>3</sup>, is nog aanwezig bij de S+A fractie. Voor de CN meting van de S+A fractie is er gezorgd dat er zo weinig mogelijk van de POM fractie is meegenomen.

## **Berekeningen**

Na de C-fractionatie en de C/N metingen werden eerst een aantal berekeningen uitgevoerd alvorens te beginnen met de statistische analyses.

Na de C-fractionatie zijn er drie fracties: POM, S+A en s+c. Van elk van deze fracties is de massa bepaald (figuur 10). Met behulp van deze massa's is de massafractie (in procent) van elke fractie bepaald (figuur 11). Deze is bepaald door de massa van een fractie te delen door de totale massa van het volledige staal (= de som van de drie fracties). Met behulp van de massafractie en het percentage koolstof dat gemeten is per fractie (figuur 12) is de relatieve hoeveelheid koolstof ten opzichte van de totale koolstof (in procent) bepaald. Hierbij werd eerst het percentage, gemeten per fractie (bv POM), vermenigvuldigd met de massafractie van die fractie (bv POM). Dit is het aandeel koolstof van een fractie. Wanneer dit voor alle fracties gedaan is, werden deze bij elkaar opgeteld tot een totale hoeveelheid koolstof. Deze totale hoeveelheid koolstof is dus bekomen uit de fractionatie. Ten slotte werd de relatieve hoeveelheid koolstof per fractie ten opzichte van de totale hoeveelheid koolstof, bekomen uit de fractionatie bepaald door het aandeel koolstof van een fractie te delen door de totale hoeveelheid koolstof bekomen uit de fractionatie (figuur 13). De relatieve hoeveelheid koolstof per fractie waar verder in de tekst over gesproken wordt is dus de relatieve hoeveelheid

koolstof van een fractie ten opzichte van de totale hoeveelheid koolstof bekomen uit de fractionatie.

## **3.5 Statistische analyse**

Voor de statistische analyse werd gebruikt gemaakt van het programma RStudio. Voor de grafische weergaven van de resultaten werd er gebruik gemaakt van Rstudio en Microsoft Excel.

De statistische analyse werd opgesplitst in verschillende delen: een analyse van de totale hoeveelheid koolstof, een analyse van de koolstof op de fracties POM, S+A en s+c en een analyse van de stabiliteit. Bij de analyse van de stabiliteit werden de fracties onderverdeeld in een labiele koolstofpoel (POM-fractie) en een stabiele koolstofpoel (S+A en s+c fracties). De stabiliteit werd bepaald door de stabiele poel te delen door de labiele poel.

### **3.5.1 Analyses**

Ten eerste is er de analyse van de totale hoeveelheid koolstof (%). Het verschil in koolstof werd getest tussen de verschillende bostypes, Arm, Rijk en Referentie, zowel in de topsoil als in de subsoil. Vervolgens werd ook het verschil in koolstof getest tussen de topsoil en de subsoil per bostype. Ten slotte werd er nagegaan of de pH een effect heeft op de totale koolstof, dit per bostype, per diepte.

Ten tweede is er de analyse van de koolstof op de fracties POM, S+A en s+c. Hierbij wordt de hoeveelheid koolstof (%) geanalyseerd die een fractie relatief bijdraagt in het totaal. Ook hier wordt het verschil in koolstof getest tussen de verschillende bostypes, per diepte, voor elke fractie. En voor elke fractie wordt het verschil tussen de topsoil en de subsoil getest, per bostype. Er werd ook nagegaan of er een verschil is tussen de verschillende fracties. Ten slotte werd er van een aantal factoren nagegaan of ze een effect hebben op de hoeveelheid koolstof. Deze test werd gedaan per fractie, per bostype, per diepte en de geteste factoren zijn: de pH, de respiratie, de biomassa regenwormen en het aantal mesofauna.

Ten slotte werd ook de stabiliteit geanalyseerd. Voor de stabiliteit werden dezelfde testen uitgevoerd als voor de totale hoeveelheid koolstof. Ook werd het verschil in koolstofhoeveelheid tussen de labiele poel en de stabiele poel getest.

### **3.5.2 Testen**

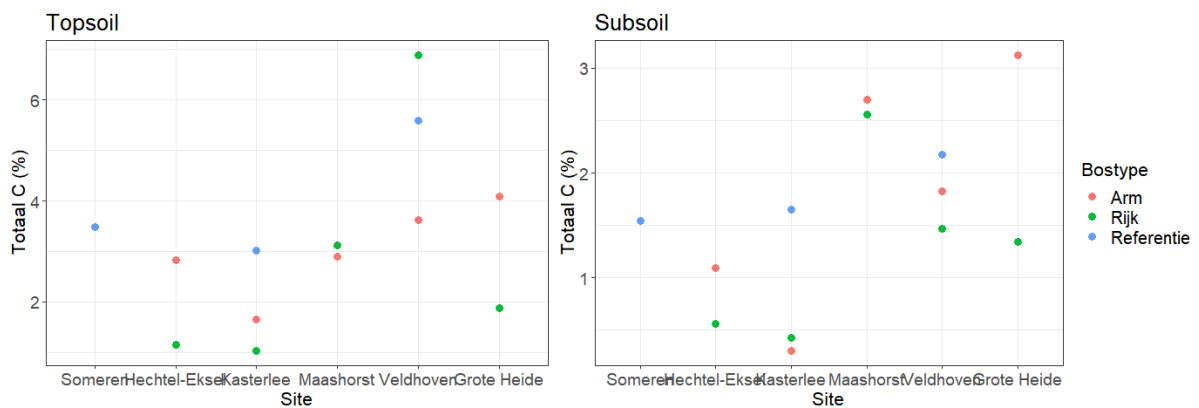
Voor de analyses werden er Lineair Mixed Models opgesteld. De verklarende variabelen zijn: het bostype, de diepte, de fractie, de respiratie, de biomassa regenwormen en het aantal mesofauna. Met behulp van de verklarende variabelen werden de response variabelen getest en deze bestaan uit de hoeveelheid koolstof in totaal, per fractie, in de labiele poel, in de stabiele poel en de stabiliteit. In het lineair mixed model werd er ook een random factor in rekening gebracht namelijk de site. De residuen werden getest op normaliteit en homoscedasticiteit. De normaliteit werd getest met de Shapiro\_Wilk test en visueel met behulp van een histogram. De homoscedasticiteit werd getest met een Levene test. Op de lineair mixed models werd een anova-test uitgevoerd om te testen of er verschillen of een effect aanwezig waren. Wanneer bij de analyse tussen de verschillende bostypes bleek dat er

verschillen aanwezig waren, werd er een TukeyHSD test uitgevoerd om te kijken tussen welke bostypes er een verschil aanwezig was. Ook bij de vergelijking van de koolstof tussen de fracties werd er een TukeyHSD test uitgevoerd wanneer de ANOVA-test aangaf dat er een verschil aanwezig was.

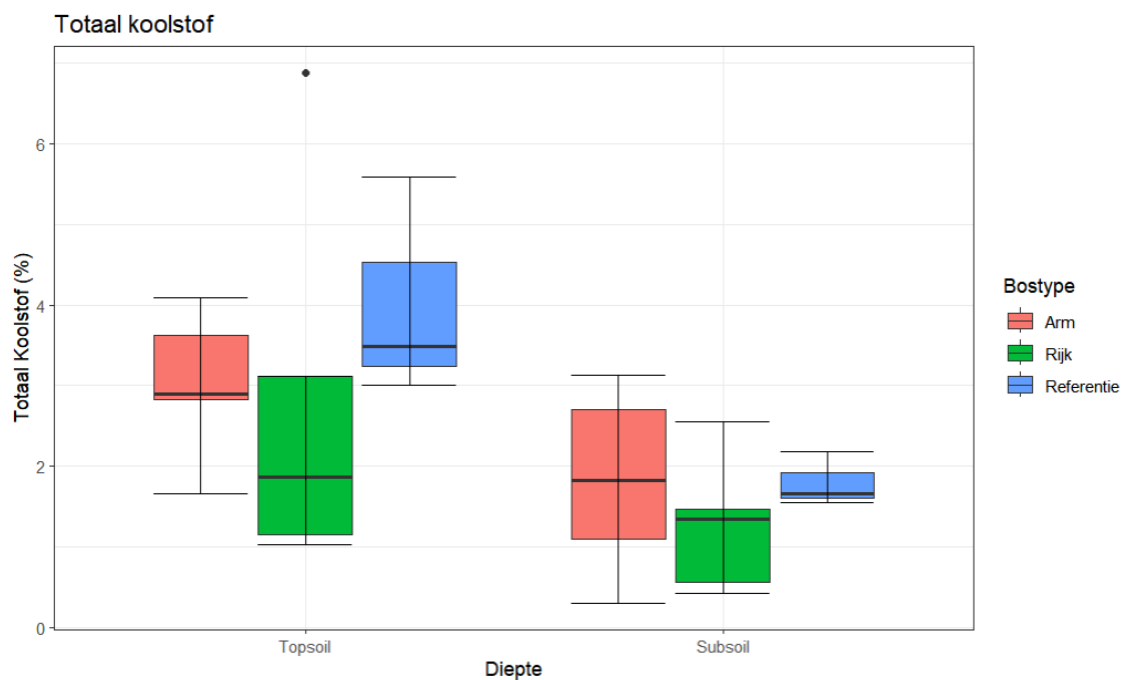
## 4 RESULTATEN

### 4.1 Totale koolstof

#### 4.1.1 Koolstof (%)



**Figuur 6: De Totale koolstof (%) per site, per bostype (Arm, Rijk, Referentie)**

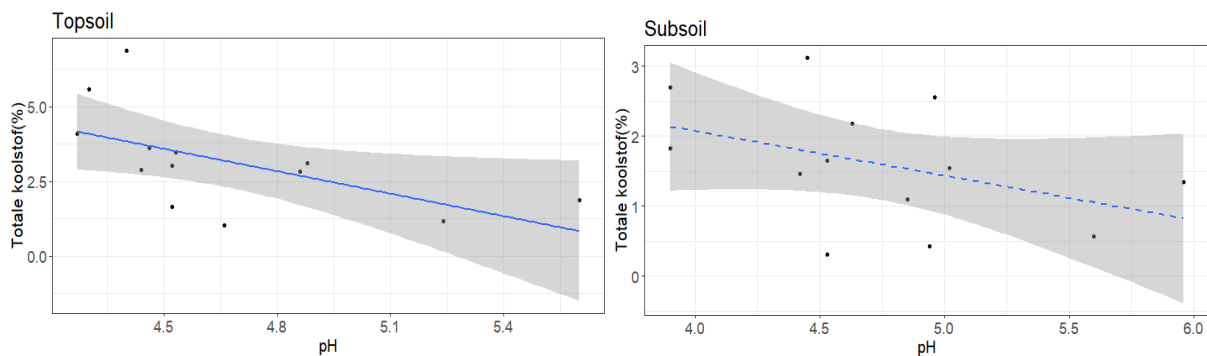


**Figuur 7: Totale hoeveelheid koolstof (%) in de topsoil en de subsoil per bostype (Arm, Referentie, Rijk)**

In de topsoil is er geen significant verschil in de totale hoeveelheid koolstof (%) tussen de verschillende bostypes (p-waarde = 0,58). In de subsoil is er ook geen significant verschil in de totale hoeveelheid koolstof (%) tussen de verschillende bostypes (p-waarde = 0,13).

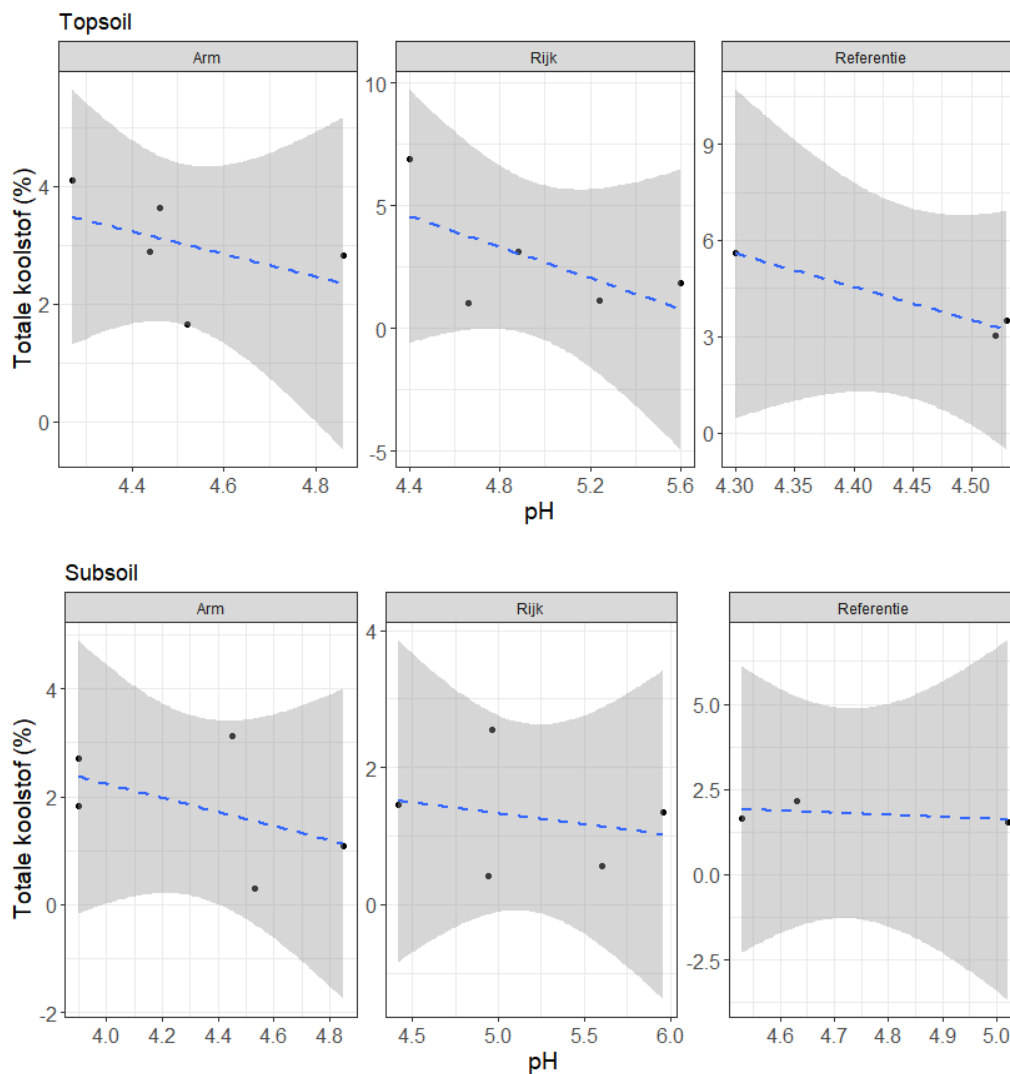
Bij het bostype “Arm” is er een significant verschil in de totale hoeveelheid koolstof (%) tussen de topsoil en de subsoil (p-waarde = 0,02). Bij het bostype “Rijk” is er geen significant verschil in de totale hoeveelheid koolstof (%) tussen de topsoil en de subsoil (p-waarde = 0,19). Bij het bostype “Referentie” is er ook geen significant verschil in de totale hoeveelheid koolstof (%) tussen de topsoil en de subsoil (p-waarde = 0,07) (figuur 7).

#### 4.1.2 pH



**Figuur 8: Totale koolstof ifv pH, onafhankelijk van het bostype**

Onafhankelijk van het bostype heeft de pH een significant effect op de totale koolstof (%) in topsoil (p-waarde = 0,05), maar niet in de subsoil (p-waarde = 0,08) (figuur 8).



**Figuur 9: Totale koolstof ifv pH per bostype, per diepte**

Per bostype heeft de pH geen significant effect op de totale hoeveelheid koolstof (%) (figuur 9). De p-waarden van de ANOVA-testen zijn terug te vinden in tabel 2.

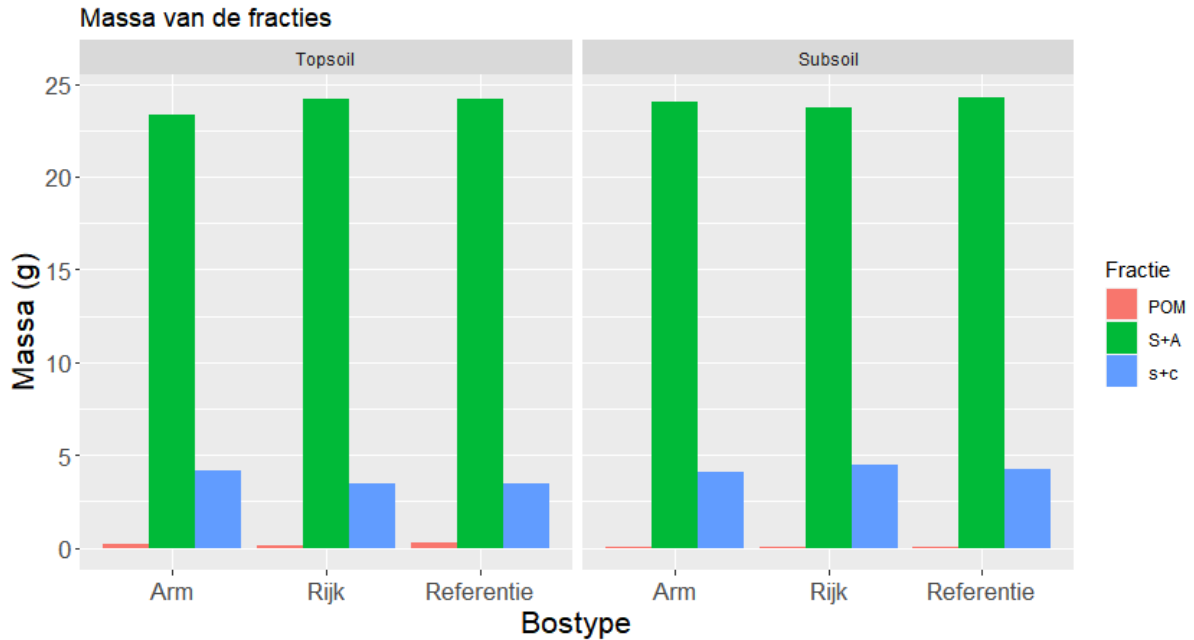
**Tabel 2: p-waarden ANOVA-test. Heeft de pH een significant effect op de totale koolstof? Het effect is significant wanneer de p-waarde < 0,05.**

	Arm	Rijk	Referentie
<b>Topsoil</b>	0,45	0,27	0,13
<b>Subsoil</b>	0,42	0,71	0,68

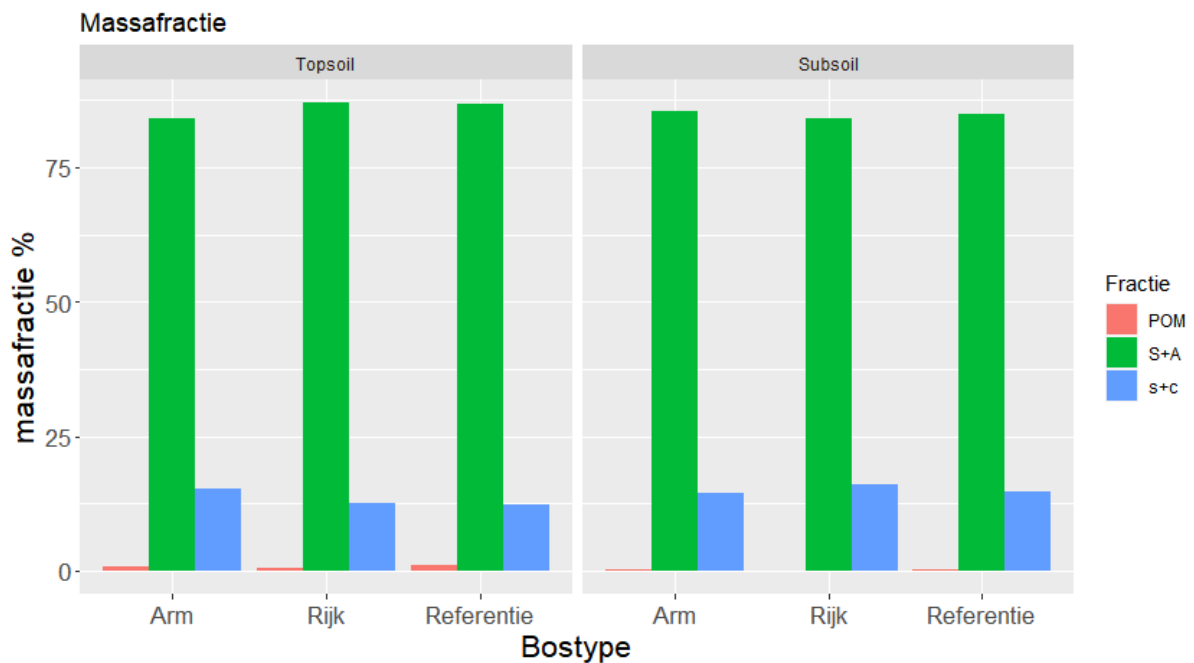
## 4.2 Koolstof fractionatie

### 4.2.1 Koolstof (%)

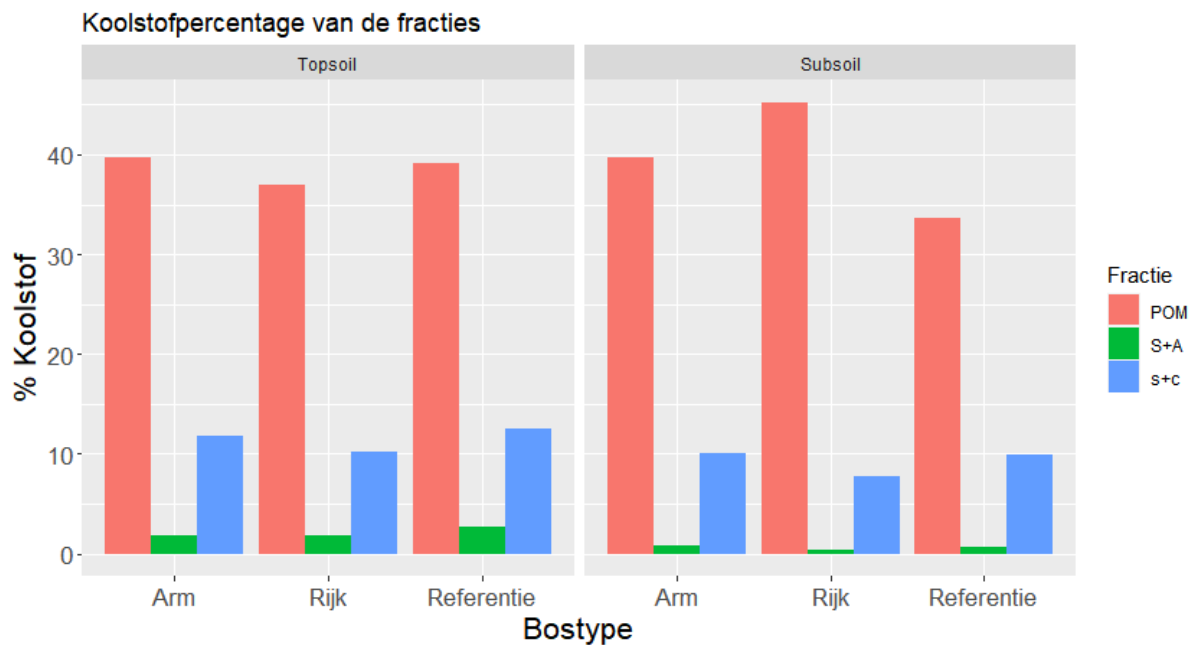
De koolstof fractionatie volgens Zimmerman et al., 2007, resulteerde in drie fracties: deeltjes organisch materiaal (POM), zand en stabiele aggregaten (S+A) en leem en klei (s+c). Op deze fracties is het percentage koolstof gemeten.



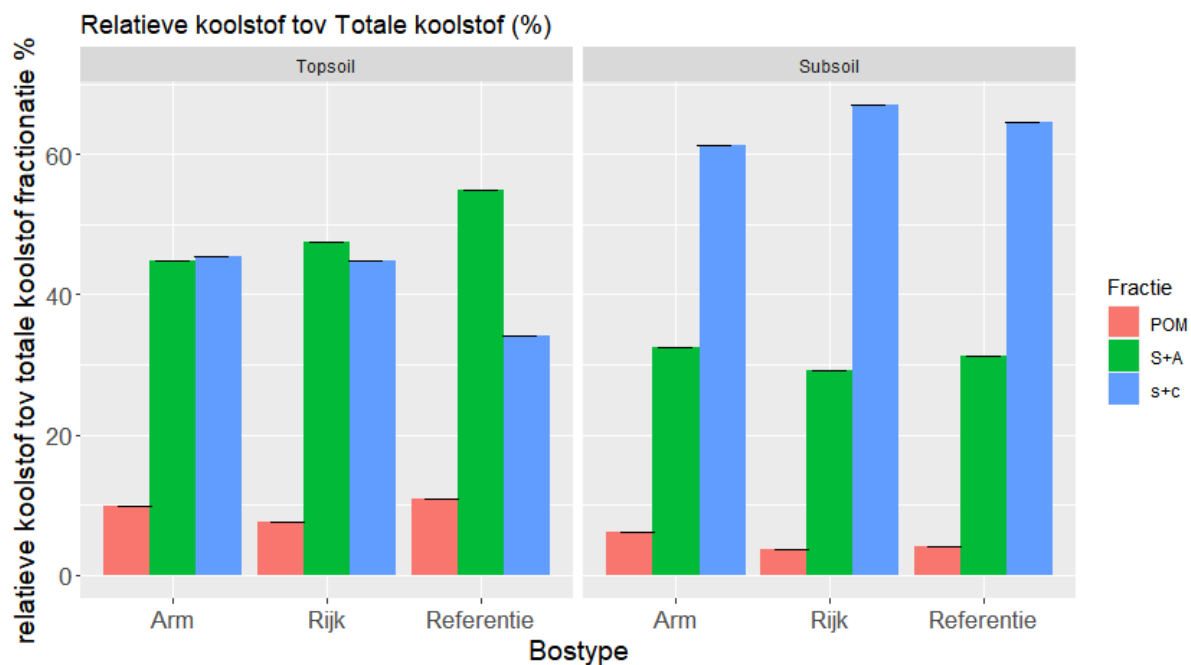
Figuur 10: Massa van de fracties, per bostype, per diepte



Figuur 11: Massafractie van koolstof fractionatie voor de topsoil en de subsoil, per bostype. Massafractie = massa van een fractie ten opzichte van de totale massa van het staal

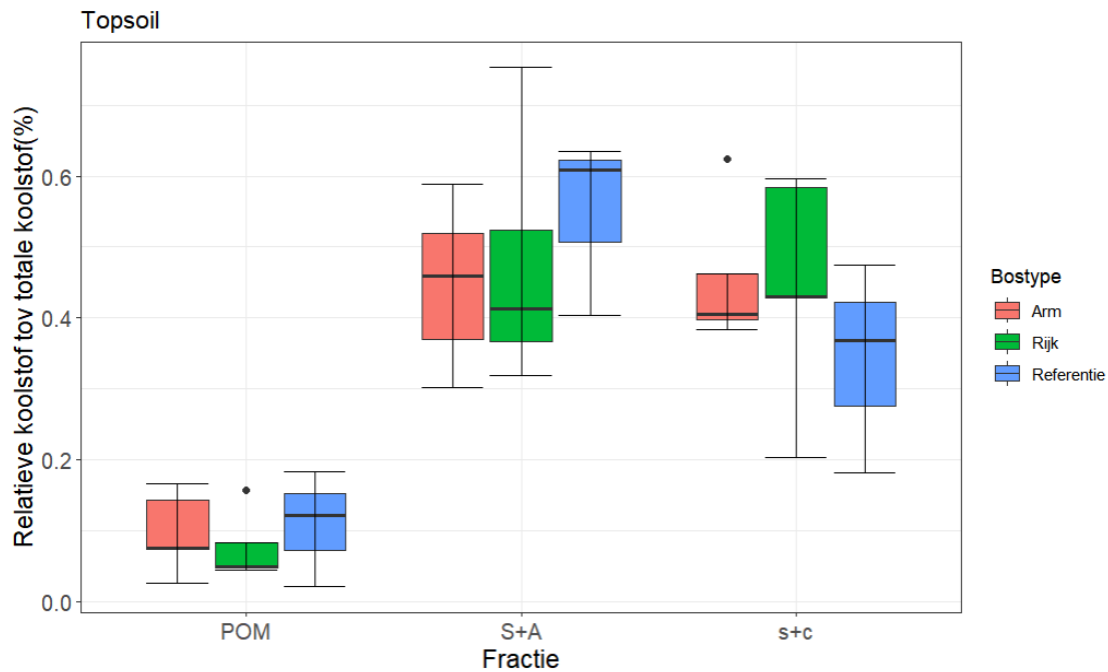


Figuur 12: Koolstofpercentages gemeten op de fracties (op 5mg POM, 10mg s+c, 50mg S+A))

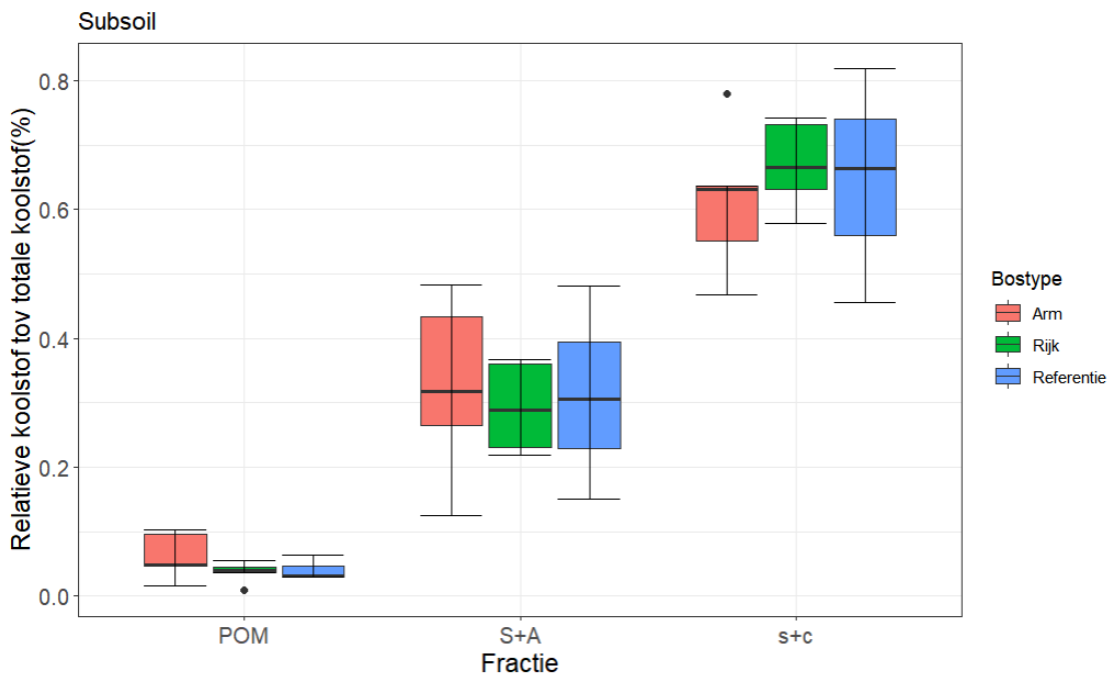


Figuur 13: Relatieve koolstof tov totale koolstof uit C-fractionatie (%) per fractie per bostype, per diepte





**Figuur 14: Relatieve hoeveelheid koolstof per fractie per bostype voor de Topsoil**



**Figuur 15: Relatieve hoeveelheid koolstof tov totale koolstof per fractie per bostype voor de Subsoil**

Er is geen significant verschil in de relatieve hoeveelheid koolstof (tov de totale koolstof)(%) van een fractie tussen de verschillende bostypes. Zowel niet voor de topsoil als voor de subsoil (figuur 14 en 15). De p-waardes zijn terug te vinden in tabel 3.

**Tabel 3: p-waardes ANOVA-test. Het verschil in relatieve hoeveelheid koolstof (%) van een fractie tussen verschillende bostypes. Het verschil is significant wanneer de p-waarde < 0,05.**

	<b>POM</b>	<b>S+A</b>	<b>s+c</b>
<b>Topsoil</b>	0,09	0,79	0,84
<b>Subsoil</b>	0,36	0,89	0,75

Er is een significant verschil in de relatieve hoeveelheid koolstof (tov totale koolstof) (%) van de fractie s+c en de fractie S+A tussen de topsoil en de subsoil bij elk bostype. Bij de POM-fractie is er enkel een significant verschil in de relatieve hoeveelheid koolstof (%) tussen topsoil en subsoil bij het bostype "Arm" (figuur 14 en 15). De p-waardes zijn terug te vinden in tabel 4.

**Tabel 4: p-waardes ANOVA-test. Verschil in relatieve hoeveelheid koolstof(%) van een fractie tussen de topsoil en subsoil, per bostype. Het verschil is significant wanneer de p-waarde < 0,05.**

<b>Topsoil VS subsoil</b>	<b>POM</b>	<b>S+A</b>	<b>s+c</b>
Arm	0,02	0,06	0,04
Rijk	0,09	0,04	0,01
Referentie	0,22	0,03	0,00

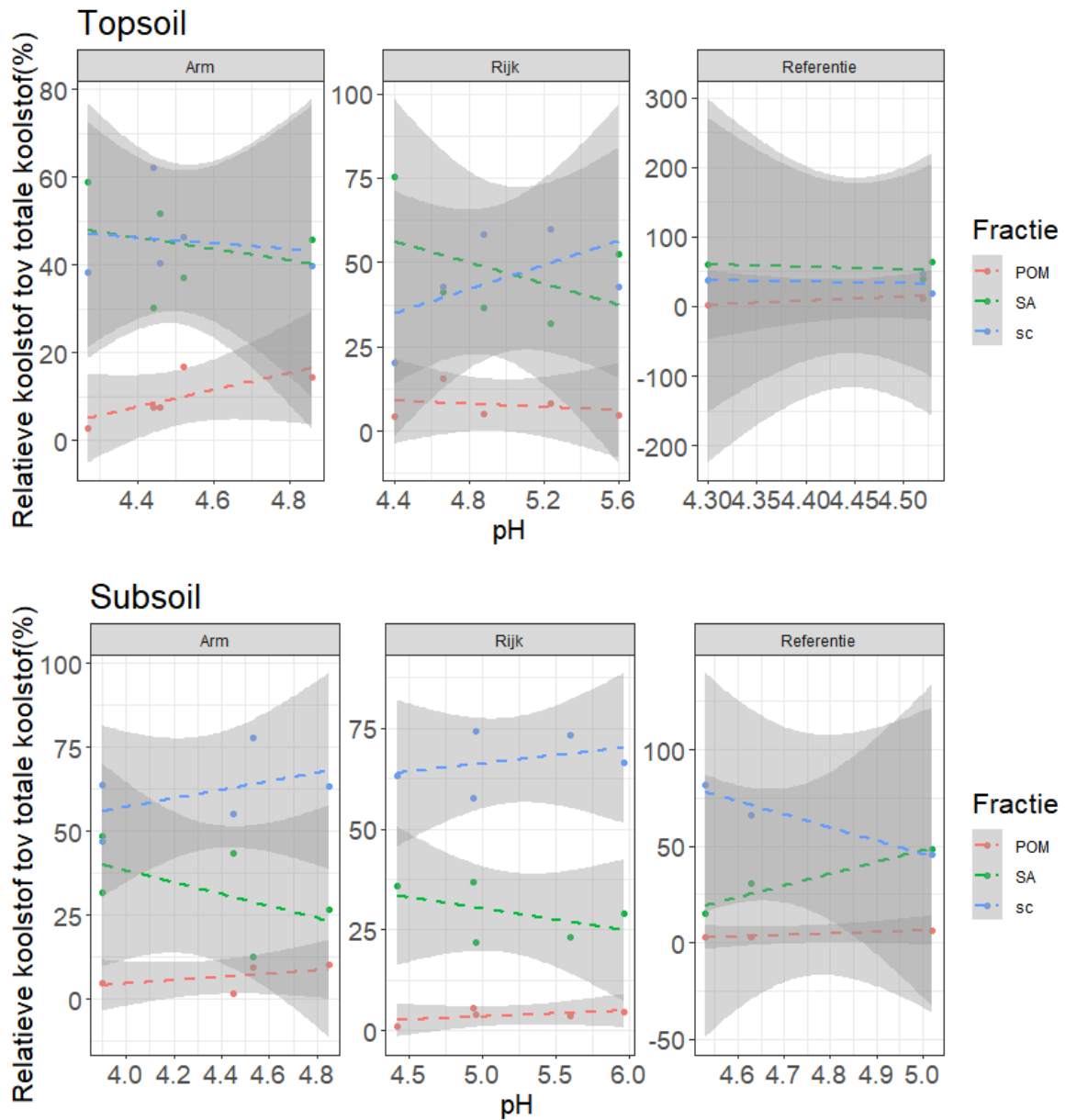
Er is een significant verschil in relatieve hoeveelheid koolstof (tov totale koolstof) (%) tussen de fracties POM en S+A en er is een significant verschil tussen de fracties POM en s+c bij de bostypes arm en rijk, zowel voor de topsoil als voor de subsoil. Tussen de fracties POM en S+A is er ook een significant verschil bij het bostype referentie in de topsoil. Tussen de fracties POM en s+c is er een significant verschil bij het bostype referentie in de subsoil. Tussen de fracties S+A en s+c is er enkel een significant verschil in de subsoil bij het bostype arm en rijk (figuur 14 en 15). De p-waardes zijn terug te vinden in tabel 5.

**Tabel 5: p-waardes TukeyHSD-test. Verschil in relatieve hoeveelheid koolstof(%) tussen de fracties, per bostype, per diepte. Er is een significant verschil wanneer de p-waarde < 0,05.**

<b>Topsoil</b>	<b>POM vs S+A</b>	<b>POM vs s+c</b>	<b>S+A vs s+c</b>
Arm	0,003	0,003	0,99
Rijk	0,01	0,02	0,96
Referentie	0,05	0,25	0,31

<b>Subsoil</b>	<b>POM vs S+A</b>	<b>POM vs s+c</b>	<b>S+A vs s+c</b>
Arm	0,03	0,0004	0,02
Rijk	0,0011	0,00	0,0001
Referentie	0,25	0,03	0,16

## 4.2.2 pH



Figuur 16: Relatieve koolstof tov totale koolstof (%) ifv pH, per fractie, per bostype

De pH heeft geen significant effect op de relatieve hoeveelheid koolstof (tov totale koolstof) (%) per fractie (figuur 16). De p-waardes van de ANOVA-testen zijn terug te vinden in tabel 6.

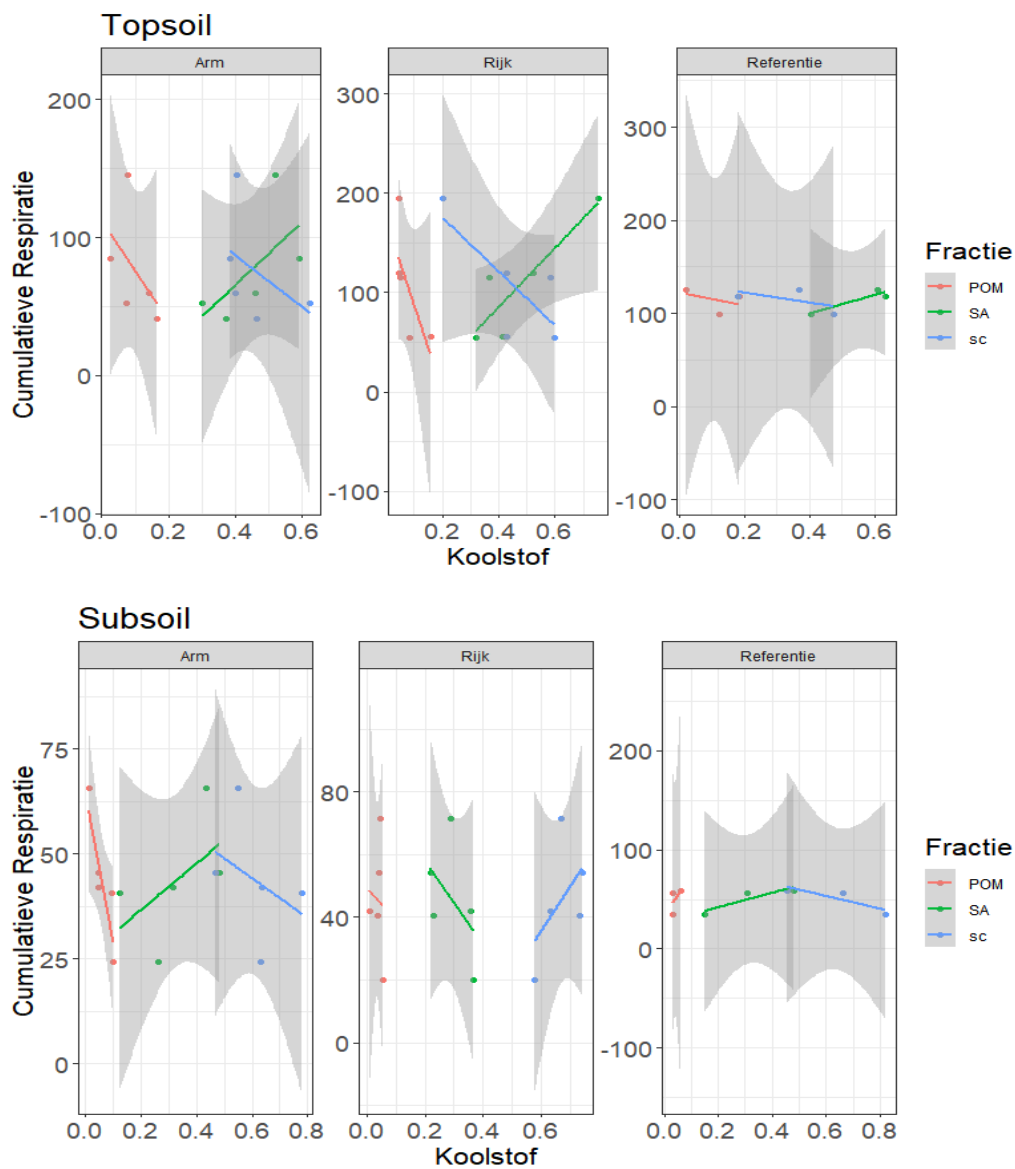
Tabel 6: p-waardes ANOVA-test. Heeft de pH een significant effect op de relatieve koolstof (%)? Het effect is significant wanneer de p-waarde < 0,05.

Topsoil	POM	S+A	s+c
Arm	0,15	0,69	0,82

Rijk	0,71	0,47	0,35
Referentie	0,22	0,76	0,87

Subsoil	POM	S+A	s+c
Arm	0,32	0,37	0,44
Rijk	0,35	0,41	0,56
Referentie	0,14	0,19	0,15

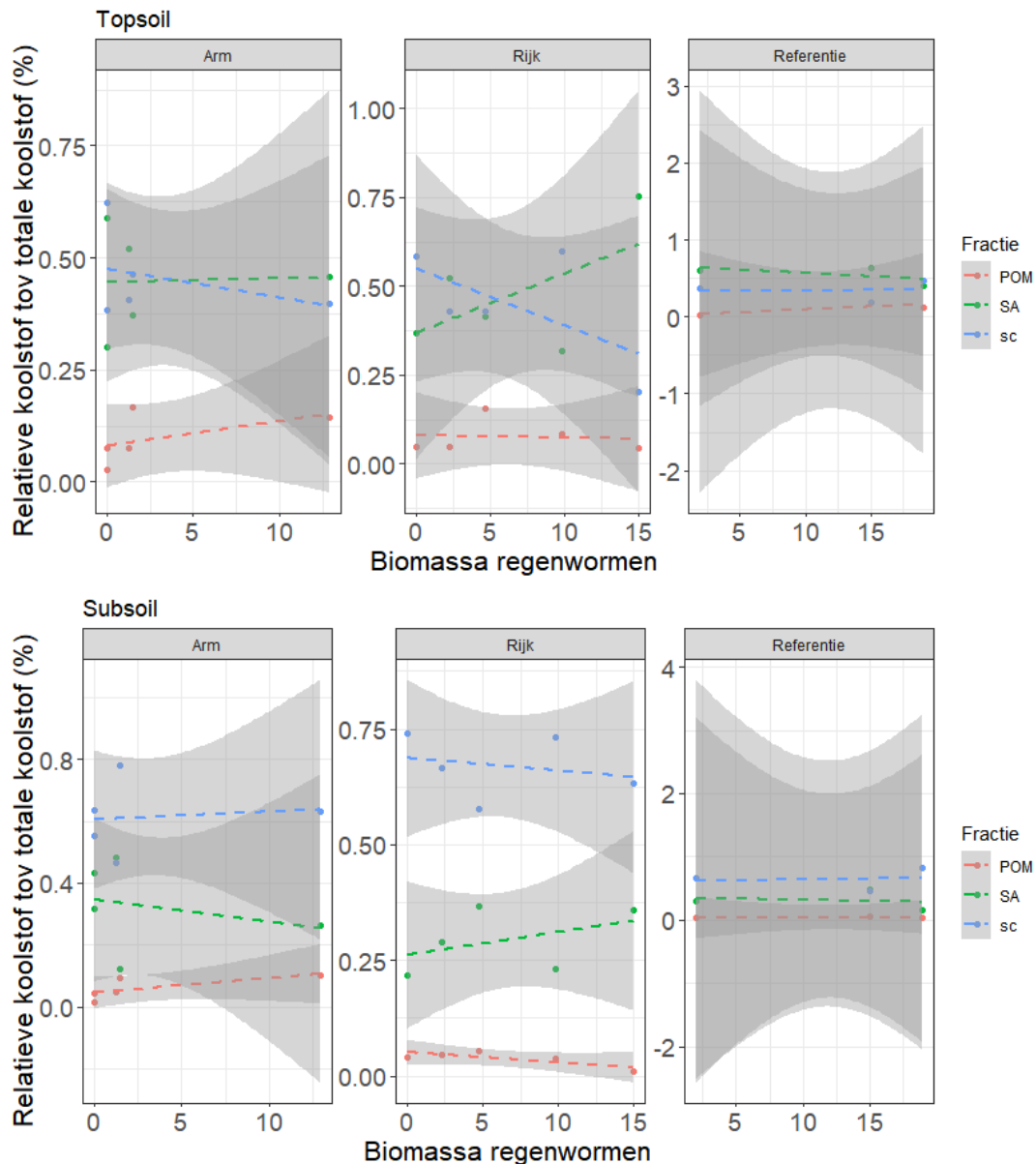
### 4.2.3 Respiratie



**Figuur 17: Cumulatieve respiratie ifv de relatieve koolstof tov totale koolstof (%) per fractie, per diepte, per bostype**

De relatieve koolstof (tov totale koolstof)(%) van de POM-fractie heeft een significant effect op de cumulatieve respiratie, bij het bostype Arm in de subsoil (p-waarde = 0,04). Er is een negatieve correlatie tussen de cumulatieve respiratie en de koolstof. De relatieve koolstof (tov totale koolstof)(%) van de S+A-fractie, heeft een significant effect op de cumulatieve respiratie bij het bostype Rijk in de topsoil (p-waarde = 0,04) Er is een positieve correlatie tussen de cumulatieve respiratie en de koolstof (figuur 17).

#### 4.2.4 Regenwormen



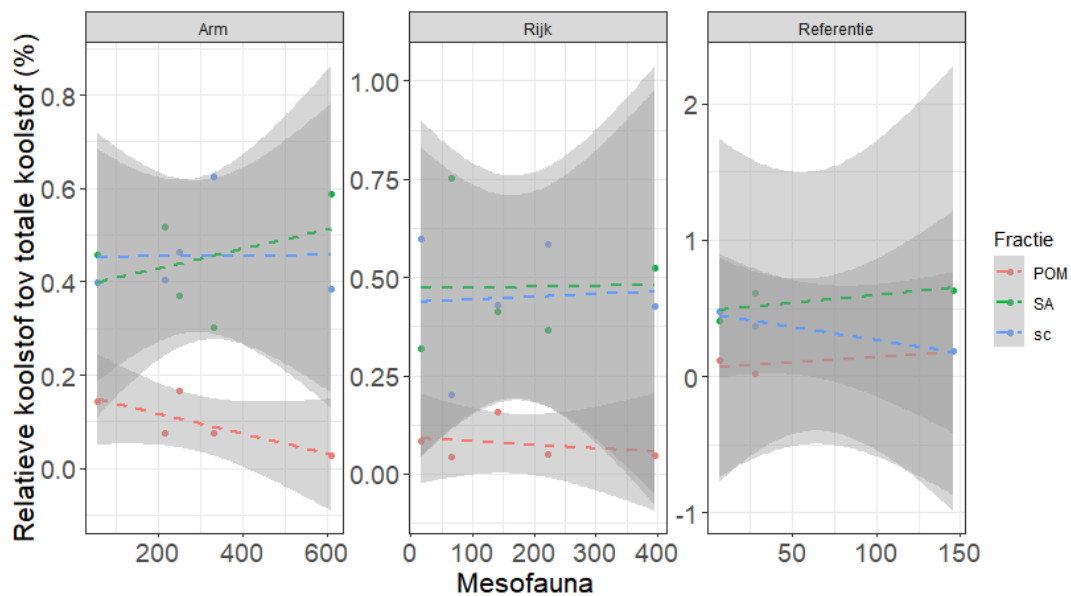
Figuur 18: Relatieve koolstof tov totale koolstof (%) (per fractie) ifv Biomassa regenwormen (g), per bostype, per diepte

De biomassa regenwormen heeft geen significant effect op de relatieve koolstof (tov totale koolstof)(%) per fractie (figuur 18). De p-waarden zijn groter dan 0,05. De p-waarden zijn terug te vinden in tabel 7.

**Tabel 7: p-waardes ANOVA-test. Heeft de biomassa regenwormen een effect op de relatieve koolstof per fractie? Het effect is significant wanneer de p-waarde < 0,05.**

Topsoil	POM	S+A	s+c
Arm	0,35	0,94	0,56
Rijk	0,87	0,30	0,27
Referentie	0,39	0,59	0,96
Subsoil	POM	S+A	s+c
Arm	0,19	0,65	0,85
Rijk	0,12	0,47	0,69
Referentie	0,79	0,88	0,91

#### 4.2.5 Mesofauna



**Figuur 19: Relatieve koolstof tov totale koolstof per fractie ifv mesofauna (aantal individuen), per bostype in de topsoil**

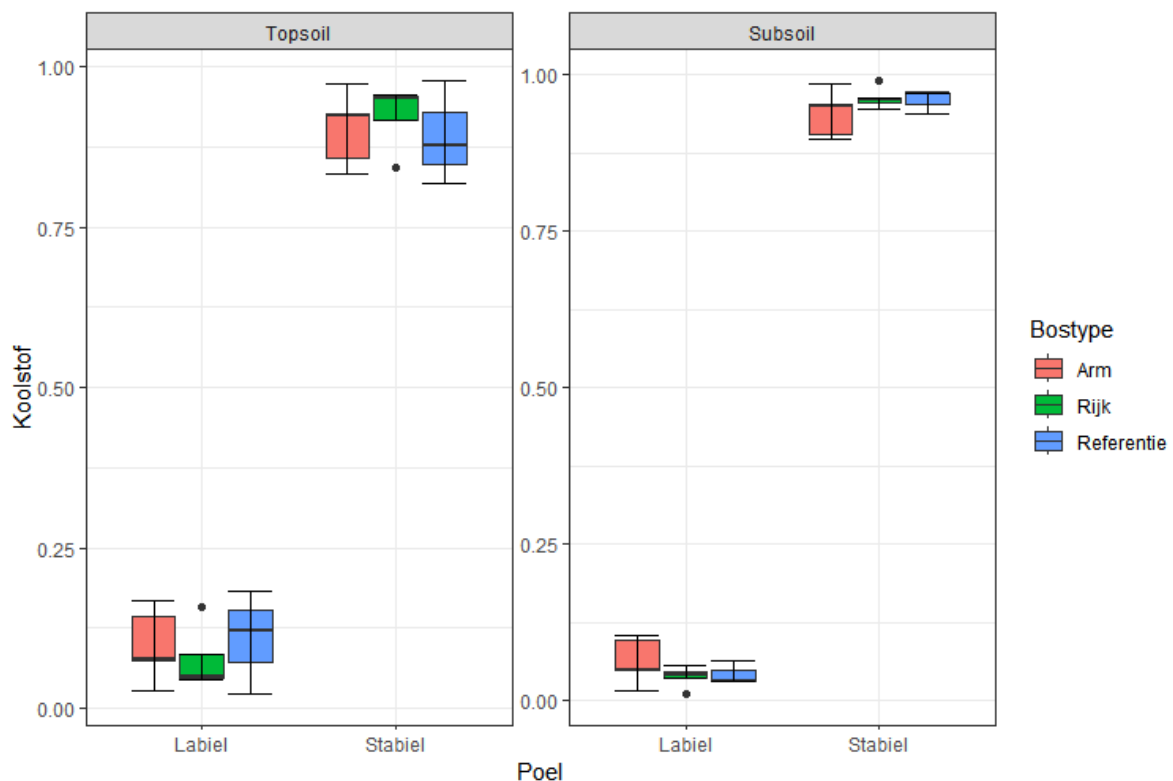
De mesofauna heeft geen significant effect op de relatieve koolstof per fractie, per bostype (figuur 19). De bekomen p-waarden zijn groter dan 0,05. De p-waarden zijn terug te vinden in tabel 8.

**Tabel 8: p-waardes ANOVA-test. Heeft het aantal mesofauna een effect op de relatieve koolstof per fractie? Het effect is significant wanneer de p-waarde <0,05.**

	POM	S+A	s+c
Arm	0,13	0,54	0,98
Rijk	0,65	0,98	0,92
Referentie	0,51	0,51	0,14

### 4.3 Stabiliteit

De verschillende fracties kunnen onderverdeeld worden in een labiele poel (POM) en een stabiele poel (S+A en s+c).



**Figuur 20: Koolstofopslag in een labiele en stabiele poel, per bostype, per diepte**

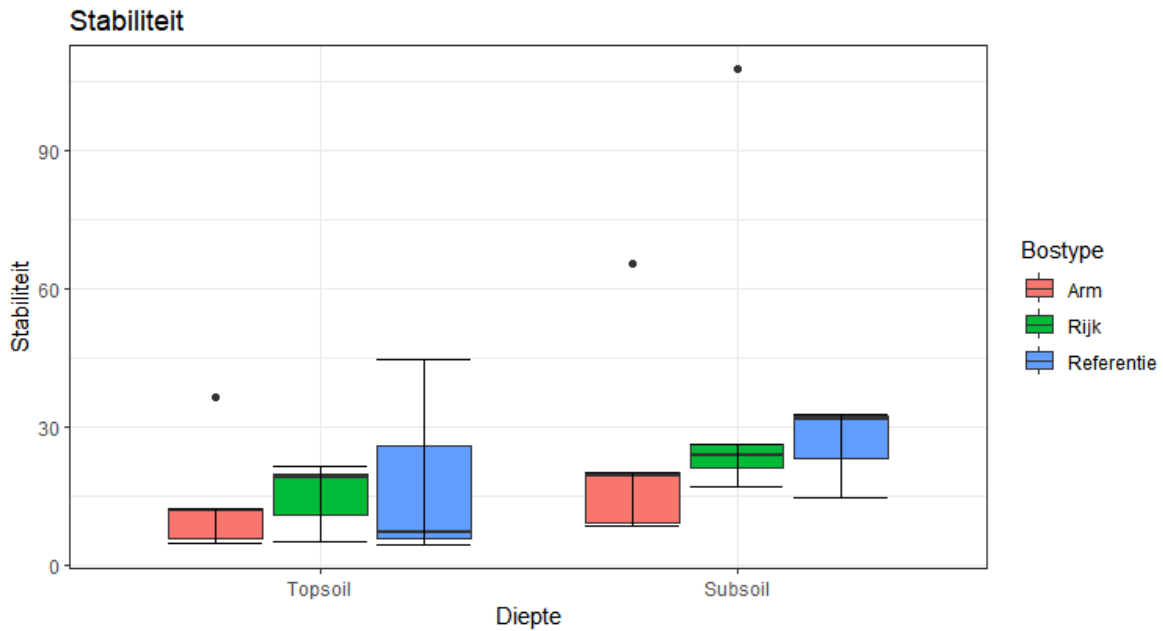
Er is geen significant verschil in koolstofhoeveelheid tussen de verschillende bostypes, zowel niet voor de labiele poel (p-waarde = 0,09) als de stabiele poel (p-waarde = 0,09), voor de topsoil. En er is geen significant verschil in koolstofhoeveelheid tussen de verschillende bostypes, zowel niet voor de labiele poel (p-waarde = 0,35) als de stabiele poel (p-waarde = 0,35), voor de subsoil (figuur 20).

Er is een significant verschil in koolstofhoeveelheid in de labiele poel tussen de topsoil en de subsoil bij het bostype Arm (p-waarde = 0,02).

Er is een significant verschil in koolstofhoeveelheid tussen de labiele en de stabiele poel bij elk bostype in de topsoil en de subsoil. De p-waardes zijn terug te vinden in tabel 9.

Tabel 9: p-waardes ANOVA-test. Verschil in koolstofhoeveelheid tussen de labiele pool en de stabiele pool. Het verschil is significant wanneer de p-waarde < 0,05.

Labiël vs Stabiël	Arm	Rijk	Referentie
Topsoil	< 0,0001	< 0,0001	0,0044
Subsoil	< 0,0001	< 0,0001	0,0003

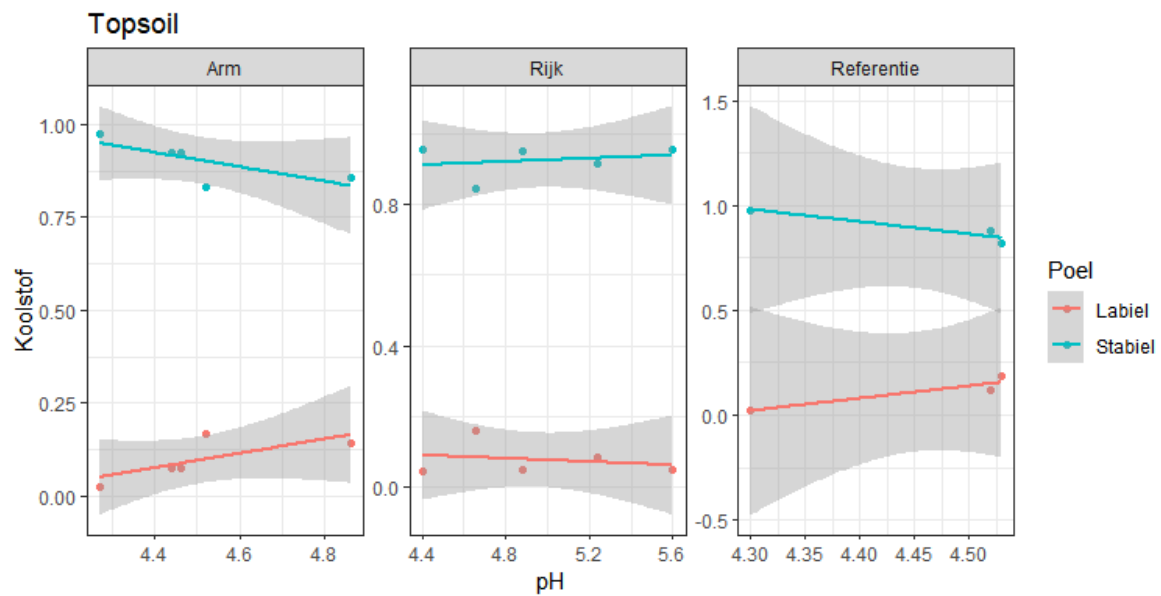


Figuur 21: Stabiliteit (=Stabiël/Labiël) koolstof per bostype, per diepte

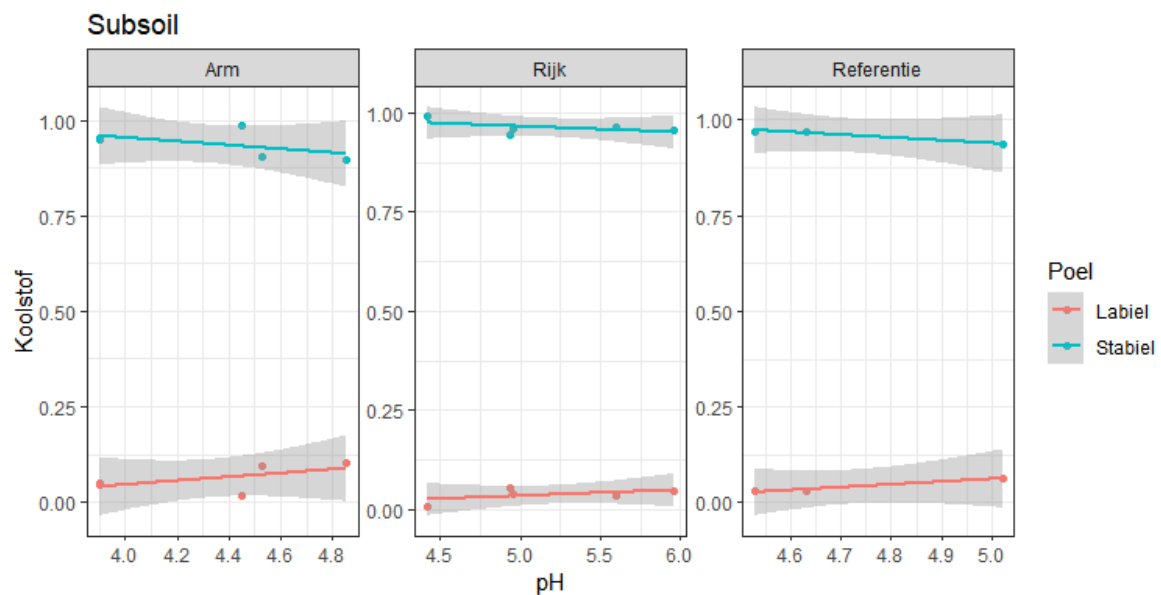
Er is geen significant verschil in de stabiliteit van de koolstof tussen de verschillende bostypes (p-waarde = 0,36) voor de topsoil. En er is geen significant verschil in de stabiliteit van de koolstof tussen de verschillende bostypes (p-waarde = 0,52), voor de subsoil (figuur 21).



### 4.3.1 pH



**Figuur 22: Hoeveelheid koolstof per poel ifv de pH, per bostype, in de topsoil**



**Figuur 23: Hoeveelheid koolstof per poel ifv de pH, per bostype, in de subsoil**

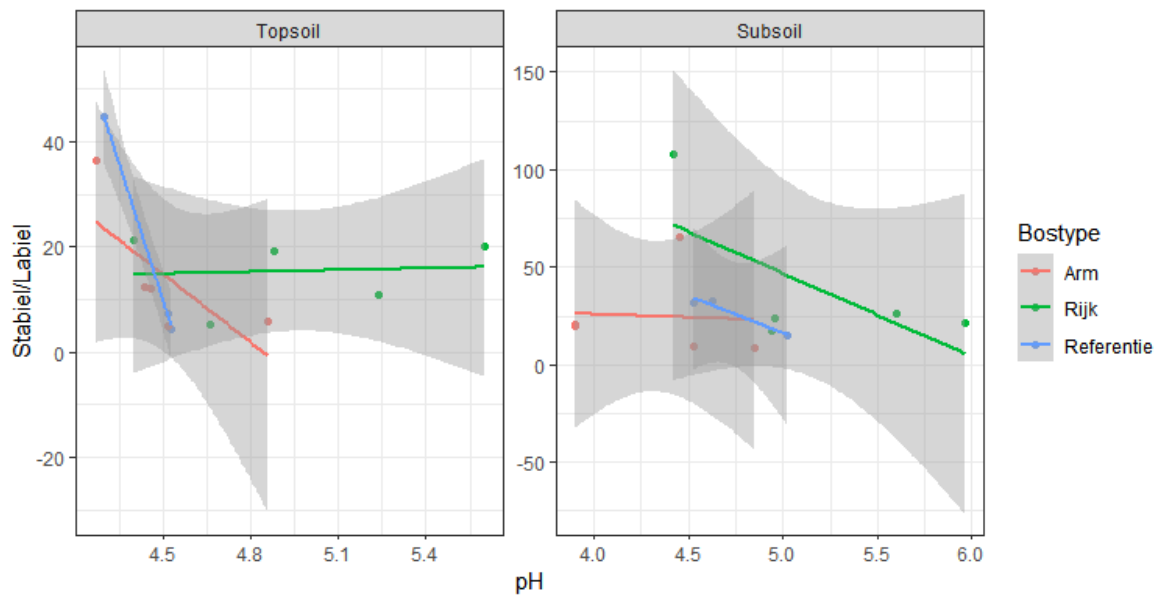
Zowel in de labele als de stabiele poel heeft de pH geen significant effect op de koolstof, bij geen enkel bostype (figuur 22 en 23). De p-waarden zijn terug te vinden in tabel 10.

**Tabel 10: p-waardes ANOVA-test. Hoeveelheid koolstof ifv de pH. Het effect is significant wanneer de p-waarde < 0,05.**

Topsoil	Stabiele	Labele
---------	----------	--------

Arm	0,15	0,15
Rijk	0,71	0,71
Referentie	0,22	0,22

Subsoil	Stabiel	Labiël
Arm	0,32	0,32
Rijk	0,35	0,35
Referentie	0,14	0,14



**Figuur 24: Stabiel/labiel verhouding ifv de pH, per bostype, in de topsoil en de subsoil**

De pH heeft enkel een significant effect op de stabiel/labiel verhouding in de topsoil bij het bostype Referentie ( $p$ -waarde = 0,01) (figuur 24).

## 5 DISCUSSIE

---

### 5.1 Boomsoorteffect op de koolstofopslag en stabiliteit

#### 5.1.1 Totale koolstof

De resultaten binnen dit onderzoek geven aan dat er in de topsoil en de subsoil geen verschil is in de totale koolstofopslag (%) tussen de verschillende bostypes. Er zijn al verschillende studies uitgevoerd over het effect van rijk- en armstrooiselsoorten op de koolstofopslag in de bodem, met verschillende resultaten (Boča & Van Miegroet, 2017; Cremer et al., 2016; Díaz-Pinés et al., 2011; Vesterdal et al., 2008). Er zijn studies, uitgevoerd in Europese mediterrane bossen, die aantonen dat de totale koolstofopslag hoger is bij arm-strooiselsoorten dan bij rijk-strooiselsoorten (Cremer et al., 2016; Díaz-Pinés et al., 2011). Andere studies tonen aan dat de totale koolstofopslag hoger is onder rijk-strooiselsoorten (Boča & Van Miegroet, 2017). Nog andere studies tonen aan dat de koolstofconcentraties in de minerale bodem niet beïnvloed worden door de boomsoorten (Vesterdal et al., 2008). Dit komt overeen met de resultaten in dit onderzoek. De effecten van boomsoorten op de koolstofopslag is groter in de organische laag dan in de minerale bodem (Reich et al., 2005). Dit komt omdat de mechanismen die zorgen voor de stabilisatie van organisch materiaal in de minerale bodem (bv. organo-minerale interacties) werken over een langere tijdschaal dan de processen die zorgen voor het behoud van organisch materiaal in de organische laag (Mueller et al., 2012).

Er is wel een verschil tussen de topsoil en de subsoil bij het bostype arm. Dit komt omdat de concentratie aan organische stof in het bodemoppervlak over het algemeen hoger is dan dieper in het bodemprofiel, de ondergrond is verre van verzadigd met organisch materiaal (Kell, 2012). De koolstofconcentratie daalt met een toenemende diepte (Díaz-Pinés et al., 2011).

#### 5.1.2 Koolstof fractionatie

Dit onderzoek geeft aan dat er geen verschil is in de relatieve hoeveelheid koolstof van een fractie tussen de verschillende bostypes. Tussen de verschillende fracties zijn er wel verschillen in de hoeveelheid koolstof. Onafhankelijk van het bostype zijn er verschillen tussen POM en S+A ( $POM < S+A$ ) en POM en s+c ( $POM < s+c$ ) in de topsoil en een verschil tussen S+A en s+c ( $S+A < s+c$ ) in de subsoil. Bij de referentieplots is er een verschil tussen de POM en S+A ( $POM < S+A$ ) in de topsoil en een verschil tussen POM en s+c ( $POM < s+c$ ) in de subsoil (percentages appendix).

Studies hebben aangetoond dat er onder loofbomen meer koolstof aanwezig is op de s+c fractie dan onder coniferen (Boča & Van Miegroet, 2017; Dobarco & Van Miegroet, 2014; Laganière et al., 2011; Woldeselassie et al., 2012). Kleinere mineralen, voornamelijk aanwezig als kleideeltjes ( $< 2 \mu m$ ), beschermen het organisch materiaal het meest efficiënt. De mineralen kunnen het organisch materiaal beschermen tegen afbraak door adsorptie aan minerale en organische bodemoppervlakten (Jones & Edwards, 1998). Dit komt overeen met de resultaten van dit onderzoek waarbij de s+c fractie een groot deel van de totale koolstof bevat, voornamelijk in de subsoil. Verschillende studies geven aan dat er onder coniferen meer

koolstof aanwezig is op de POM fractie dan onder loofbomen (Giardina & Rhoades, 2001; Olsen & Van Miegroet, 2010; Woldeselassie et al., 2012).

Er zijn wel verschillen tussen de topsoil en de subsoil. Voor de fracties S+A en s+c geldt dit voor elk bostype. De koolstofhoeveelheid van de S+A fractie is groter in de topsoil, voor de s+c fractie is deze groter in de subsoil. Voor de POM-fractie is dit verschil enkel bij het bostype Arm waarbij de hoeveelheid in de topsoil groter is.

### **5.1.3 Stabiliteit**

De resultaten van dit onderzoek geven aan dat er geen verschil is in koolstofopslag tussen de verschillende bostypes voor de labiele pool, de stabiele pool en de stabiliteit. Er is wel een verschil tussen de topsoil en de subsoil bij het bostype arm in de labiele pool. De koolstofopslag verschilt ook tussen de labiele en stabiele pool bij elk bostype.

Voor de stabiliteit van koolstof in de bodem heeft de opslag in de minerale bodem de voorkeur omdat deze minder gevoelig is aan verstoring (Jandl et al., 2007). Studies hebben aangetoond dat er onder loofbomen meer koolstof aanwezig is op de s+c fractie dan onder coniferen (Boča & Van Miegroet, 2017; Dobarco & Van Miegroet, 2014; Laganière et al., 2011; Woldeselassie et al., 2012). Hierdoor is het organisch materiaal beter beschermd tegen afbraak wat ten goede komt aan de stabiliteit van het organisch materiaal (Boča & Van Miegroet, 2017).

Laganière et al. (2017) hebben aangetoond dat de stabiliteit van koolstof onder loofbomen hoger is dan onder coniferen. Het organisch materiaal onder loofbomen is minder goed afbreekbaar (Giardina et al., 2001; Laganière et al., 2013; Woldeselassie et al., 2012). Organisch materiaal dat geassocieerd is met silt en klei partikels, voornamelijk aanwezig onder loofbomen, wordt als erg stabiel beschouwd omdat de organo-minerale associaties een van de sterkste chemische bindingen zijn om koolstofverliezen via microbiële afbraak, uitloging of erosie te beperken (Dungait et al., 2012; Mikutta et al., 2006; Six et al., 2002b; von Lützow et al., 2008b). De POM fractie, voornamelijk aanwezig onder coniferen, heeft geen chemische bindingen tussen koolstof en mineralen en is gevoeliger voor veranderingen in de omgeving of bodemverstoringen (Six et al., 2002b; von Lützow et al., 2008b).

De diepte heeft ook invloed op de stabiliteit van koolstof. Diepere lagen zijn vaak kouder, minder belucht en voedselarm van de bovenste lagen. Hierdoor wordt de microbiële activiteit en dus de koolstofverliezen beperkt (Dungait et al., 2012). Het organisch materiaal in de bovenste laag is ook gevoeliger voor milieuverstoringen, beheer enzovoort (Kishchuk et al., 2016). Loofbomen slaan minder koolstof op in de bovenste lagen dan coniferen, maar onder loofbomen is er wel meer verschuiving van de koolstof naar diepere lagen in de bodem. Dus de aanwezigheid van loofbomen bevordert de stabiliteit van de koolstof in de bodem (Augusto et al., 2015; Boča et al., 2014; Vesterdal et al., 2013).

## **5.2 Effect van de pH op de koolstofopslag en stabiliteit**

De resultaten van dit onderzoek geven aan dat de pH geen effect heeft op de totale koolstofopslag, de opslag op de fracties en op de labiele en stabiele pool. De pH heeft wel een effect op de stabiliteit in de topsoil bij het bostype referentie.

De pH heeft een negatieve relatie met de hoeveelheid koolstof in de bodem. Bij een lage pH wordt de afbraak van organische stof verhinderd omdat er minder afbraakorganismen aanwezig zijn. Hierdoor is er een ophoping van het organische materiaal in de bodem en dus een verhoging van koolstof hoeveelheid (Mueller et al., 2012; Vesterdal et al., 2008). Een lage pH leidt tot een verminderde activiteit van regenwormen en dus een vermindering van de bioturbatie. Dit zorgt voor een andere verticale verdeling van koolstof in de bodem (Vesterdal et al., 2013). Studies tonen aan dat er een stijging is van de totale koolstofopslag in de topsoil (Augusto et al., 2015; Boča et al., 2014; Vesterdal et al., 2008). De effecten op diepere bodemlagen zijn minder duidelijk. Enkele studies hebben wel aangetoond dat er een daling is in totale koolstofopslag in de subsoil wanneer bioturbatie verhinderd wordt (Frouz et al., 2013; Oostrá et al., 2006).

Een verandering in pH heeft effecten op de stabilisatiemechanismen in de minerale bodem en verlaagt de stabiliteit van de koolstof (Desie et al., 2021). Bij een lage pH zijn er minder macro- en mesofauna aanwezig, dit zorgt voor een vermindering van organo-minerale associaties en minder aggregaten (Briones, 2014). Dit resulteert in minder koolstof op de minerale fracties (s+c en S+A) en meer koolstof op de organische fractie (POM) (G. Angst et al., 2019; Desie et al., 2019; Giannetta et al., 2019; Laganière et al., 2011).

## **5.3 Effect van het bodemleven op de koolstofopslag**

### **5.3.1 Respiratie**

Dit onderzoek geeft aan dat de invloed van de hoeveelheid koolstof op de cumulatieve respiratie enkel in de topsoil aanwezig is. Bij het bostype rijk heeft de S+A fractie een effect, bij bostypes arm heeft de POM fractie een effect op de koolstof. De koolstof op de S+A fractie heeft een positieve correlatie met de respiratie. Wanneer er meer koolstof aanwezig is, dan stijgt de respiratie. Bij de POM fractie is er een negatieve correlatie aanwezig. Wanneer de relatieve hoeveelheid koolstof op de POM fractie laag is, is er een hoge respiratie.

In eerdere studies werd via de cumulatieve respiratie aangetoond dat de organische koolstof onder coniferen beter beschikbaar was voor microbiële decompositie dan de organische koolstof onder loofbomen, in de topsoil. Plaatsen waar de organische koolstof het meest afbreekbaar was, hadden ook de kleinste koolstof-poelen in de minerale bodem (Giardina et al., 2001; Moukouri et al., 2006; Woldeselassie et al., 2012). In een studie werd aangetoond dat de respiratie een negatieve correlatie heeft met de hoeveelheid koolstof in de bodem. Wanneer de respiratie daalt, stijgt de koolstofopslag in de bodem (Frouz et al., 2013). De coating van organisch materiaal door kleideeltjes zorgt voor een bescherming van het organisch materiaal wat de activiteit van bodemfauna zou verminderen, met een hogere koolstofopslag als gevolg (Six et al., 2002b). Onder coniferen is er een hogere afbraak van POM waargenomen met een verhoogde respiratie tot gevolg (Giardina & Rhoades, 2001; Laganière et al., 2013; Olsen & Van Miegroet, 2010). Onderzoek heeft aangetoond dat er een toename is in respiratie wanneer de hoeveelheid koolstof in de bodem hoger is (Sørensen et al., 2006). Dit komt deels overeen met dit onderzoek waarbij er een toename was in de respiratie bij een hogere hoeveelheid koolstof op de S+A fractie, maar een lage respiratie bij een lage hoeveelheid koolstof op de POM fractie.

### 5.3.2 Regenwormen en mesofauna

Dit onderzoek geeft aan dat de biomassa regenwormen en de mesofauna geen effect hebben op de hoeveelheid koolstof opgeslagen per fractie. Dit is in tegenstelling met de hypothese die stelde dat de regenwormen en mesofauna wel een effect zouden hebben.

De kwaliteit van strooisel heeft een invloed op de microbiële decompositie en decompositie door mesofauna, die op hun beurt invloed hebben op de koolstofopslag (Wardle et al., 2004). Doordat mesofauna zich voedt met strooisel wordt het organisch materiaal in de bodem verplaatst (Frouz, 2018). Onderzoeken hebben aangetoond dat het strooisel sneller van het bodemoppervlak zal verdwijnen wanneer er bodemfauna aanwezig is (Frouz et al., 2015; Kampichler & Bruckner, 2009; Wall et al., 2008). Frouz et al. (2015) heeft ook vastgesteld dat het strooisel niet enkel van het oppervlak verwijderd wordt, maar een deel wordt ook opgenomen in de minerale laag. Het organisch materiaal, afkomstig van het strooisel, wordt omgezet in ontlasting. Deze ontlasting kan afgezet worden onder de strooisellaag of dieper in de bodem terecht komen via doorsijpelend water (Frouz et al., 2015). De ontlasting breekt minder snel af dan het strooisel. Dieper in de bodem is de ontlasting namelijk onderhevig aan stabielere condities (bv. minder verstoring door mesofauna) dan het strooisel op het bodemoppervlak (Špaldoňová & Frouz, 2014). Dit is in tegenstelling met een onderzoek van Coulis et al. (2016). Dieper in de bodem brak de ontlasting sneller af dan het strooisel op het bodemoppervlak (Coulis et al., 2016).

Regenwormen spelen een rol bij de verplaatsing van organisch materiaal naar diepere bodemlagen en afbraak van organisch materiaal. Een hoge aanwezigheid van regenwormen leidt tot een verhoogde afbraak van organisch materiaal, waardoor het koolstofpercentage lager is (Reich et al., 2005). Regenwormen verplaatsen organisch materiaal via bioturbatie, waarbij het organisch materiaal gemengd wordt met de bodemdeeltjes. Onderzoek in Noord-Amerikaanse bossen heeft vastgesteld dat er een hogere koolstofopslag was als gevolg van bioturbatie door regenwormen (Wironen & Moore, 2006). Maar bioturbatie zorgt ook voor meer zuurstof in de bodem. Er is dan meer respiratie aanwezig wat leidt tot lagere koolstofgehalten (Frouz et al., 2013; Kristensen et al., 2012). Regenwormen kunnen het organisch materiaal ook beschermen door biogene structuren te vormen, hierin wordt koolstof gestabiliseerd door organo-minerale associaties (Vidal et al., 2016), of door vorming van aggregaten in regenwormafgietsels (Six et al., 2004). Onderzoek van Frouz et al. (2013) heeft een positieve correlatie aangetoond tussen de koolstofopslag en de hoeveelheid regenwormen.

## 6 CONCLUSIE

---

In dit onderzoek werd de invloed van arm- en rijkstrooiselsoorten op koolstof in zandbodems geëvalueerd. Er werd gekeken naar de invloed van het bostype op de totale hoeveelheid koolstof en op de stabiliteit van de koolstof via de relatieve hoeveelheid koolstof van een fractie ten opzichte van de totale hoeveelheid koolstof (bekomen na de fractionatie). Verder werd er nagegaan of er een verschil was in diepte, zowel voor de totale hoeveelheid koolstof als voor de stabiliteit. Ten slotte is er nog nagegaan of de pH, de respiratie, de biomassa regenwormen en de aanwezigheid van mesofauna een effect hebben op de stabiliteit.

In dit onderzoek heeft het bostype geen effect op de totale koolstofopslag in de bodem, de relatieve koolstof van een fractie en ook niet op de stabiliteit. Dit zou kunnen komen doordat de effecten van boomsoorten op de koolstof in de bodem kleiner zijn in de minerale laag dan in de organische laag.

Tussen de verschillende fracties zijn er verschillen in de relatieve hoeveelheid koolstof of de bijdrage van een fractie aan de totale hoeveelheid koolstof. In dit onderzoek is de hoeveelheid op de POM fractie kleiner dan de S+A fractie en de s+c fractie in de topsoil, onafhankelijk van het bostype. In de subsoil was de hoeveelheid op de s+c fractie groter dan de S+A fractie. De kleideeltjes, in de s+c fractie, beschermen het organisch materiaal namelijk beter tegen afbraak door organo-minerale associaties, wat ten goede komt aan de stabiliteit van het organisch materiaal. De POM fractie heeft geen chemische bindingen tussen de koolstof en de mineralen in de bodem waardoor het gevoeliger is voor verstoringen en afbraak. Het is dus belangrijk om hier in het beheer rekening mee te houden.

De diepte heeft een invloed op de totale koolstofopslag en op de stabiliteit. De totale koolstofopslag, de koolstof op de POM-fractie en op de S+A fractie bij armstrooiselsoorten is hoger in de topsoil, dit komt doordat de concentratie aan organische stof in het bodemoppervlak over het algemeen hoger is dan dieper in het bodemprofiel. Dit komt doordat het strooisel van armstrooiselsoorten minder goed afbreekbaar is en dus zal accumuleren op de bodem. Voor de s+c fractie is deze groter in de subsoil. Diepere lagen zijn vaak kouder en voedselarmer waardoor de afbraak van het organisch materiaal geremd wordt door een verminderde activiteit van bodemfauna. Het organisch materiaal in de bovenste lagen is gevoeliger voor verstoringen. Voor de stabiliteit van koolstof wordt best de voorkeur gegeven aan opslag in de minerale bodem omdat deze minder gevoelig is aan verstoring.

In dit onderzoek heeft de pH geen effect op de totale koolstofopslag en enkel een effect op de stabiliteit bij het bostype referentie. Dit gaat tegen de hypothese in die stelde dat de pH wel een effect zou hebben op de koolstofopslag en stabilisatie. Een lage pH zorgt namelijk voor afname van de stabilisatiemechanismen.

De hoeveelheid koolstof heeft enkel een effect op de cumulatieve respiratie in de topsoil. Bij toenemende hoeveelheid koolstof op de S+A fractie is er bij het rijke bostype een toename van de respiratie. Bij het arme bostype is er een stijging van de respiratie bij een lagere hoeveelheid koolstof op de POM fractie. De koolstof onder arme bostypes is beter beschikbaar voor microbiële decompositie wat leidt tot kleinere koolstofpoelen. In dit onderzoek hebben de biomassa regenwormen en mesofauna geen effect op de stabiliteit wat tegen de hypothese ingaat. Die stelde namelijk dat de regenwormen en mesofauna wel een effect hebben op de

stabiliteit. Regenwormen zorgen voor de afbraak van organisch materiaal wat leidt tot lagere koolstofpercentages, maar regenwormen kunnen het organisch materiaal ook beschermen tegen afbraak door biogene structuren te vormen of door vorming van aggregaten in regenwormafgietsels. Mesofauna zullen, afhankelijk van de kwaliteit, strooisel afbreken en opnemen. Het organisch materiaal wordt vervolgens afgezet in de ontlasting van de mesofauna, dit onder de strooisellaag of dieper in de bodem. De ontlasting breekt minder snel af dan het strooisel.

In dit onderzoek zijn er weinig verschillen en effecten vastgesteld, wat in tegenstelling is met de hypothesen. Een oorzaak hiervan zou de beperkte dataset kunnen zijn. Er zijn maar 5 herhalingen uitgevoerd per bostype wat ervoor kan zorgen dat de verschillen niet voldoende waarneembaar zijn. Een aanbeveling voor komende onderzoeken is om het aantal herhalingen te verhogen. Een andere oorzaak van de beperkte verschillen zouden subtiele effecten in de omgeving kunnen zijn.



## Referenties

- Adam Langley, J., Chapman, S. K., & Hungate, B. A. (2006). Ectomycorrhizal colonization slows root decomposition: The post-mortem fungal legacy. *Ecology Letters*, 9(8), 955-959. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00948.x>
- Adu, J. K., & Oades, J. M. (1978). Utilization of organic materials in soil aggregates by bacteria and fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 10(2), 117-122. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(78\)90081-0](https://doi.org/10.1016/0038-0717(78)90081-0)
- Allison, S. D., Wallenstein, M. D., & Bradford, M. A. (2010). Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology. *Nature Geoscience*, 3(5), 336-340. <https://doi.org/10.1038/ngeo846>
- Angst, G., Mueller, K. E., Eissenstat, D. M., Trumbore, S., Freeman, K. H., Hobbie, S. E., Chorover, J., Oleksyn, J., Reich, P. B., & Mueller, C. W. (2019). Soil organic carbon stability in forests: Distinct effects of tree species identity and traits. *Global Change Biology*, 25(4), 1529-1546. <https://doi.org/10.1111/gcb.14548>
- Angst, Š., Mueller, C. W., Cajthaml, T., Angst, G., Lhotáková, Z., Bartuška, M., Špaldoňová, A., & Frouz, J. (2017). Stabilization of soil organic matter by earthworms is connected with physical protection rather than with chemical changes of organic matter. *Geoderma*, 289, 29-35. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.11.017>
- Aubert, M., Margerie, P., Trap, J., & Bureau, F. (2010). Aboveground–belowground relationships in temperate forests: Plant litter composes and microbiota orchestrates. *Forest Ecology and Management*, 259(3), 563-572. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.11.014>
- Augusto, L., De Schrijver, A., Vesterdal, L., Smolander, A., Prescott, C., & Ranger, J. (2015). Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests: Spermatophytes and forest functioning. *Biological Reviews*, 90(2), 444-466. <https://doi.org/10.1111/brv.12119>
- Barois, I., Dubroeuq, D., Rojas, P., & Lavelle, P. (1998). Andosol-forming process linked with soil fauna under the perennial grass *Mulhembergia macroura*. *Geoderma*, 86(3-4), 241-260. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(98\)00044-5](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(98)00044-5)
- Bastiaens, J., & Deforce, K. (2005). Geschiedenis van de heide: Eerst natuur en dan cultuur of andersom? *Natuur.focus*, 4 (2), 40-45.
- Baumann, K., Dignac, M.-F., Rumpel, C., Bardoux, G., Sarr, A., Steffens, M., & Maron, P.-A. (2013). Soil microbial diversity affects soil organic matter decomposition in a silty grassland soil. *Biogeochemistry*, 114(1-3), 201-212. <https://doi.org/10.1007/s10533-012-9800-6>
- Bell, T., Newman, J. A., Silverman, B. W., Turner, S. L., & Lilley, A. K. (2005). The contribution of species richness and composition to bacterial services. *Nature*, 436(7054), 1157-1160. <https://doi.org/10.1038/nature03891>
- Beniston, J. W., DuPont, S. T., Glover, J. D., Lal, R., & Dungait, J. A. J. (2014). Soil organic carbon dynamics 75 years after land-use change in perennial grassland and annual wheat agricultural systems. *Biogeochemistry*, 120(1-3), 37-49. <https://doi.org/10.1007/s10533-014-9980-3>
- Berg, B. (2014). Decomposition patterns for foliar litter – A theory for influencing factors. *Soil Biology and Biochemistry*, 78, 222-232. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.08.005>
- Berg, B., Davey, M. P., De Marco, A., Emmett, B., Fauri, M., Hobbie, S. E., Johansson, M.-B., Liu, C., McClaugherty, C., Norell, L., Rutigliano, F. A., Vesterdal, L., & Virzo De Santo, A. (2010). Factors influencing limit values for pine needle litter decomposition: A synthesis for boreal and temperate pine forest systems. *Biogeochemistry*, 100(1-3), 57-73. <https://doi.org/10.1007/s10533-009-9404-y>
- Berg, B., Kjønaas, O. J., Johansson, M.-B., Erhagen, B., & Åkerblom, S. (2015). Late stage pine litter decomposition: Relationship to litter N, Mn, and acid unhydrolyzable residue

- (AUR) concentrations and climatic factors. *Forest Ecology and Management*, 358, 41-47. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.08.032>
- Besnard, E., Chenu, C., Balesdent, J., Puget, P., & Arrouays, D. (1996). Fate of particulate organic matter in soil aggregates during cultivation. *European Journal of Soil Science*, 47(4), 495-503. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1996.tb01849.x>
- Birouste, M., Kazakou, E., Blanchard, A., & Roumet, C. (2012). Plant traits and decomposition: Are the relationships for roots comparable to those for leaves? *Annals of Botany*, 109(2), 463-472. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr297>
- Blagodatskaya, E., & Kuzyakov, Y. (2008). Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: Critical review. *Biology and Fertility of Soils*, 45(2), 115-131. <https://doi.org/10.1007/s00374-008-0334-y>
- Boča, A., & Van Miegroet, H. (2017). Can Carbon Fluxes Explain Differences in Soil Organic Carbon Storage under Aspen and Conifer Forest Overstories? *Forests*, 8(4), 118. <https://doi.org/10.3390/f8040118>
- Boča, A., Van Miegroet, H., & Gruselle, M.-C. (2014). Forest Overstory Effect on Soil Organic Carbon Storage: A Meta-analysis. *Soil Science Society of America Journal*, 78(S1), S35-S47. <https://doi.org/10.2136/sssaj2013.08.0332nafsc>
- Bohlen, P. J., Pelletier, D. M., Groffman, P. M., Fahey, T. J., & Fisk, M. C. (2004). Influence of Earthworm Invasion on Redistribution and Retention of Soil Carbon and Nitrogen in Northern Temperate Forests. *Ecosystems*, 7(1), 13-27. <https://doi.org/10.1007/s10021-003-0127-y>
- Bonkowski, M. (2004). Protozoa and plant growth: The microbial loop in soil revisited. *New Phytologist*, 162(3), 617-631. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01066.x>
- Bonkowski, M., Griffiths, B. S., & Ritz, K. (2000). Food preferences of earthworms for soil fungi. *Pedobiologia*, 44(6), 666-676. [https://doi.org/10.1078/S0031-4056\(04\)70080-3](https://doi.org/10.1078/S0031-4056(04)70080-3)
- Bossuyt, H., Six, J., & Hendrix, P. F. (2004). Rapid incorporation of carbon from fresh residues into newly formed stable microaggregates within earthworm casts: Incorporation of carbon in worm casts. *European Journal of Soil Science*, 55(2), 393-399. <https://doi.org/10.1111/j.1351-0754.2004.00603.x>
- Bossuyt, H., Six, J., & Hendrix, P. F. (2005). Protection of soil carbon by microaggregates within earthworm casts. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(2), 251-258. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.07.035>
- Bossuyt, H., Six, J., & Hendrix, P. F. (2006). Interactive effects of functionally different earthworm species on aggregation and incorporation and decomposition of newly added residue carbon. *Geoderma*, 130(1-2), 14-25. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2005.01.005>
- Brauman, A. (2000). Effect of gut transit and mound deposit on soil organic matter transformations in the soil feeding termite: A review. *European Journal of Soil Biology*, 36(3-4), 117-125. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(00\)01058-X](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(00)01058-X)
- Briones, M. J. I. (2014). Soil fauna and soil functions: A jigsaw puzzle. *Frontiers in Environmental Science*, 2. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2014.00007>
- Brown, G. G. (1995). How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity? *Plant and Soil*, 170(1), 209-231. <https://doi.org/10.1007/BF02183068>
- Byzov, B. A., Kurakov, A. V., Tretyakova, E. B., Thanh, V. N., Luu, N. D. T., & Rabinovich, Y. M. (1998). Principles of the digestion of microorganisms in the gut of soil millipedes: Specificity and possible mechanisms. *Applied Soil Ecology*, 9(1-3), 145-151. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(98\)00068-7](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(98)00068-7)
- Cárcamo, H. A., Abe, T. A., Prescott, C. E., Holl, F. B., & Chanway, C. P. (2000). Influence of millipedes on litter decomposition, N mineralization, and microbial communities in a coastal forest in British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(5), 817-826. <https://doi.org/10.1139/x00-014>
- Chenu, C., & Plante, A. F. (2006). Clay-sized organo-mineral complexes in a cultivation chronosequence: Revisiting the concept of the 'primary organo-mineral complex': Clay-

- bound soil organic matter. *European Journal of Soil Science*, 57(4), 596-607. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00834.x>
- Chenu, C., & Stotzky, G. (2001). *Interactions between microorganisms and soil particles: An overview*. John Wiley & Sons, Inc.
- Chevallier, T., Blanchart, E., Albrecht, A., & Feller, C. (2004). The physical protection of soil organic carbon in aggregates: A mechanism of carbon storage in a Vertisol under pasture and market gardening (Martinique, West Indies). *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 103(2), 375-387. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2003.12.009>
- Chevallier, T., Blanchart, E., Girardin, C., Mariotti, A., Albrecht, A., & Feller, C. (2001). The role of biological activity (roots, earthworms) in medium-term C dynamics in vertisol under a *Digitaria decumbens* (Gramineae) pasture. *Applied Soil Ecology*, 16(1), 11-21. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(00\)00102-5](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(00)00102-5)
- Chevallier, T., Blanchart, E., Sapijanskas, J., Guellier, C., Bispo, A., Chenu, C., & Saurel, B. (z.d.).
- Chevallier, T., Voltz, M., Blanchart, E., Chotte, J. L., Eschenbrenner, V., Mahieu, M., & Albrecht, A. (2000). Spatial and temporal changes of soil C after establishment of a pasture on a long-term cultivated vertisol (Martinique). *Geoderma*, 94(1), 43-58. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(99\)00064-6](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(99)00064-6)
- Chevallier, T., Woignier, T., Toucet, J., & Blanchart, E. (2010). Organic carbon stabilization in the fractal pore structure of Andosols. *Geoderma*, 159(1-2), 182-188. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.07.010>
- Claus, H., Gleixner, G., & Filip, Z. (1999). Formation of Humic-like Substances in Mixed and Pure Cultures of Aquatic Microorganisms. *Acta Hydrochimica et Hydrobiologica*, 27(4), 200-207. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1521-401X\(199907\)27:4<200::AID-AHEH200>3.0.CO;2-Q](https://doi.org/10.1002/(SICI)1521-401X(199907)27:4<200::AID-AHEH200>3.0.CO;2-Q)
- Clemmensen, K. E., Bahr, A., Ovaskainen, O., Dahlberg, A., Ekblad, A., Wallander, H., Stenlid, J., Finlay, R. D., Wardle, D. A., & Lindahl, B. D. (2013). Roots and Associated Fungi Drive Long-Term Carbon Sequestration in Boreal Forest. *Science*, 339(6127), 1615-1618. <https://doi.org/10.1126/science.1231923>
- Clemmensen, K. E., Finlay, R. D., Dahlberg, A., Stenlid, J., Wardle, D. A., & Lindahl, B. D. (2015). Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests. *New Phytologist*, 205(4), 1525-1536. <https://doi.org/10.1111/nph.13208>
- Cotrufo, M. F., Ranalli, M. G., Haddix, M. L., Six, J., & Lugato, E. (2019). Soil carbon storage informed by particulate and mineral-associated organic matter. *Nature Geoscience*, 12(12), 989-994. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0484-6>
- Cotrufo, M. F., Soong, J. L., Horton, A. J., Campbell, E. E., Haddix, M. L., Wall, D. H., & Parton, W. J. (2015). Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss. *Nature Geoscience*, 8(10), 776-779. <https://doi.org/10.1038/ngeo2520>
- Cotrufo, M. F., Wallenstein, M. D., Boot, C. M., Deneff, K., & Paul, E. (2013). The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: Do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Global Change Biology*, 19(4), 988-995. <https://doi.org/10.1111/gcb.12113>
- Coulis, M., Hättenschwiler, S., Coq, S., & David, J.-F. (2016). Leaf Litter Consumption by Macroarthropods and Burial of their Faeces Enhance Decomposition in a Mediterranean Ecosystem. *Ecosystems*, 19(6), 1104-1115. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-9990-1>
- Coulis, M., Hättenschwiler, S., Rapior, S., & Coq, S. (2009). The fate of condensed tannins during litter consumption by soil animals. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(12), 2573-2578. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.09.022>
- Craig, M. E., Turner, B. L., Liang, C., Clay, K., Johnson, D. J., & Phillips, R. P. (2018). Tree mycorrhizal type predicts within-site variability in the storage and distribution of soil organic matter. *Global Change Biology*, 24(8), 3317-3330. <https://doi.org/10.1111/gcb.14132>

- Cremer, M., Kern, N. V., & Prietzel, J. (2016). Soil organic carbon and nitrogen stocks under pure and mixed stands of European beech, Douglas fir and Norway spruce. *Forest Ecology and Management*, 367, 30-40. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.02.020>
- Crowther, T. W., Sokol, N. W., Oldfield, E. E., Maynard, D. S., Thomas, S. M., & Bradford, M. A. (2015). Environmental stress response limits microbial necromass contributions to soil organic carbon. *Soil Biology and Biochemistry*, 85, 153-161. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.03.002>
- Curtis, T. P., & Sloan, W. T. (2005). Exploring Microbial Diversity—A Vast Below. *Science*, 309(5739), 1331-1333. <https://doi.org/10.1126/science.1118176>
- Dangerfield, J. M., & Milner, A. E. (1996). Millipede Fecal Pellet Production in Selected Natural and Managed Habitats of Southern Africa: Implications for Litter Dynamics. *Biotropica*, 28(1), 113. <https://doi.org/10.2307/2388776>
- David, J. F. (2014). The role of litter-feeding macroarthropods in decomposition processes: A reappraisal of common views. *Soil Biology and Biochemistry*, 76, 109-118. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.05.009>
- Dawod, V., & FitzPatrick, E. A. (1993). Some population sizes and effects of the Enchytraeidae (Oligochaeta) on soil structure in a selection of Scottish soils. In *Soil Structure/Soil Biota Interrelationships* (pp. 173-178). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-81490-6.50018-2>
- Decaëns, T., Galvis, J. H., & Amézquita, E. (2001). Propriétés des structures produites par les ingénieurs écologiques à la surface du sol d'une savane colombienne. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie*, 324(5), 465-478. [https://doi.org/10.1016/S0764-4469\(01\)01313-0](https://doi.org/10.1016/S0764-4469(01)01313-0)
- Deleporte, S. (1988). *Etude expérimentale de l'ajustement entre le cycle de Bradysia confinis (Diptera: Sciaridae) et l'évolution du substrat trophique (litière de feuillus): Importance des microorganismes.*
- Derrien, D., Plain, C., Courty, P.-E., Gelhaye, L., Moerdijk-Poortvliet, T. C. W., Thomas, F., Versini, A., Zeller, B., Koutika, L.-S., Boschker, H. T. S., & Epron, D. (2014). Does the addition of labile substrate destabilise old soil organic matter? *Soil Biology and Biochemistry*, 76, 149-160. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.04.030>
- Desie, E., Muys, B., Jansen, B., Vesterdal, L., & Vancampenhout, K. (2021). Pedogenic Threshold in Acidity Explains Context-Dependent Tree Species Effects on Soil Carbon. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4, 679813. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.679813>
- Desie, E., Vancampenhout, K., Heyens, K., Hlava, J., Verheyen, K., & Muys, B. (2019). Forest conversion to conifers induces a regime shift in soil process domain affecting carbon stability. *Soil Biology and Biochemistry*, 136, 107540. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107540>
- Desie, E., Vancampenhout, K., Nyssen, B., Van Den Berg, L., Weijters, M., Van Duinen, G.-J., Den Ouden, J., Van Meerbeek, K., & Muys, B. (2020). Litter quality and the law of the most limiting: Opportunities for restoring nutrient cycles in acidified forest soils. *Science of The Total Environment*, 699, 134383. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134383>
- Díaz-Pinés, E., Rubio, A., Van Miegroet, H., Montes, F., & Benito, M. (2011). Does tree species composition control soil organic carbon pools in Mediterranean mountain forests? *Forest Ecology and Management*, 262(10), 1895-1904. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.02.004>
- Didden, W. A. M. (1990). Involvement of Enchytraeidae (Oligochaeta) in soil structure evolution in agricultural fields. *Biology and Fertility of Soils*, 9(2), 152-158. <https://doi.org/10.1007/BF00335799>
- Dignac, M.-F., Derrien, D., Barré, P., Barot, S., Cécillon, L., Chenu, C., Chevallier, T., Freschet, G. T., Garnier, P., Guenet, B., Hedde, M., Klumpp, K., Lashermes, G., Maron, P.-A., Nunan, N., Roumet, C., & Basile-Doelsch, I. (2017). Increasing soil carbon storage: Mechanisms, effects of agricultural practices and proxies. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(2), 14. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0421-2>

- Dignac, M.-F., Kögel-Knabner, I., Michel, K., Matzner, E., & Knicker, H. (2002). Chemistry of soil organic matter as related to C: N in Norway spruce forest (*Picea abies*(L.) Karst.) floors and mineral soils. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 165(3), 281-289. [https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200206\)165:3<281::AID-JPLN281>3.0.CO;2-A](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200206)165:3<281::AID-JPLN281>3.0.CO;2-A)
- Dobarco, M., & Van Miegroet, H. (2014). Soil Organic Carbon Storage and Stability in the Aspen-Conifer Ecotone in Montane Forests in Utah, USA. *Forests*, 5(4), 666-688. <https://doi.org/10.3390/f5040666>
- Don, A., Steinberg, B., Schöning, I., Pritsch, K., Joschko, M., Gleixner, G., & Schulze, E.-D. (2008). Organic carbon sequestration in earthworm burrows. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(7), 1803-1812. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.03.003>
- Dungait, J. A. J., Hopkins, D. W., Gregory, A. S., & Whitmore, A. P. (2012). Soil organic matter turnover is governed by accessibility not recalcitrance. *Global Change Biology*, 18(6), 1781-1796. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02665.x>
- DuPont, S. T., Beniston, J., Glover, J. D., Hodson, A., Culman, S. W., Lal, R., & Ferris, H. (2014). Root traits and soil properties in harvested perennial grassland, annual wheat, and never-tilled annual wheat. *Plant and Soil*, 381(1-2), 405-420. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2145-2>
- Edenhofer et al., O. (2014). *Technical Summary*.
- Eglin, T., Ciais, P., Piao, S. L., Barre, P., Bellassen, V., Cadule, P., Chenu, C., Gasser, T., Koven, C., Reichstein, M., & Smith, P. (2010). Historical and future perspectives of global soil carbon response to climate and land-use changes. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, 62(5), 700-718. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0889.2010.00499.x>
- Erktan, A., Cécillon, L., Graf, F., Roumet, C., Legout, C., & Rey, F. (2016). Increase in soil aggregate stability along a Mediterranean successional gradient in severely eroded gully bed ecosystems: Combined effects of soil, root traits and plant community characteristics. *Plant and Soil*, 398(1-2), 121-137. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2647-6>
- Ettema, C. (2002). Spatial soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 177-183. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02496-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02496-5)
- Fernandez, C. W., & Kennedy, P. G. (2015). Moving beyond the black-box: Fungal traits, community structure, and carbon sequestration in forest soils. *New Phytologist*, 205(4), 1378-1380. <https://doi.org/10.1111/nph.13289>
- Fernandez, C. W., Langley, J. A., Chapman, S., McCormack, M. L., & Koide, R. T. (2016). The decomposition of ectomycorrhizal fungal necromass. *Soil Biology and Biochemistry*, 93, 38-49. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.10.017>
- Flegel, M., Schrader, S., & Zhang, H. (1998). Influence of food quality on the physical and chemical properties of detritivorous earthworm casts. *Applied Soil Ecology*, 9(1-3), 263-269. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(97\)00050-4](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(97)00050-4)
- Fontaine, S., Bardoux, G., Abbadie, L., & Mariotti, A. (2004). Carbon input to soil may decrease soil carbon content: Carbon input in soil carbon sequestration. *Ecology Letters*, 7(4), 314-320. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00579.x>
- Fontaine, S., Barot, S., Barré, P., Bdioui, N., Mary, B., & Rumpel, C. (2007). Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*, 450(7167), 277-280. <https://doi.org/10.1038/nature06275>
- Fontaine, S., Henault, C., Aamor, A., Bdioui, N., Bloor, J. M. G., Maire, V., Mary, B., Revaillet, S., & Maron, P. A. (2011). Fungi mediate long term sequestration of carbon and nitrogen in soil through their priming effect. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(1), 86-96. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.09.017>
- Freschet, G. T., Cornwell, W. K., Wardle, D. A., Elumeeva, T. G., Liu, W., Jackson, B. G., Onipchenko, V. G., Soudzilovskaia, N. A., Tao, J., & Cornelissen, J. H. C. (2013). Linking litter decomposition of above- and below-ground organs to plant-soil feedbacks worldwide. *Journal of Ecology*, 101(4), 943-952. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12092>

- Frey, S. D., Gupta, V. V. S. R., Elliott, E. T., & Paustian, K. (2001). Protozoan grazing affects estimates of carbon utilization efficiency of the soil microbial community. *Soil Biology and Biochemistry*, 33(12-13), 1759-1768. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00101-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00101-8)
- Frouz, J. (1999). *The effect of bibionid larvae feeding on the microbial community of litter and on reconsumed excrements*. 221-230.
- Frouz, J. (2018). Effects of soil macro- and mesofauna on litter decomposition and soil organic matter stabilization. *Geoderma*, 332, 161-172. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.08.039>
- Frouz, J., Elhottová, D., Šustr, V., Krištůfek, V., & Hubert, J. (2002). Preliminary data about compartmentalization of the gut of the saprophagous dipteran larvae *Penthetria holosericea* (Bibionidae). *European Journal of Soil Biology*, 38(1), 47-51. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(01\)01123-2](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(01)01123-2)
- Frouz, J., Jedlička, P., Šimáčková, H., & Lhotáková, Z. (2015). The life cycle, population dynamics, and contribution to litter decomposition of *Penthetria holosericea* (Diptera: Bibionidae) in an alder forest. *European Journal of Soil Biology*, 71, 21-27. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2015.10.002>
- Frouz, J., Krištůfek, V., Li, X., Šantrůčková, H., Šustr, V., & Brune, A. (2003). Changes in amount of bacteria during gut passage of leaf litter and during coprophagy in three species of Bibionidae (Diptera) larvae. *Folia Microbiologica*, 48(4), 535-542. <https://doi.org/10.1007/BF02931337>
- Frouz, J., Krištůfek, V., Livečková, M., van Loo, D., Jacobs, P., & Van Hoorebeke, L. (2011). Microbial properties of soil aggregates created by earthworms and other factors: Spherical and prismatic soil aggregates from unreclaimed post-mining sites. *Folia Microbiologica*, 56(1), 36-43. <https://doi.org/10.1007/s12223-011-0011-7>
- Frouz, J., Livečková, M., Albrechtová, J., Chroňáková, A., Cajthaml, T., Pižl, V., Háněl, L., Starý, J., Baldrian, P., Lhotáková, Z., Šimáčková, H., & Cepáková, Š. (2013). Is the effect of trees on soil properties mediated by soil fauna? A case study from post-mining sites. *Forest Ecology and Management*, 309, 87-95. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.02.013>
- Frouz, J., & Nováková, A. (2001). A new method for rearing the sciarid fly, *Lycoriella ingenua* (Diptera: Sciaridae), in the laboratory: possible implications for the study of fly — fungal interactions. *Pedobiologia*, 45(4), 329-340. <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00090>
- Frouz, J., Pižl, V., Cienčila, E., & Kalčík, J. (2009). Carbon storage in post-mining forest soil, the role of tree biomass and soil bioturbation. *Biogeochemistry*, 94(2), 111-121. <https://doi.org/10.1007/s10533-009-9313-0>
- Frouz, J., & Šimek, M. (2009). Short term and long term effects of bibionid (Diptera: Bibionidae) larvae feeding on microbial respiration and alder litter decomposition. *European Journal of Soil Biology*, 45(2), 192-197. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2008.09.012>
- Frouz, J., & Šustr, V. (1996). *The impact of drying and rewetting of leaf litter on feeding activity of Bibio pomponae (Diptera, Bibionidae) larvae*.
- Fujimaki, R., Sato, Y., Okai, N., & Kaneko, N. (2010). The train millipede (*Parafontaria laminata*) mediates soil aggregation and N dynamics in a Japanese larch forest. *Geoderma*, 159(1-2), 216-220. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.07.014>
- Gans, J., Wolinsky, M., & Dunbar, J. (2005). Computational Improvements Reveal Great Bacterial Diversity and High Metal Toxicity in Soil. *Science*, 309(5739), 1387-1390. <https://doi.org/10.1126/science.1112665>
- García-Palacios, & Maestre. (2013). *Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes*.
- Geyer, K. M., Kyker-Snowman, E., Grandy, A. S., & Frey, S. D. (2016). Microbial carbon use efficiency: Accounting for population, community, and ecosystem-scale controls over the fate of metabolized organic matter. *Biogeochemistry*, 127(2-3), 173-188. <https://doi.org/10.1007/s10533-016-0191-y>
- Giannetta, B., Plaza, C., Zaccone, C., Vischetti, C., & Rovira, P. (2019). Ecosystem type effects on the stabilization of organic matter in soils: Combining size fractionation with

- sequential chemical extractions. *Geoderma*, 353, 423-434. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.07.009>
- Giardina, C. P., & Rhoades, C. C. (2001). Clear cutting and burning affect nitrogen supply, phosphorus fractions and seedling growth in soils from a Wyoming lodgepole pine forest. *Forest Ecology and Management*, 140(1), 19-28. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00272-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00272-3)
- Giardina, C. P., Ryan, M. G., Hubbard, R. M., & Binkley, D. (2001). Tree Species and Soil Textural Controls on Carbon and Nitrogen Mineralization Rates. *Soil Science Society of America Journal*, 65(4), 1272-1279. <https://doi.org/10.2136/sssaj2001.6541272x>
- Gleixner, G. (2013). Soil organic matter dynamics: A biological perspective derived from the use of compound-specific isotopes studies. *Ecological Research*, 28(5), 683-695. <https://doi.org/10.1007/s11284-012-1022-9>
- Golchin, A., Oades, J., Skjemstad, J., & Clarke, P. (1994). Soil structure and carbon cycling. *Soil Research*, 32(5), 1043. <https://doi.org/10.1071/SR9941043>
- Guggenberger, G., Frey, S. D., Six, J., Paustian, K., & Elliott, E. T. (1999). Bacterial and Fungal Cell-Wall Residues in Conventional and No-Tillage Agroecosystems. *Soil Science Society of America Journal*, 63(5), 1188-1198. <https://doi.org/10.2136/sssaj1999.6351188x>
- Gunina, A., & Kuzyakov, Y. (2014). Pathways of litter C by formation of aggregates and SOM density fractions: Implications from <sup>13</sup>C natural abundance. *Soil Biology and Biochemistry*, 71, 95-104. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.01.011>
- Gunnarsson, T., Sundin, P., & Tunlid, A. (1988). Importance of Leaf Litter Fragmentation for Bacterial Growth. *Oikos*, 52(3), 303. <https://doi.org/10.2307/3565203>
- Gyssels, G., Poesen, J., Bochet, E., & Li, Y. (2005). Impact of plant roots on the resistance of soils to erosion by water: A review. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 29(2), 189-217. <https://doi.org/10.1191/0309133305pp443ra>
- Haddix, M. L., Paul, E. A., & Cotrufo, M. F. (2016). Dual, differential isotope labeling shows the preferential movement of labile plant constituents into mineral-bonded soil organic matter. *Global Change Biology*, 22(6), 2301-2312. <https://doi.org/10.1111/gcb.13237>
- Harper, R. J., & Tibbett, M. (2013). The hidden organic carbon in deep mineral soils. *Plant and Soil*, 368(1-2), 641-648. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1600-9>
- Hartenstein, R. (1982). Soil macroinvertebrates, aldehyde oxidase, catalase, cellulase and peroxidase. *Soil Biology and Biochemistry*, 14(4), 387-391. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(82\)90010-4](https://doi.org/10.1016/0038-0717(82)90010-4)
- Hättenschwiler, S., & Gasser, P. (2005). Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(5), 1519-1524. <https://doi.org/10.1073/pnas.0404977102>
- Hatton, P.-J., Remusat, L., Zeller, B., Brewer, E. A., & Derrien, D. (2015). NanoSIMS investigation of glycine-derived C and N retention with soil organo-mineral associations. *Biogeochemistry*, 125(3), 303-313. <https://doi.org/10.1007/s10533-015-0138-8>
- Hawksworth, D. L. (1991). The fungal dimension of biodiversity: Magnitude, significance, and conservation. *Mycological Research*, 95(6), 641-655. [https://doi.org/10.1016/S0953-7562\(09\)80810-1](https://doi.org/10.1016/S0953-7562(09)80810-1)
- Hemkemeyer, M., Christensen, B. T., Martens, R., & Tebbe, C. C. (2015). Soil particle size fractions harbour distinct microbial communities and differ in potential for microbial mineralisation of organic pollutants. *Soil Biology and Biochemistry*, 90, 255-265. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.08.018>
- Ho, A., de Roy, K., Thas, O., De Neve, J., Hoefman, S., Vandamme, P., Heylen, K., & Boon, N. (2014). The more, the merrier: Heterotroph richness stimulates methanotrophic activity. *The ISME Journal*, 8(9), 1945-1948. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.74>
- Holland, E. A., & Coleman, D. C. (1987). Litter Placement Effects on Microbial and Organic Matter Dynamics in an Agroecosystem. *Ecology*, 68(2), 425-433. <https://doi.org/10.2307/1939274>

- Hopkins, D. W., Chudek, J. A., Bignell, D. E., Frouz, J., Webster, E. A., & Lawson, T. (1998). Application of C13 NMR to investigate the transformations and biodegradation of organic materials by some soil and litter-dwelling insects. *Biodegradation*, 9(6), 423-431. <https://doi.org/10.1023/A:1008313309557>
- ILVO Vlaanderen. (z.d.). <https://ilvo.vlaanderen.be/nl/dossiers/bodem-koolstofopslag>
- Jandl, R., Lindner, M., Vesterdal, L., Bauwens, B., Baritz, R., Hagedorn, F., Johnson, D. W., Minkinen, K., & Byrne, K. A. (2007). How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma*, 137(3-4), 253-268. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2006.09.003>
- Jastrow, J. D., Amonette, J. E., & Bailey, V. L. (2007). Mechanisms controlling soil carbon turnover and their potential application for enhancing carbon sequestration. *Climatic Change*, 80(1-2), 5-23. <https://doi.org/10.1007/s10584-006-9178-3>
- Ji, R., & Brune, A. (2005). Digestion of peptidic residues in humic substances by an alkali-stable and humic-acid-tolerant proteolytic activity in the gut of soil-feeding termites. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(9), 1648-1655. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.01.026>
- Ji, R., Kappler, A., & Brune, A. (2000). Transformation and mineralization of synthetic 14C-labeled humic model compounds by soil-feeding termites. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(8-9), 1281-1291. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00046-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00046-8)
- Jiménez, J. J., Decaëns, T., & Lavelle, P. (2008). C and N concentrations in biogenic structures of a soil-feeding termite and a fungus-growing ant in the Colombian savannas. *Applied Soil Ecology*, 40(1), 120-128. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2008.03.009>
- Johnson, K. S., & Felton, G. W. (1996). Potential influence of midgut pH and redox potential on protein utilization in insect herbivores. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 32(1), 85-105. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1520-6327\(1996\)32:1<85::AID-ARCH6>3.0.CO;2-W](https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6327(1996)32:1<85::AID-ARCH6>3.0.CO;2-W)
- Johnson, K. S., & V. Barbehenn, R. (2000). Oxygen levels in the gut lumens of herbivorous insects. *Journal of Insect Physiology*, 46(6), 897-903. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(99\)00196-1](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(99)00196-1)
- Jones, D. L., & Edwards, A. C. (1998). Influence of sorption on the biological utilization of two simple carbon substrates. *Soil Biology and Biochemistry*, 30(14), 1895-1902. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(98\)00060-1](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00060-1)
- Jones, D. L., Nguyen, C., & Finlay, R. D. (2009). Carbon flow in the rhizosphere: Carbon trading at the soil-root interface. *Plant and Soil*, 321(1-2), 5-33. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9925-0>
- Juarez, S., Nunan, N., Duday, A.-C., Pouteau, V., Schmidt, S., Hapca, S., Falconer, R., Otten, W., & Chenu, C. (2013). Effects of different soil structures on the decomposition of native and added organic carbon. *European Journal of Soil Biology*, 58, 81-90. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2013.06.005>
- Kampichler, C., & Bruckner, A. (2009). The role of microarthropods in terrestrial decomposition: A meta-analysis of 40 years of litterbag studies. *Biological Reviews*, 84(3), 375-389. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00078.x>
- Kaneda, S., Frouz, J., Baldrian, P., Cajthaml, T., & Křišťůfek, V. (2013). Does the addition of leaf litter affect soil respiration in the same way as addition of macrofauna excrements (of *Bibio marci* Diptera larvae) produced from the same litter? *Applied Soil Ecology*, 72, 7-13. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.05.011>
- Kappler, A., & Brune, A. (1999). Influence of gut alkalinity and oxygen status on mobilization and size-class distribution of humic acids in the hindgut of soil-feeding termites. *Applied Soil Ecology*, 13(3), 219-229. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(99\)00035-9](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(99)00035-9)
- Kawaguchi, T., Kyoshima, T., & Kaneko, N. (2011). Mineral nitrogen dynamics in the casts of epigeic earthworms (*Metaphire hilgendorfi*: Megascolecidae). *Soil Science and Plant Nutrition*, 57(3), 387-395. <https://doi.org/10.1080/00380768.2011.579879>
- Keiluweit, M., Bougoure, J. J., Nico, P. S., Pett-Ridge, J., Weber, P. K., & Kleber, M. (2015). Mineral protection of soil carbon counteracted by root exudates. *Nature Climate Change*, 5(6), 588-595. <https://doi.org/10.1038/nclimate2580>



- Keiluweit, M., Nico, P., Harmon, M. E., Mao, J., Pett-Ridge, J., & Kleber, M. (2015). Long-term litter decomposition controlled by manganese redox cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(38). <https://doi.org/10.1073/pnas.1508945112>
- Kell, D. B. (2012). Large-scale sequestration of atmospheric carbon via plant roots in natural and agricultural ecosystems: Why and how. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *367*(1595), 1589-1597. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0244>
- Killham, K., Amato, M., & Ladd, J. N. (1993). Effect of substrate location in soil and soil pore-water regime on carbon turnover. *Soil Biology and Biochemistry*, *25*(1), 57-62. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(93\)90241-3](https://doi.org/10.1016/0038-0717(93)90241-3)
- Kishchuk, B. E., Morris, D. M., Lorente, M., Keddy, T., Sidders, D., Quideau, S., Thiffault, E., Kwiaton, M., & Maynard, D. (2016). Disturbance intensity and dominant cover type influence rate of boreal soil carbon change: A Canadian multi-regional analysis. *Forest Ecology and Management*, *381*, 48-62. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.09.002>
- Knollenberg, W. G., Merritt, R. W., & Lawson, D. L. (1985). Consumption of Leaf Litter by *Lumbricus terrestris* (Oligochaeta) on a Michigan Woodland Floodplain. *American Midland Naturalist*, *113*(1), 1. <https://doi.org/10.2307/2425341>
- Köhler, T., Dietrich, C., Scheffrahn, R. H., & Brune, A. (2012). High-Resolution Analysis of Gut Environment and Bacterial Microbiota Reveals Functional Compartmentation of the Gut in Wood-Feeding Higher Termites (*Nasutitermes* spp.). *Applied and Environmental Microbiology*, *78*(13), 4691-4701. <https://doi.org/10.1128/AEM.00683-12>
- Koster, E. A. (1992). Duin- en dekzandvorming in 'koude woestijnen'. *Grondboor & Hamer*, nr. 4/5/6(vol 46), 81-92.
- Koutika, L.-S., Didden, W. A. M., & Marinissen, J. C. Y. (2001). Soil organic matter distribution as influenced by enchytraeid and earthworm activity. *Biology and Fertility of Soils*, *33*(4), 294-300. <https://doi.org/10.1007/s003740000323>
- Kristensen, E., Penha-Lopes, G., Delefosse, M., Valdemarsen, T., Quintana, C., & Banta, G. (2012). What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Marine Ecology Progress Series*, *446*, 285-302. <https://doi.org/10.3354/meps09506>
- Laganière, J., Angers, D. A., Paré, D., Bergeron, Y., & Chen, H. Y. H. (2011). Black Spruce Soils Accumulate More Uncomplexed Organic Matter than Aspen Soils. *Soil Science Society of America Journal*, *75*(3), 1125-1132. <https://doi.org/10.2136/sssaj2010.0275>
- Laganière, J., Boča, A., Van Miegroet, H., & Paré, D. (2017). A Tree Species Effect on Soil That Is Consistent Across the Species' Range: The Case of Aspen and Soil Carbon in North America. *Forests*, *8*(4), 113. <https://doi.org/10.3390/f8040113>
- Laganière, J., Paré, D., Bergeron, Y., Chen, H. Y. H., Brassard, B. W., & Cavard, X. (2013). Stability of Soil Carbon Stocks Varies with Forest Composition in the Canadian Boreal Biome. *Ecosystems*, *16*(5), 852-865. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9658-z>
- Lal, R. (2008a). Carbon sequestration. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *363*(1492), 815-830. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2185>
- Lal, R. (2008b). Soil carbon stocks under present and future climate with specific reference to European ecoregions. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, *81*(2), 113-127. <https://doi.org/10.1007/s10705-007-9147-x>
- Lal, R., Negassa, W., & Lorenz, K. (2015). Carbon sequestration in soil. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, *15*, 79-86. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2015.09.002>
- Lange, M., Eisenhauer, N., Sierra, C. A., Bessler, H., Engels, C., Griffiths, R. I., Mellado-Vázquez, P. G., Malik, A. A., Roy, J., Scheu, S., Steinbeiss, S., Thomson, B. C., Trumbore, S. E., & Gleixner, G. (2015). Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. *Nature Communications*, *6*(1), 6707. <https://doi.org/10.1038/ncomms7707>
- Lashermes, G., Gainvors-Claisse, A., Recous, S., & Bertrand, I. (2016). Enzymatic Strategies and Carbon Use Efficiency of a Litter-Decomposing Fungus Grown on Maize Leaves, Stems, and Roots. *Frontiers in Microbiology*, *7*. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01315>

- Lavelle, P. (1988). Earthworm activities and the soil system. *Biology and Fertility of Soils*, 6(3). <https://doi.org/10.1007/BF00260820>
- Lavelle, P. (1997). Faunal Activities and Soil Processes: Adaptive Strategies That Determine Ecosystem Function. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 27, pp. 93-132). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60007-0](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60007-0)
- Lavelle, P., Bignell, D., & Lepage, M. (1997). *Soil function in a changing world: The role of invertebrate ecosystem engineers*.
- Lavelle, P., & Martin, A. (1992). Small-scale and large-scale effects of endogeic earthworms on soil organic matter dynamics in soils of the humid tropics. *Soil Biology and Biochemistry*, 24(12), 1491-1498. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(92\)90138-N](https://doi.org/10.1016/0038-0717(92)90138-N)
- Lawrence, J. M., & Samways, M. J. (2003). Litter breakdown by the Seychelles giant millipede and the conservation of soil processes on Cousine Island, Seychelles. *Biological Conservation*, 113(1), 125-132. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00355-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00355-5)
- Le Bissonnais, Y., Cerdan, O., Lecomte, V., Benkhadra, H., Souchère, V., & Martin, P. (2005). Variability of soil surface characteristics influencing runoff and interrill erosion. *CATENA*, 62(2-3), 111-124. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2005.05.001>
- Lemke, T., Stingl, U., Egert, M., Friedrich, M. W., & Brune, A. (2003). Physicochemical Conditions and Microbial Activities in the Highly Alkaline Gut of the Humus-Feeding Larva of *Pachnoda ehippiata* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Applied and Environmental Microbiology*, 69(11), 6650-6658. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.11.6650-6658.2003>
- Liang, C., Schimel, J. P., & Jastrow, J. D. (2017). The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nature Microbiology*, 2(8), 17105. <https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2017.105>
- Liebeke, M., Strittmatter, N., Fearn, S., Morgan, A. J., Kille, P., Fuchser, J., Wallis, D., Palchykov, V., Robertson, J., Lahive, E., Spurgeon, D. J., McPhail, D., Takáts, Z., & Bundy, J. G. (2015). Unique metabolites protect earthworms against plant polyphenols. *Nature Communications*, 6(1), 7869. <https://doi.org/10.1038/ncomms8869>
- Lorenz, K., & Lal, R. (2010). *Carbon Sequestration in Forest Ecosystems*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-3266-9>
- Lubbers, I. M., van Groenigen, K. J., Fonte, S. J., Six, J., Brussaard, L., & van Groenigen, J. W. (2013). Greenhouse-gas emissions from soils increased by earthworms. *Nature Climate Change*, 3(3), 187-194. <https://doi.org/10.1038/nclimate1692>
- Luo, Y., White, L. W., Canadell, J. G., DeLucia, E. H., Ellsworth, D. S., Finzi, A., Lichter, J., & Schlesinger, W. H. (2003). Sustainability of terrestrial carbon sequestration: A case study in Duke Forest with inversion approach: SUSTAINABILITY OF TERRESTRIAL CARBON SEQUESTRATION. *Global Biogeochemical Cycles*, 17(1). <https://doi.org/10.1029/2002GB001923>
- Lützow, M. v., Kögel-Knabner, I., Ekschmitt, K., Matzner, E., Guggenberger, G., Marschner, B., & Flessa, H. (2006). Stabilization of organic matter in temperate soils: Mechanisms and their relevance under different soil conditions - a review: Mechanisms for organic matter stabilization in soils. *European Journal of Soil Science*, 57(4), 426-445. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00809.x>
- Machinet, G. E., Bertrand, I., Barrière, Y., Chabbert, B., & Recous, S. (2011). Impact of plant cell wall network on biodegradation in soil: Role of lignin composition and phenolic acids in roots from 16 maize genotypes. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(7), 1544-1552. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.04.002>
- Maes, S. L., Blondeel, H., Perring, M. P., Depauw, L., Brümelis, G., Brunet, J., Decocq, G., Den Ouden, J., Härdtle, W., Hédl, R., Heinken, T., Heinrichs, S., Jaroszewicz, B., Kirby, K., Kopecký, M., Máliš, F., Wulf, M., & Verheyen, K. (2019). Litter quality, land-use history, and nitrogen deposition effects on topsoil conditions across European temperate deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 433, 405-418. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.10.056>
- Manzoni, S., Taylor, P., Richter, A., Porporato, A., & Ågren, G. I. (2012). Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils. *New Phytologist*, 196(1), 79-91. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04225.x>

- Marinissen, J. C. Y., & Dexter, A. R. (1990). Mechanisms of stabilization of earthworm casts and artificial casts. *Biology and Fertility of Soils*, 9(2), 163-167. <https://doi.org/10.1007/BF00335801>
- Marinissen, J. C. Y., & Didden, W. A. M. (1997). Influence of the Enchytraeid worm *Buchholzia appendiculata* on aggregate formation and organic matter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 29(3-4), 387-390. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(96\)00100-9](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(96)00100-9)
- Martens, D. (2000). Plant residue biochemistry regulates soil carbon cycling and carbon sequestration. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(3), 361-369. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00162-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00162-5)
- Martin, M. P., Wattenbach, M., Smith, P., Meersmans, J., Jolivet, C., Boulonne, L., & Arrouays, D. (2011). Spatial distribution of soil organic carbon stocks in France. *Biogeosciences*, 8(5), 1053-1065. <https://doi.org/10.5194/bg-8-1053-2011>
- Martins, M. dos R., & Angers, D. A. (2015). Different plant types for different soil ecosystem services. *Geoderma*, 237-238, 266-269. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.09.013>
- Mayer, M., Prescott, C. E., Abaker, W. E. A., Augusto, L., Cécillon, L., Ferreira, G. W. D., James, J., Jandl, R., Katzensteiner, K., Laclau, J.-P., Laganière, J., Nouvellon, Y., Paré, D., Stanturf, J. A., Vanguelova, E. I., & Vesterdal, L. (2020). Tamm Review: Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis. *Forest Ecology and Management*, 466, 118127. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118127>
- Mikutta, R., Kleber, M., Torn, M. S., & Jahn, R. (2006). Stabilization of Soil Organic Matter: Association with Minerals or Chemical Recalcitrance? *Biogeochemistry*, 77(1), 25-56. <https://doi.org/10.1007/s10533-005-0712-6>
- Miltner, A., Bombach, P., Schmidt-Brücken, B., & Kästner, M. (2012). SOM genesis: Microbial biomass as a significant source. *Biogeochemistry*, 111(1-3), 41-55. <https://doi.org/10.1007/s10533-011-9658-z>
- Miltner, A., Kindler, R., Knicker, H., Richnow, H.-H., & Kästner, M. (2009). Fate of microbial biomass-derived amino acids in soil and their contribution to soil organic matter. *Organic Geochemistry*, 40(9), 978-985. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2009.06.008>
- Monard, C., Mchergui, C., Nunan, N., Martin-Laurent, F., & Vieublé-Gonod, L. (2012). Impact of soil matric potential on the fine-scale spatial distribution and activity of specific microbial degrader communities. *FEMS Microbiology Ecology*, 81(3), 673-683. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01398.x>
- Moore, T. R., CIDET Working Group, Trofymow, J. A., Prescott, C. E., & Titus, B. D. (2011). Nature and nurture in the dynamics of C, N and P during litter decomposition in Canadian forests. *Plant and Soil*, 339(1-2), 163-175. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0563-3>
- Mooshammer, M., Wanek, W., Zechmeister-Boltenstern, S., & Richter, A. (2014). Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: Mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *Frontiers in Microbiology*, 5. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00022>
- Mora, P., Miambi, E., Jiménez, J. J., Decaëns, T., & Rouland, C. (2005). Functional complement of biogenic structures produced by earthworms, termites and ants in the neotropical savannas. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(6), 1043-1048. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.10.019>
- Morriën, E., Hannula, S. E., Snoek, L. B., Helmsing, N. R., Zweepers, H., de Hollander, M., Soto, R. L., Bouffaud, M.-L., Buée, M., Dimmers, W., Duyts, H., Geisen, S., Girlanda, M., Griffiths, R. I., Jørgensen, H.-B., Jensen, J., Plassart, P., Redecker, D., Schmelz, R. M., ... van der Putten, W. H. (2017). Soil networks become more connected and take up more carbon as nature restoration progresses. *Nature Communications*, 8(1), 14349. <https://doi.org/10.1038/ncomms14349>
- Moukoui, J., Munier-Lamy, C., Berthelin, J., & Ranger, J. (2006). Effect of tree species substitution on organic matter biodegradability and mineral nutrient availability in a

- temperate topsoil. *Annals of Forest Science*, 63(7), 763-771. <https://doi.org/10.1051/forest:2006057>
- Mueller, K. E., Eissenstat, D. M., Hobbie, S. E., Oleksyn, J., Jagodzinski, A. M., Reich, P. B., Chadwick, O. A., & Chorover, J. (2012). Tree species effects on coupled cycles of carbon, nitrogen, and acidity in mineral soils at a common garden experiment. *Biogeochemistry*, 111(1-3), 601-614. <https://doi.org/10.1007/s10533-011-9695-7>
- Mueller, K. E., Hobbie, S. E., Chorover, J., Reich, P. B., Eisenhauer, N., Castellano, M. J., Chadwick, O. A., Dobies, T., Hale, C. M., Jagodziński, A. M., Kałucka, I., Kieliszewska-Rokicka, B., Modrzyński, J., Rozen, A., Skorupski, M., Sobczyk, Ł., Stasińska, M., Trocha, L. K., Weiner, J., ... Oleksyn, J. (2015). Effects of litter traits, soil biota, and soil chemistry on soil carbon stocks at a common garden with 14 tree species. *Biogeochemistry*, 123(3), 313-327. <https://doi.org/10.1007/s10533-015-0083-6>
- Natuurpunt. (z.d.).
- Olsen, H. R., & Van Miegroet, H. (2010). Factors Affecting Carbon Dioxide Release from Forest and Rangeland Soils in Northern Utah. *Soil Science Society of America Journal*, 74(1), 282-291. <https://doi.org/10.2136/sssaj2009.0095>
- Oostra, S., Majdi, H., & Olsson, M. (2006). Impact of tree species on soil carbon stocks and soil acidity in southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 21(5), 364-371. <https://doi.org/10.1080/02827580600950172>
- Payne, W. J. (1970). Energy Yields and Growth of Heterotrophs. *Annual Review of Microbiology*, 24(1), 17-52. <https://doi.org/10.1146/annurev.mi.24.100170.000313>
- Phillips, D. H., & FitzPatrick, E. A. (1999). Biological influences on the morphology and micromorphology of selected Podzols (Spodosols) and Cambisols (Inceptisols) from the eastern United States and north-east Scotland. *Geoderma*, 90(3-4), 327-364. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(98\)00121-9](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(98)00121-9)
- Raynaud, X., & Nunan, N. (2014). Spatial Ecology of Bacteria at the Microscale in Soil. *PLoS ONE*, 9(1), e87217. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0087217>
- Reich, P. B., Oleksyn, J., Modrzyński, J., Mrozinski, P., Hobbie, S. E., Eissenstat, D. M., Chorover, J., Chadwick, O. A., Hale, C. M., & Tjoelker, M. G. (2005). Linking litter calcium, earthworms and soil properties: A common garden test with 14 tree species. *Ecology Letters*, 8(8), 811-818. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00779.x>
- Ricke, K. L., Millar, R. J., & MacMartin, D. G. (2017). Constraints on global temperature target overshoot. *Scientific Reports*, 7(1), 14743. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-14503-9>
- Rillig, M. C., Aguilar-Trigueros, C. A., Bergmann, J., Verbruggen, E., Veresoglou, S. D., & Lehmann, A. (2015). Plant root and mycorrhizal fungal traits for understanding soil aggregation. *New Phytologist*, 205(4), 1385-1388. <https://doi.org/10.1111/nph.13045>
- Rovira, A., & Greacen, E. (1957). The effect of aggregate disruption on the activity of microorganisms in the soil. *Australian Journal of Agricultural Research*, 8(6), 659. <https://doi.org/10.1071/AR9570659>
- Ruamps, L. S., Nunan, N., & Chenu, C. (2011). Microbial biogeography at the soil pore scale. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(2), 280-286. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.10.010>
- Rumpel, C. (2014). Opportunities and threats of deep soil organic matter storage. *Carbon Management*, 5(2), 115-117. <https://doi.org/10.1080/17583004.2014.912826>
- Rumpel, C., & Kögel-Knabner, I. (2011). Deep soil organic matter—A key but poorly understood component of terrestrial C cycle. *Plant and Soil*, 338(1-2), 143-158. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0391-5>
- Saito, T. (1966). *Sequential pattern of decomposition of beech litter with special reference to microbial succession*. 245-254.
- Šantrůčková, H., Cienciala, E., Kaňa, J., & Kopáček, J. (2019). The chemical composition of forest soils and their degree of acidity in Central Europe. *Science of The Total Environment*, 687, 96-103. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.06.078>
- Satti, P., Mazzarino, M. J., Gobbi, M., Funes, F., Roselli, L., & Fernandez, H. (2003). Soil N dynamics in relation to leaf litter quality and soil fertility in north-western Patagonian

- forests. *Journal of Ecology*, 91(2), 173-181. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00756.x>
- Sayer, E. J. (2005). Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*, 81(01), 1. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006846>
- Schelfhout, S., Mertens, J., Verheyen, K., Vesterdal, L., Baeten, L., Muys, B., & De Schrijver, A. (2017). Tree Species Identity Shapes Earthworm Communities. *Forests*, 8(3), 85. <https://doi.org/10.3390/f8030085>
- Scheu, S., & Parkinson, D. (1994). Effects of earthworms on nutrient dynamics, carbon turnover and microorganisms in soils from cool temperate forests of the Canadian Rocky Mountains—Laboratory studies. *Applied Soil Ecology*, 1(2), 113-125. [https://doi.org/10.1016/0929-1393\(94\)90031-0](https://doi.org/10.1016/0929-1393(94)90031-0)
- Schimel, J. (2013). Microbes and global carbon. *Nature Climate Change*, 3(10), 867-868. <https://doi.org/10.1038/nclimate2015>
- Schimel, J. P., & Schaeffer, S. M. (2012). Microbial control over carbon cycling in soil. *Frontiers in Microbiology*, 3. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00348>
- Schmidt, M. W. I., Torn, M. S., Abiven, S., Dittmar, T., Guggenberger, G., Janssens, I. A., Kleber, M., Kögel-Knabner, I., Lehmann, J., Manning, D. A. C., Nannipieri, P., Rasse, D. P., Weiner, S., & Trumbore, S. E. (2011). Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, 478(7367), 49-56. <https://doi.org/10.1038/nature10386>
- Schrader, S., Langmaack, M., & Helming, K. (1997). Impact of Collembola and Enchytraeidae on soil surface roughness and properties. *Biology and Fertility of Soils*, 25(4), 396-400. <https://doi.org/10.1007/s003740050331>
- Shan, J., Brune, A., & Ji, R. (2010). Selective digestion of the proteinaceous component of humic substances by the geophagous earthworms *Metaphire guillelmi* and *Amyntas corrugatus*. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(9), 1455-1462. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.05.008>
- Shipitalo, M. J., & Protz, R. (1988). Factors Influencing the Dispersibility of Clay in Worm Casts. *Soil Science Society of America Journal*, 52(3), 764-769. <https://doi.org/10.2136/sssaj1988.03615995005200030030x>
- Siddiky, Md. R. K., Schaller, J., Caruso, T., & Rillig, M. C. (2012). Arbuscular mycorrhizal fungi and collembola non-additively increase soil aggregation. *Soil Biology and Biochemistry*, 47, 93-99. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.12.022>
- Simpson, A. J., Simpson, M. J., Smith, E., & Kelleher, B. P. (2007). Microbially Derived Inputs to Soil Organic Matter: Are Current Estimates Too Low? *Environmental Science & Technology*, 41(23), 8070-8076. <https://doi.org/10.1021/es071217x>
- Sistla, S. A., Rastetter, E. B., & Schimel, J. P. (2014). Responses of a tundra system to warming using SCAMPS: A stoichiometrically coupled, acclimating microbe–plant–soil model. *Ecological Monographs*, 84(1), 151-170. <https://doi.org/10.1890/12-2119.1>
- Six, J., Bossuyt, H., Degryze, S., & Denef, K. (2004). A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil and Tillage Research*, 79(1), 7-31. <https://doi.org/10.1016/j.still.2004.03.008>
- Six, J., Conant, R. T., Paul, E. A., & Paustian, K. (2002a). [No title found]. *Plant and Soil*, 241(2), 155-176. <https://doi.org/10.1023/A:1016125726789>
- Six, J., Conant, R. T., Paul, E. A., & Paustian, K. (2002b). Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturation of soils. *Plant and Soil*, 241(2), 155-176. <https://doi.org/10.1023/A:1016125726789>
- Six, J., Elliott, E. T., & Paustian, K. (2000). Soil macroaggregate turnover and microaggregate formation: A mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(14), 2099-2103. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00179-6](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00179-6)
- Six, J., Elliott, E. T., Paustian, K., & Doran, J. W. (1998). Aggregation and Soil Organic Matter Accumulation in Cultivated and Native Grassland Soils. *Soil Science Society of America Journal*, 62(5), 1367-1377. <https://doi.org/10.2136/sssaj1998.03615995006200050032x>

- Slessarev, E. W., Lin, Y., Bingham, N. L., Johnson, J. E., Dai, Y., Schimel, J. P., & Chadwick, O. A. (2016). Water balance creates a threshold in soil pH at the global scale. *Nature*, *540*(7634), 567-569. <https://doi.org/10.1038/nature20139>
- Snyder, B. A., Boots, B., & Hendrix, P. F. (2009). Competition between invasive earthworms (*Amyntas corticis*, Megascolecidae) and native North American millipedes (*Pseudopolydesmus erasus*, Polydesmidae): Effects on carbon cycling and soil structure. *Soil Biology and Biochemistry*, *41*(7), 1442-1449. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.03.023>
- Sørensen, L. I., Holmstrup, M., Maraldo, K., Christensen, S., & Christensen, B. (2006). Soil fauna communities and microbial respiration in high Arctic tundra soils at Zackenberg, Northeast Greenland. *Polar Biology*, *29*(3), 189-195. <https://doi.org/10.1007/s00300-005-0038-9>
- Soucémariadin, L. N., Cécillon, L., Guenet, B., Chenu, C., Baudin, F., Nicolas, M., Girardin, C., & Barré, P. (2018). Environmental factors controlling soil organic carbon stability in French forest soils. *Plant and Soil*, *426*(1-2), 267-286. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3613-x>
- Soudzilovskaia, N. A., Douma, J. C., Akhmetzhanova, A. A., van Bodegom, P. M., Cornwell, W. K., Moens, E. J., Treseder, K. K., Tibbett, M., Wang, Y.-P., & Cornelissen, J. H. C. (2015). Global patterns of plant root colonization intensity by mycorrhizal fungi explained by climate and soil chemistry: Global patterns of plant root mycorrhizal colonization intensity. *Global Ecology and Biogeography*, *24*(3), 371-382. <https://doi.org/10.1111/geb.12272>
- Špaldoňová, A., & Frouz, J. (2014). The role of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscidea) in litter decomposition and soil organic matter stabilization. *Applied Soil Ecology*, *83*, 186-192. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.04.012>
- Stockmann, U., Adams, M. A., Crawford, J. W., Field, D. J., Henakaarchchi, N., Jenkins, M., Minasny, B., McBratney, A. B., Courcelles, V. de R. de, Singh, K., Wheeler, I., Abbott, L., Angers, D. A., Baldock, J., Bird, M., Brookes, P. C., Chenu, C., Jastrow, J. D., Lal, R., ... Zimmermann, M. (2013). The knowns, known unknowns and unknowns of sequestration of soil organic carbon. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *164*, 80-99. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.10.001>
- Stokes, A., Atger, C., Bengough, A. G., Fourcaud, T., & Sidle, R. C. (2009). Desirable plant root traits for protecting natural and engineered slopes against landslides. *Plant and Soil*, *324*(1-2), 1-30. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0159-y>
- Strauss, G., & Gibson, S. M. (2004). Plant phenolics as cross-linkers of gelatin gels and gelatin-based coacervates for use as food ingredients. *Food Hydrocolloids*, *18*(1), 81-89. [https://doi.org/10.1016/S0268-005X\(03\)00045-6](https://doi.org/10.1016/S0268-005X(03)00045-6)
- Suberkropp, K., & Weyers, H. (1996). Application of fungal and bacterial production methodologies to decomposing leaves in streams. *Applied and Environmental Microbiology*, *62*(5), 1610-1615. <https://doi.org/10.1128/aem.62.5.1610-1615.1996>
- Šustr, V., Stingl, U., & Brune, A. (2014). Microprofiles of oxygen, redox potential, and pH, and microbial fermentation products in the highly alkaline gut of the saprophagous larva of *Penthetria holosericea* (Diptera: Bibionidae). *Journal of Insect Physiology*, *67*, 64-69. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2014.06.007>
- Suzuki, Y., Grayston, S. J., & Prescott, C. E. (2013). Effects of leaf litter consumption by millipedes (*Harpaghe haydeniana*) on subsequent decomposition depends on litter type. *Soil Biology and Biochemistry*, *57*, 116-123. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.07.020>
- Tardy, V., Spor, A., Mathieu, O., Lévêque, J., Terrat, S., Plassart, P., Regnier, T., Bardgett, R. D., van der Putten, W. H., Roggero, P. P., Seddaiu, G., Bagella, S., Lemanceau, P., Ranjard, L., & Maron, P.-A. (2015). Shifts in microbial diversity through land use intensity as drivers of carbon mineralization in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, *90*, 204-213. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.08.010>

- Tiunov, A. (2000). Microbial biomass, biovolume and respiration in *Lumbricus terrestris* L. cast material of different age. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(2), 265-275. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00165-0](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00165-0)
- Torn, M. S., Swanston, C. W., Castanha, C., & Trumbore, S. E. (2009). Storage and Turnover of Organic Matter in Soil. In N. Senesi, B. Xing, & P. M. Huang (Red.), *Biophysico-Chemical Processes Involving Natural Nonliving Organic Matter in Environmental Systems* (pp. 219-272). John Wiley & Sons, Inc. <https://doi.org/10.1002/9780470494950.ch6>
- Torsvik, V., & Øvreås, L. (2002). Microbial diversity and function in soil: From genes to ecosystems. *Current Opinion in Microbiology*, 5(3), 240-245. [https://doi.org/10.1016/S1369-5274\(02\)00324-7](https://doi.org/10.1016/S1369-5274(02)00324-7)
- Trumbore, S. (2006). Carbon respired by terrestrial ecosystems - recent progress and challenges: CARBON RESPIRED BY TERRESTRIAL ECOSYSTEMS. *Global Change Biology*, 12(2), 141-153. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01067.x>
- van der Drift, J., & Jansen, E. (1977). *Grazing of Springtails on Hyphal Mats and Its Influence on Fungal Growth and respiration*. 203-209.
- van der Heijden, M. G. A., Bardgett, R. D., & van Straalen, N. M. (2008). The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11(3), 296-310. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x>
- van Vliet, P. C. J., West, L. T., Hendrix, P. F., & Coleman, D. C. (1993). The influence of Enchytraeidae (Oligochaeta) on the soil porosity of small microcosms. In *Soil Structure/Soil Biota Interrelationships* (pp. 287-299). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-81490-6.50028-5>
- Verstraeten, G., Vancampenhout, K., Desie, E., De Schrijver, A., Hlava, J., Schelfhout, S., Verheyen, K., & Muys, B. (2018). Tree species effects are amplified by clay content in acidic soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 121, 43-49. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.02.021>
- Vesterdal, L., Clarke, N., Sigurdsson, B. D., & Gundersen, P. (2013). Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests? *Forest Ecology and Management*, 309, 4-18. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.01.017>
- Vesterdal, L., Schmidt, I. K., Callesen, I., Nilsson, L. O., & Gundersen, P. (2008). Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. *Forest Ecology and Management*, 255(1), 35-48. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.08.015>
- Vidal, A., Quenea, K., Alexis, M., & Derenne, S. (2016). Molecular fate of root and shoot litter on incorporation and decomposition in earthworm casts. *Organic Geochemistry*, 101, 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2016.08.003>
- von Lützow, M., Kögel-Knabner, I., Ludwig, B., Matzner, E., Flessa, H., Ekschmitt, K., Guggenberger, G., Marschner, B., & Kalbitz, K. (2008a). Stabilization mechanisms of organic matter in four temperate soils: Development and application of a conceptual model. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 171(1), 111-124. <https://doi.org/10.1002/jpln.200700047>
- von Lützow, M., Kögel-Knabner, I., Ludwig, B., Matzner, E., Flessa, H., Ekschmitt, K., Guggenberger, G., Marschner, B., & Kalbitz, K. (2008b). Stabilization mechanisms of organic matter in four temperate soils: Development and application of a conceptual model. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 171(1), 111-124. <https://doi.org/10.1002/jpln.200700047>
- Wall, D. H., Bradford, M. A., St. John, M. G., Trofymow, J. A., Behan-Pelletier, V., Bignell, D. E., Dangerfield, J. M., Parton, W. J., Rusek, J., Voigt, W., Wolters, V., Gardel, H. Z., Ayuke, F. O., Bashford, R., Beljakova, O. I., Bohlen, P. J., Brauman, A., Flemming, S., Henschel, J. R., ... Zou, X. (2008). Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent: SOIL FAUNA IMPACTS ON GLOBAL DECOMPOSITION. *Global Change Biology*, 14(11), 2661-2677. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01672.x>

- Wang, J., Tharayil, N., Chow, A. T., Suseela, V., & Zeng, H. (2015). Phenolic profile within the fine-root branching orders of an evergreen species highlights a disconnect in root tissue quality predicted by elemental- and molecular-level carbon composition. *New Phytologist*, 206(4), 1261-1273. <https://doi.org/10.1111/nph.13385>
- Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setälä, H., van der Putten, W. H., & Wall, D. H. (2004). Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. *Science*, 304(5677), 1629-1633. <https://doi.org/10.1126/science.1094875>
- West, L. T., Hendrix, P. F., & Bruce, R. R. (1991). Micromorphic observation of soil alteration by earthworms. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 34(1-4), 363-370. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(91\)90121-D](https://doi.org/10.1016/0167-8809(91)90121-D)
- Wiesmeier, M., Prietzel, J., Barthold, F., Spörlein, P., Geuß, U., Hangen, E., Reischl, A., Schilling, B., Von Lütow, M., & Kögel-Knabner, I. (2013). Storage and drivers of organic carbon in forest soils of southeast Germany (Bavaria) – Implications for carbon sequestration. *Forest Ecology and Management*, 295, 162-172. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.01.025>
- Winding, A., Rønn, R., & Hendriksen, N. B. (1997). Bacteria and protozoa in soil microhabitats as affected by earthworms. *Biology and Fertility of Soils*, 24(2), 133-140. <https://doi.org/10.1007/s003740050221>
- Wironen, M., & Moore, T. R. (2006). Exotic earthworm invasion increases soil carbon and nitrogen in an old-growth forest in southern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(4), 845-854. <https://doi.org/10.1139/x06-016>
- Woldeselassie, M., Van Miegroet, H., Gruselle, M.-C., & Hambly, N. (2012). Storage and Stability of Soil Organic Carbon in Aspen and Conifer Forest Soils of Northern Utah. *Soil Science Society of America Journal*, 76(6), 2230-2240. <https://doi.org/10.2136/sssaj2011.0364>
- Wolters, V. (2000). Invertebrate control of soil organic matter stability. *Biology and Fertility of Soils*, 31(1), 1-19. <https://doi.org/10.1007/s003740050618>
- Wu, Q.-S., Cao, M.-Q., Zou, Y.-N., & He, X. (2015). Direct and indirect effects of glomalin, mycorrhizal hyphae and roots on aggregate stability in rhizosphere of trifoliate orange. *Scientific Reports*, 4(1), 5823. <https://doi.org/10.1038/srep05823>
- Yue, X.-L., & Gao, Q.-X. (2018). Contributions of natural systems and human activity to greenhouse gas emissions. *Advances in Climate Change Research*, 9(4), 243-252. <https://doi.org/10.1016/j.accre.2018.12.003>
- Zimmerman, A. R., Chorover, J., Goyne, K. W., & Brantley, S. L. (2004). Protection of Mesopore-Adsorbed Organic Matter from Enzymatic Degradation. *Environmental Science & Technology*, 38(17), 4542-4548. <https://doi.org/10.1021/es035340+>
- Zimmermann, M., Leifeld, J., Schmidt, M. W. I., Smith, P., & Fuhrer, J. (2007). Measured soil organic matter fractions can be related to pools in the RothC model. *European Journal of Soil Science*, 58(3), 658-667. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00855.x>



# Appendix

## Informatie plots

Tabel 3-1: Algemene informatie van de plots

Datum:	27/09/2022	Plot:	H rijk
Adres:	De Grote Hof Hechtel-Eksel	Coördinaten:	51°10'12.9"N 5°23'43.3"E
Bereikbaarheid:	Via bosweg	Hoogte:	68m
Helling:	Vlak	Expositie:	/
Landgebruik:	Bos	Beheer:	
Vitaliteit van bestand:	Goed	Overschermingsgraad:	80%: normaal
Boomsoortensamenstelling:	Zomereik, wintereik, tamme kastanje, lide, brede stekelvaren	Notities:	
Humustype	Oligomull		

Datum:	27/09/2022	Plot:	H Arm
Adres:	De Grote Hof Hechtel-Eksel	Coördinaten:	51°10'10.8"N 5°23'44.3"E
Bereikbaarheid:	Via bosweg	Hoogte:	72m
Helling:	Vlak	Expositie:	/
Landgebruik:	Bos	Beheer:	Nood aan dunning, monocultuur aangeplant 25 jaar geleden
Vitaliteit van bestand:	Goed	Overschermingsgraad:	50%: licht
Boomsoortensamenstelling:	Grove den, hulst, ruwe berk, Amerikaanse vogelkers, braam, lijsterbes, brede stekelvaren	Notities:	
Humustype	Eumoder, hemimoder		

Datum:	28/09/2022	Plot:	K arm
Adres:	Kabouterbos Kasterlee	Coördinaten:	51°13'59.2"N 4°58'13.6"E
Bereikbaarheid:	Via sanitairblok, bosweg	Hoogte:	20m
Helling:	Vlak	Expositie:	/
Landgebruik:	Bos, recreatie Stuifduin (parking)	Beheer:	Aangeplante grove den, spontane verjonging
Vitaliteit van bestand:	Matig	Overschermingsgraad:	40-60%: ijl
Boomsoortensamenstelling:	Grove den, zomereik, ruwe berk, hazelaar, linde, lijsterbes, Amerikaanse eik	Notities:	Verjonging esdoorn
Humustype	Hemimor		

Datum:	28/09/2022	Plot:	K rijk 1 (ref)
Adres:	Schransstraat Kasterlee	Coördinaten:	51°13'28.2"N 4°55'49.7"E
Bereikbaarheid:	Bosweg	Hoogte:	72m
Helling:	Vlak	Expositie:	/
Landgebruik:	Vanaf eind jaren 80 bebost, eerst maisakker	Beheer:	Gemengd loofbos
Vitaliteit van bestand:	Goed	Overschermingsgraad:	80-100%: normaal
Boomsoortensamenstelling:	Winterlinde, boskers, haagbuk, zomereik, Noorse esdoorn	Notities:	
Humustype	oligomull		

Datum:	28/09/2022	Plot:	K rijk 2
Adres:	Kabouterbos Kasterlee	Coördinaten:	51°13'57.8"N 4°58'7.7"E
Bereikbaarheid:	Bosweg	Hoogte:	26m
Helling:	Vlak	Expositie:	/
Landgebruik:	Bos, recreatie	Beheer:	Aanplant grove den, spontane verjonging
Vitaliteit van bestand:	Goed	Overschermingsgraad:	

Boomsoortensamenstelling:	Grove den, Amerikaans krentenboompje, hazelaar, Hollandse linde, Amerikaanse vogelkers, haagbeuk, Noorse esdoorn	Notities:	Aanwezig dun: zomereik, hulst, lijsterbes, esdoorn zaailingen, kastanje
Humustype	dysmoder		

Datum:	30/09/2022	Plot:	M Arm
Adres:	Maashorst	Coördinaten:	51°43'24"N 5°36'18"E
Bereikbaarheid:	Bosweg	Hoogte:	30m
Helling:	Vlak	Expositie:	/
Landgebruik:	Recreatiebos, graasgebied voor grazers	Beheer:	Geen tot weinig
Vitaliteit van bestand:	Goed	Overschermingsgraad:	60-80%: licht
Boomsoortensamenstelling:	Zomereik, Grove den, Amerikaanse vogelkers	Notities:	Gebied voor grote grazers
Humustype	eumor		

Datum:	30/09/2022	Plot:	M rijk
Adres:	Maashorst	Coördinaten:	51°43'24"N 5°36'15.3"E
Bereikbaarheid:	Bosweg	Hoogte:	29m
Helling:	Vlak	Expositie:	/
Landgebruik:	Recreatiebos, gebied voor grote grazers	Beheer:	Monocultuur grove den, met Amerikaanse vogelkers
Vitaliteit van bestand:	Matig	Overschermingsgraad:	60-80%: licht
Boomsoortensamenstelling:	Amerikaanse vogelkers, zomereik, Grove den	Notities:	Paadjes door de grote grazers, beetje schimmel op de stam
Humustype	Eumoder, hemimoder		

Datum:	3/10/2022	Plot:	V arm
Adres:	Veldhoven	Coördinaten:	
Bereikbaarheid:	Bospad	Hoogte:	
Helling:	Vlak	Expositie:	/
Landgebruik:	Bos,	Beheer:	
Vitaliteit van bestand:		Overschermingsgraad:	50%: licht
Boomsoortensamenstelling:	Zomereik, Grove den, Amerikaanse vogelkers, lijsterbes, berk	Notities:	Plot licht langs de weg (afgeschermd door een hek, veel stinkzwammen aanwezig, varens naast het plot)
Humustype	Dysmoder, eumoder		

Datum:	4/10/2022	Plot:	V ref
Adres:	Veldhoven	Coördinaten:	51°25'1.93"N 5°22'22.4"E
Bereikbaarheid:	Bospad	Hoogte:	41m
Helling:	Vlak	Expositie:	/
Landgebruik:	Bos	Beheer:	

Vitaliteit van bestand:		Overschermingsgraad:	60-80%: licht
Boomsoortensamenstelling:	Zomereik, lijsterbes, hazelaar, Amerikaanse vogelkers	Notities:	
Humustype	Mesomull, hemimoder		

Datum:	3/10/2022	Plot:	V rijk
Adres:	Veldhoven	Coördinaten:	51°25'1.1"N 5°22'14.5"E
Bereikbaarheid:	Bospad	Hoogte:	42m
Helling:	Vlak	Expositie:	/
Landgebruik:	Bos	Beheer:	
Vitaliteit van bestand:		Overschermingsgraad:	<60%: ijl
Boomsoortensamenstelling:	Eik, Amerikaanse vogelkers, Grove den, jonge Esdoorn, hulst	Notities:	Varens en braam aanwezig
Humustype	Dysmull, hemimoder		

Datum:	04/10/2022	Plot:	GH arm
Adres:	Grote heide	Coördinaten:	51°23'12.1"N 5°33'0.6"E
Bereikbaarheid:	Bospad	Hoogte:	35m
Helling:	Vlak	Expositie:	/
Landgebruik:	Bos	Beheer:	
Vitaliteit van bestand:		Overschermingsgraad:	<60%: ijl
Boomsoortensamenstelling:	Grove den, ruwe berk, spork, lijsterbes, hulst, zomereik, douglas spar	Notities:	Kleine hoogteverschillen in plot door erosie, braam en pijpenstrootje
Humustype	eumor		

Datum:	04/10/2022	Plot:	GH Rijk
Adres:	Grote Heide	Coördinaten:	51°23'17.9"N 5°33'6.3"E
Bereikbaarheid:	Bospad	Hoogte:	32m
Helling:	Vlak	Expositie:	/
Landgebruik:	Bos	Beheer:	
Vitaliteit van bestand:		Overschermingsgraad:	70%: licht
Boomsoortensamenstelling:	Hazelaar, gewone esdoorn, eenstijlige meidoorn, boswilg, lork, beuk, haagbeuk, gewone es, douglas spar	Notities:	Bodem bedekt met braam, hondsdraf, zevenblad, dikkemanskruid
Humustype	Mesomull		

Datum:	26/09/2022	Plot:	S Rijk
Adres:	Winkelstraat, Someren	Coördinaten:	51°25'55.7"N 5°39'13.1"E
Bereikbaarheid:	Via bospad, wei	Hoogte:	26m
Helling:	Vlak	Expositie:	/

Landgebruik:	Bos	Beheer:	Eikenbestand met Amerikaanse vogelkers
Vitaliteit van bestand:		Overschermingsgraad:	60%: licht
Boomsoortensamenstelling:	Zomereik, gewone esdoorn, Amerikaanse vogelkers, lijsterbes, spork, grove den	Notities:	
Humustype	eumoder		

## Foto's sites

### Hechtel-Eksel



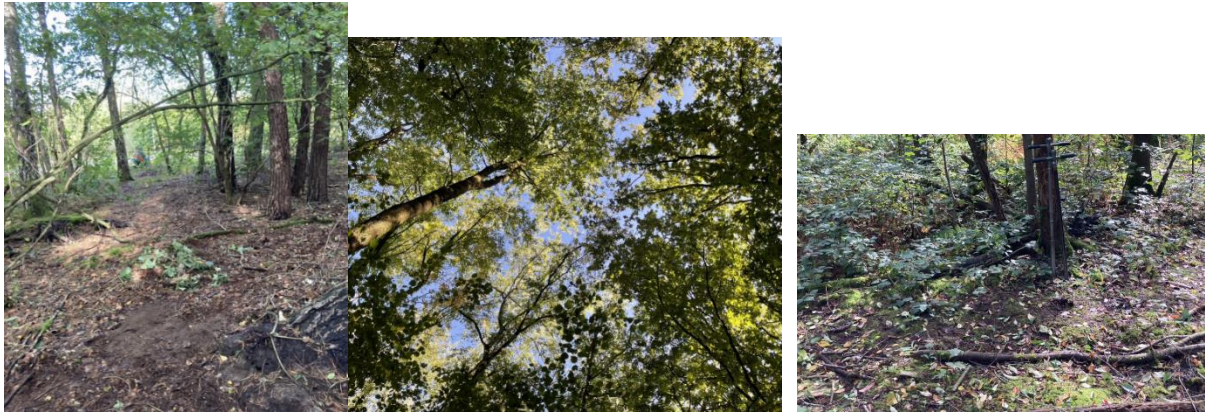
### Kasterlee



### Maashorst



## Veldhoven



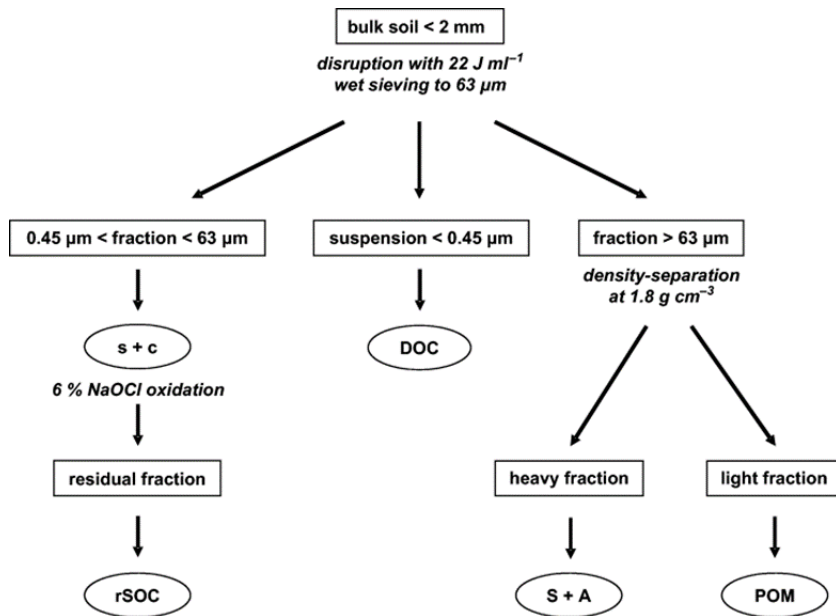
## Grote Heide



## Someren



## Protocol koolstoffractionatie



## C-fractionatie volgens Zimmerman et al. 2007

### Stap 1: sonificatie

- Zeef het bodemstaal met een 2 mm zeef
  - Om takjes, blad, wortels,.. te verwijderen
- Weeg 30 g bodem af in maatbeker van 250 ml
  - Noteer massa per staal tot 0,01 nauwkeurig
- Voeg 150 ml demiwater toe
- Zet de maatbeker op een roerplaat, met roerstaaf tot alles in
- Plaats de sonicator in de maatbeker voor 143 seconden
  - Energie:  $22 \text{ J/ml}$
- Stalen nadien koel bewaren tot volgende stap

#### Benodigdheden

- 2 mm zeef
- Weegschaal
- Maatbeker 250 ml
- Demiwater
- Roerplaat + roerstaaf
- Sonicator



### Stap 2: Natte zieving

- Giet de inhoud van de beker op een  $63 \mu\text{m}$  zeef
  - Spoel de beker goed uit
  - Verwijder de roerstaaf
- Voeg net voldoende water toe om te kunnen zeven
- Zeef 2 minuten

#### Benodigdheden:

- $63 \mu\text{m}$  zeef
- demiwater

### Stap 3: Fractie > 63 $\mu\text{m}$

- Weeg een leeg aluminiumbakje
  - Massa noteren
- Geef het bakje een duidelijk label: "Staalcode" > 63  $\mu\text{m}$
- Alles wat op de zeef blijft liggen uitspoelen in aluminium bakje
- Zet het aluminium bakje in de oven op 40°C voor minstens 24
- Na 24 uur: aluminium bakje wegen
  - Massa noteren
- Bewaar het staal in een falcontube

Benodigdheden:

- Aluminiumbakjes
- weegschaal
- Oven (reserveren)

### Stap 4: Fractie < 63 $\mu\text{m}$

- Weeg een lege soeppot
  - Massa noteren
- Geef de soeppot een duidelijk label: "Staalcode" < 63  $\mu\text{m}$
- Alles wat door de zeef ging doe je in de soeppot
- Weeg de soeppot met inhoud
  - Massa noteren
- Soeppot koel bewaren tot de volgende stap

Benodigdheden:

- Soeppoten
- Weegschaal
- Frigo

### Stap 5: vacuümfiltratie fractie < 63 $\mu\text{m}$

- Zet een Buchneropstelling klaar met een 0,45  $\mu\text{m}$  filter
  - Filter wegen + massa noteren
- Zet de soeppot met fractie < 63  $\mu\text{m}$  op roerplaat met roerstaaf tot alles terug in suspensie is
- Filter vervolgens de volledige inhoud van de soeppot

Benodigdheden:

- Buchner
- Vacuümpomp
- Filter 0,45  $\mu\text{m}$
- Roerplaat + roerstaaf



### Stap 6: Fractie > 45 $\mu\text{m}$ (s + c)

- Weeg een leeg aluminium bakje + labelen [staalcode] > 45  $\mu\text{m}$  [s + c]
  - Massa noteren
- Geef het aluminiumbakje een duidelijk label: "staalcode" s + c
- Alles wat op Buchner blijft liggen voorzichtig uitspoelen in aluminium bakje
- Droog het bakje in de oven op 40°C voor minstens 24uur
- Na 24 uur het aluminiumbakje wegen
  - Massa noteren

Benodigdheden:

- Aluminiumbakjes
- Weegschaal
- Oven



## Stap 7: Fractie < 45 µm (DOC)

- Alles wat door de filter is gelopen mag weg

## Stap 8: Fractie > 63 µm (POM en S+A)

- Bereiding van een SPT oplossing met dichtheid 1,8 g/cm<sup>3</sup>
  - Weeg een hoeveelheid SPT af
  - Voeg een gekend volume demiwater toe
  - Bepaal de dichtheid met behulp van een balans
- Trial en error

Benodigdheden:

- SPT
- Demiwater
- weegschaal

## Stap 9: SPT toevoegen + centrifugeren

- Voeg de SPT oplossing toe aan het bodemstaal (>63 µm) in de falcon tube
- Stel de centrifuge in op 15 minuten, 1000 g
- Zet de stalen in de centrifuge
- Na centrifuge: bewaar de falcon tube in de diepvriezer tot de volgende stap

Benodigdheden:

- Centrifuge
- diepvriezer



## Stap 10: Fracties filteren

### POM fractie

- Stel de Buchneropstelling op met een filter van 11 µm (filter v
- Weeg een aluminium bakje
- Geef het bakje een duidelijk label: "Staalcode" POM
- Neem falcon tube (staal > 63µm) uit diepvriezer
- Schraap de bovenste laag (POM fractie) in Buchneropstelling met filter
- Spoelen
- Doe de POM fractie (blijft op de filter liggen) met filterpapier in aluminiumbakje
- Zet bakje in de oven op 40°C voor minstens 24 uur
- Na 24 uur wegen

Benodigdheden:

- Aluminiumbakjes
- Weegschaal
- Oven
- Buchner
- Vacuümpomp
- Filters 11 µm

### SPT oplossing

- Doe de volgende laag (SPT oplossing) op de Buchneropstelling met filter
- Spoelen
- Alles wat op de filter blijft liggen verwijderen
- SPT recycleren

## S + A fractie

- Weeg een aluminium bakje
- Geef bakje een duidelijk label: "Staalcode" S+A
- Doe de onderste laag (S+A fractie) van de falcon tube in Buchneropstelling met filter (11  $\mu$ m)
- Doe de S+A fractie (blijft op de filter liggen) met filtreerpapier in aluminiumbakje
- Zet bakje in de oven op 40°C voor minstens 24 uur
- Na 24 uur bakje wegen



Klaar voor CN meting

## Resultaten C:N meting

Tabel 11: Resultaten C:N meting (%): percentage koolstof (gemeten op 5mg(POM), 10mg(s+c), 50mg(S+A))

Sample	Site	Bostype	Diepte	Fractie	% N	% C
SA 0-10 s+c	Someren	Arm	0 tot 10	s+c	0.435	11.15
SA 10-20 s+c	Someren	Arm	10 tot 20	s+c	0.418	13.32
SR 0-10 s+c	Someren	Rijk	0 tot 10	s+c	0.648	10.89
SR 10-20 s+c	Someren	Rijk	10 tot 20	s+c	0.524	9.14
HA 0-10 s+c	Hechtel-Eksel	Arm	0 tot 10	s+c	0.292	5.61
HA 10-20 s+c	Hechtel-Eksel	Arm	10 tot 20	s+c	0.199	3.50
HR 0-10 s+c	Hechtel-Eksel	Rijk	0 tot 10	s+c	0.252	3.73
HR 10-20 s+c	Hechtel-Eksel	Rijk	10 tot 20	s+c	0.169	2.25
KA 0-10 s+c	Kasterlee	Arm	0 tot 10	s+c	0.377	9.50
KA 10-20 s+c	Kasterlee	Arm	10 tot 20	s+c	0.231	4.10
KRI 0-10 s+c	Kasterlee	Referentie	0 tot 10	s+c	1.092	17.66
KRI 10-20 s+c	Kasterlee	Referentie	10 tot 20	s+c	0.909	15.48
KRII 0-10 s+c	Kasterlee	Rijk	0 tot 10	s+c	0.390	9.29
KRII 10-20 s+c	Kasterlee	Rijk	10 tot 20	s+c	0.234	5.43
MA 0-10 s+c	Maashorst	Arm	0 tot 10	s+c	0.774	29.57
MA 10-20 s+c	Maashorst	Arm	10 tot 20	s+c	0.801	30.61
MR 0-10 s+c	Maashorst	Rijk	0 tot 10	s+c	0.950	23.67
MR 10-20 s+c	Maashorst	Rijk	10 tot 20	s+c	0.840	23.36

VA 0-10 s+c	Veldhoven	Arm	0 tot 10	s+c	0.308	6.78
VA 10-20 s+c	Veldhoven	Arm	10 tot 20	s+c	0.200	4.46
VR 0-10 s+c	Veldhoven	Rijk	0 tot 10	s+c	0.492	10.36
VR 10-20 s+c	Veldhoven	Rijk	10 tot 20	s+c	0.180	3.73
Vref 0-10 s+c	Veldhoven	Referentie	0 tot 10	s+c	0.428	8.96
Vref 10-20 s+c	Veldhoven	Referentie	10 tot 20	s+c	0.236	5.18
GHA 0-10 s+c	Grote Heide	Arm	0 tot 10	s+c	0.263	7.86
GHA 10-20 s+c	Grote Heide	Arm	10 tot 20	s+c	0.226	7.85
GHR 0-10 s+c	Grote Heide	Rijk	0 tot 10	s+c	0.242	4.29
GHR 10-20 s+c	Grote Heide	Rijk	10 tot 20	s+c	0.211	3.74
SA 0-10 POM	Someren	Arm	0 tot 10	POM	1.458	40.07
SA 10-20 POM	Someren	Arm	10 tot 20	POM	1.096	34.43
SR 0-10 POM	Someren	Rijk	0 tot 10	POM	2.055	39.05
SR 10-20 POM	Someren	Rijk	10 tot 20	POM	1.653	28.07
HA 0-10 POM	Hechtel-Eksel	Arm	0 tot 10	POM	1.334	34.00
HA 10-20 POM	Hechtel-Eksel	Arm	10 tot 20	POM	1.061	27.42
HR 0-10 POM	Hechtel-Eksel	Rijk	0 tot 10	POM	1.195	23.96
HR 10-20 POM	Hechtel-Eksel	Rijk	10 tot 20	POM	1.033	28.44
KA 0-10 POM	Kasterlee	Arm	0 tot 10	POM	1.258	34.62
KA 10-20 POM	Kasterlee	Arm	10 tot 20	POM	1.664	40.21
KRI 0-10 POM	Kasterlee	Referentie	0 tot 10	POM	2.305	39.00
KRI 10-20 POM	Kasterlee	Referentie	10 tot 20	POM	1.755	36.03
KRII 0-10 POM	Kasterlee	Rijk	0 tot 10	POM	1.439	41.47
KRII 10-20 POM	Kasterlee	Rijk	10 tot 20	POM	1.021	32.70
MA 0-10 POM	Maashorst	Arm	0 tot 10	POM	1.185	38.96
MA 10-20 POM	Maashorst	Arm	10 tot 20	POM	1.271	45.93
MR 0-10 POM	Maashorst	Rijk	0 tot 10	POM	1.978	44.17
MR 10-20 POM	Maashorst	Rijk	10 tot 20	POM	1.427	42.04
VA 0-10 POM	Veldhoven	Arm	0 tot 10	POM	2.262	51.78
VA 10-20 POM	Veldhoven	Arm	10 tot 20	POM	2.019	51.82
VR 0-10 POM	Veldhoven	Rijk	0 tot 10	POM	2.078	40.74
VR 10-20 POM	Veldhoven	Rijk	10 tot 20	POM	1.548	38.63
Vref 0-10 POM	Veldhoven	Referentie	0 tot 10	POM	2.005	39.38
Vref 10-20 POM	Veldhoven	Referentie	10 tot 20	POM	1.439	36.82
GHA 0-10 POM	Grote Heide	Arm	0 tot 10	POM	1.305	39.34
GHA 10-20 POM	Grote Heide	Arm	10 tot 20	POM	0.817	33.47
GHR 0-10 POM	Grote Heide	Rijk	0 tot 10	POM	1.542	34.59
GHR 10-20 POM	Grote Heide	Rijk	10 tot 20	POM	1.076	84.44
SA 0-10 S+A	Someren	Arm	0 tot 10	S+A	0.042	0.82
SA 10-20 S+A	Someren	Arm	10 tot 20	S+A	0.017	0.45
SR 0-10 S+A	Someren	Rijk	0 tot 10	S+A	0.136	2.39
SR 10-20 S+A	Someren	Rijk	10 tot 20	S+A	0.055	0.81
HA 0-10 S+A	Hechtel-Eksel	Arm	0 tot 10	S+A	0.068	1.65
HA 10-20 S+A	Hechtel-Eksel	Arm	10 tot 20	S+A	0.027	0.36
HR 0-10 S+A	Hechtel-Eksel	Rijk	0 tot 10	S+A	0.036	0.46
HR 10-20 S+A	Hechtel-Eksel	Rijk	10 tot 20	S+A	0.013	0.16

KA 0-10 S+A	Kasterlee	Arm	0 tot 10	S+A	0.030	0.67
KA 10-20 S+A	Kasterlee	Arm	10 tot 20	S+A	0.000	0.04
KRI 0-10 S+A	Kasterlee	Referentie	0 tot 10	S+A	0.081	1.34
KRI 10-20 S+A	Kasterlee	Referentie	10 tot 20	S+A	0.025	0.27
KRII 0-10 S+A	Kasterlee	Rijk	0 tot 10	S+A	0.025	0.45
KRII 10-20 S+A	Kasterlee	Rijk	10 tot 20	S+A	0.000	0.16
MA 0-10 S+A	Maashorst	Arm	0 tot 10	S+A	0.031	0.93
MA 10-20 S+A	Maashorst	Arm	10 tot 20	S+A	0.028	0.91
MR 0-10 S+A	Maashorst	Rijk	0 tot 10	S+A	0.054	1.24
MR 10-20 S+A	Maashorst	Rijk	10 tot 20	S+A	0.026	0.61
VA 0-10 S+A	Veldhoven	Arm	0 tot 10	S+A	0.099	2.41
VA 10-20 S+A	Veldhoven	Arm	10 tot 20	S+A	0.042	1.10
VR 0-10 S+A	Veldhoven	Rijk	0 tot 10	S+A	0.287	6.04
VR 10-20 S+A	Veldhoven	Rijk	10 tot 20	S+A	0.031	0.70
Vref 0-10 S+A	Veldhoven	Referentie	0 tot 10	S+A	0.205	4.44
Vref 10-20 S+A	Veldhoven	Referentie	10 tot 20	S+A	0.040	0.93
GHA 0-10 S+A	Grote Heide	Arm	0 tot 10	S+A	0.096	3.02
GHA 10-20 S+A	Grote Heide	Arm	10 tot 20	S+A	0.057	1.74
GHR 0-10 S+A	Grote Heide	Rijk	0 tot 10	S+A	0.062	1.21
GHR 10-20 S+A	Grote Heide	Rijk	10 tot 20	S+A	0.034	0.51

**Tabel 12: Massa van de fracties na C-fractionatie + Recovery**

Staal	Beginmassa (g)	Massa van fracties:	POM (g)	S+A (g)	s+c (g)	SOM fracties (g)	Recovery
SA arm 0-10	30.06		0.20	25.50	1.86	27.56	0.9168
SA arm 10-20	30.00		0.12	26.01	1.92	28.05	0.9350
SR rijk 0-10	30.04		0.46	26.12	1.64	28.22	0.9394
SR rijk 10-20	30.08		0.10	26.29	2.20	28.59	0.9505
H arm 0-10	30.12		0.32	21.09	5.39	26.80	0.8898
H arm 10-20	30.09		0.11	21.27	5.27	26.65	0.8857
H rijk 1 0-10	30.00		0.11	22.10	5.04	27.25	0.9083
H rijk 1 10-20	30.05		0.02	22.60	5.09	27.71	0.9221
K arm 0-10	30.01		0.22	25.16	2.22	27.60	0.9197
K arm 10-20	30.03		0.02	26.18	1.60	27.80	0.9257
K rijk 1 0-10	30.01		0.25	24.14	2.15	26.54	0.8844
K rijk 1 10-20	30.06		0.04	25.94	2.49	28.47	0.9471
K rijk 2 0-10	30.12		0.11	26.61	1.34	28.06	0.9316
K rijk 2 10-20	30.16		0.02	26.83	1.27	28.12	0.9324
M arm 0-10	30.09		0.16	26.96	1.76	28.88	0.9598
M arm 10-20	30.10		0.08	27.17	1.62	28.87	0.9591
M rijk 0-10	30.18		0.10	26.43	2.21	28.74	0.9523
M rijk 10-20	30.05		0.07	26.28	2.33	28.68	0.9544
V arm 0-10	30.19		0.14	20.45	5.69	26.28	0.8705
V arm 10-20	30.04		0.05	23.4	5.56	29.01	0.9657
V rijk 0-10	30.15		0.21	23.93	3.76	27.90	0.9254
V rijk 10-20	30.02		0.01	21.53	7.11	28.65	0.9544
V ref 0-10	30.04		0.09	22.26	6.68	29.03	0.9664

V ref 10-20	30.08		0.05	20.66	8.01	28.72	0.9548
GH arm 0-10	30.13		0.08	23.05	5.78	28.91	0.9595
GH arm 10-20	30.06		0.04	22.22	6.25	28.51	0.9484
GH rijk 0-10	30.10		0.07	22.06	5.08	27.21	0.9040
GH rijk 10-20	30.06		0.02	21.21	6.67	27.90	0.9281

**Tabel 13: Massafractie van de fracties: Massa v/d fractie / totale massa (=som v/d fracties)**

% van totale massa	POM %	S+A %	s+c %
massa van de fractie/SOM fractie	0.73	92.53	6.75
	0.43	92.73	6.84
	1.63	92.56	5.81
	0.35	91.96	7.69
	1.19	78.69	20.11
	0.41	79.81	19.77
	0.40	81.10	18.50
	0.07	81.56	18.37
	0.80	91.16	8.04
	0.07	94.17	5.76
	0.94	90.96	8.10
	0.14	91.11	8.75
	0.39	94.83	4.78
	0.07	95.41	4.52
	0.55	93.35	6.09
	0.28	94.11	5.61
	0.35	91.96	7.69
	0.24	91.63	8.12
	0.53	77.82	21.65
	0.17	80.66	19.17
	0.75	85.77	13.48
	0.03	75.15	24.82
	0.31	76.68	23.01
	0.17	71.94	27.89
	0.28	79.73	19.99
	0.14	77.94	21.92
	0.26	81.07	18.67
	0.07	76.02	23.91

**Tabel 14: Aandeel koolstof per fractie en de relatieve hoeveelheid koolstof tov totale hoeveelheid koolstof bekomen uit fractionatie**

Staal	Aandeel koolstof per fractie in staal (%)	POM	S+A	s+c	Total	Koolstof in fractie / Totale koolstof (%)	POM	S+A	s+c

SA arm 0-10	Massafractie * koolstof (%)	29.0790	75.4229	75.26111	1.7976		0.161763	0.419569	0.418669
SA arm 10-20		14.7291	42.0372	91.14975	1.4792		0.099578	0.284196	0.616226
SR rijk 0-10		63.6462	221.0966	63.27192	3.4801		0.182884	0.635308	0.181808
SR rijk 10-20		9.8190	74.24562	70.33583	1.5440		0.063594	0.480864	0.455542
H arm 0-10		40.5976	129.8302	112.797	2.8322		0.143341	0.4584	0.398259
H arm 10-20		11.3182	29.10149	69.272	1.0969		0.103182	0.265303	0.631516
H rijk 1 0-10		9.6703	36.95859	68.96453	1.1559		0.083658	0.319729	0.596613
H rijk 1 10-20		2.0528	13.02374	41.30199	0.5638		0.036411	0.231005	0.732584
K arm 0-10		27.5970	61.20359	76.423	1.6522		0.167028	0.370429	0.462543
K arm 10-20		2.8927	3.797838	23.5951	0.3029		0.095513	0.125401	0.779087
K rijk 1 (ref) 0-10		36.7365	121.4701	143.0373	3.0124		0.121949	0.403229	0.474822
K rijk 1 (ref) 10-20		5.0624	25.04107	135.3735	1.6548		0.030593	0.151327	0.81808
K rijk 2 0-10		16.2573	42.67481	44.34758	1.0328		0.157411	0.413196	0.429393
K rijk 2 10-20		2.3256	15.59765	24.53632	0.4246		0.054773	0.367353	0.577875
M arm 0-10		21.5867	87.20129	180.1963	2.8898		0.074698	0.301751	0.623551
M arm 10-20		12.7261	85.61889	171.7818	2.7013		0.047112	0.316958	0.63593

M rijk 0-10		15.369 5	114.254 4	181.975 9	3.116 0		0.04932 5	0.36667	0.58400 5
M rijk 10- 20		10.260 6	55.8382	189.792 9	2.558 9		0.04009 7	0.21821	0.74169 2
V arm 0-10		27.582 1	187.916 6	146.796 2	3.622 9		0.07613 2	0.51868 4	0.40518 4
V arm 10- 20		8.9309	88.4120 8	85.4681 5	1.828 1		0.04885 3	0.48362 5	0.46752 2
V rijk 0-10		30.661 2	518.292 5	139.650 2	6.886 0		0.04452 7	0.75267 1	0.20280 2
V rijk 10- 20		1.3485	52.6425 3	92.4715 5	1.464 6		0.00920 7	0.35942 7	0.63136 7
V ref 0-10		12.208 3	340.753 4	206.259 6	5.592 2		0.02183 1	0.60933 6	0.36883 4
V ref 10- 20		6.4109	66.6508 5	144.482 9	2.175 4		0.02947	0.30637 8	0.66415 3
GH arm 0-10		10.886 2	241.003 3	157.084 7	4.089 7		0.02661 8	0.58928 7	0.38409 4
GH arm 10- 20		4.6953	135.700 3	172.177	3.125 7		0.01502 1	0.43414	0.55083 8
GH rijk 0- 10		8.8980	98.1222 5	80.1338 1	1.871 5		0.04754 4	0.52428 6	0.42817
GH rijk 10- 20		6.0529	38.7886 9	89.5137 8	1.343 6		0.04505 1	0.28870 2	0.66624 6





FACULTEIT INDUSTRIËLE INGENIEURSWETENSCHAPPEN  
CAMPUS GEEL  
Kleinhoefstraat 4  
2440 GEEL, België  
tel. + 32 14 72 13 00  
iiw.geel@kuleuven.be  
[www.iw.kuleuven.be](http://www.iw.kuleuven.be)

