D 255

HET EFFEKT VAN IJZER EN MANGAAN OP VIER *CIRSIUM* SOORTEN, GERELATEERD AAN "NATTE" EN "DROGE" MILIEUS.

Jaap Bloem

Verslag van een doctoraal onderzoek plantenoecologie,
met begeleiding van D.M. Pegtel en A.P. Grootjans.

Laboratorium voor Plantenoecologie,
Rijksuniversiteit Groningen.

November, 1981.

Rijksuniversiteit Groningen
Bibliotheek Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN

Inhoud :

	pagina:
Samenvatting	1
1. Inleiding	2
2. Materiaal en methode	4
2.1. Karakterisering van standplaatsen	4
2.2. Voorkweek van kiemplanten	5
2.3. Experimenten in hydrocultuur	5
2.4. Onderzoek van de planten	7
2.5. Analysemethoden	7
3. Resultaten	8
3.1. Karakterisering van standplaatsen	8
3.1.1. Vegetatieopnamen	8
3.1.2. Bodemonderzoek	11
3.1.3. Redoxpotentiaal	14
3.2. Invloed van de pH	15
3.3. Invloed van Mn^{2+}	17
3.4. Invloed van Fe^{2+}	21
3.4.1. Invloed van Fe^{2+} op de groei	21
3.4.2. Chemische analyse van de planten	24
3.4.3. Controle van de Fe-concentratie	29
4. Discussie	31
4.1. Onderzoek van de standplaatsen	31
4.2. De invloed van Mn^{2+}	32
4.3. De invloed van Fe^{2+}	33
4.4. Aanpassingen aan hogere Fe-concentraties	34
4.5. Algemene opmerkingen	35
Literatuur	37

Samenvatting.

De invloed van verschillende concentraties (0 , 0,13 , 1 , 8 , en 64 ppm) Fe en Mn op vier Cirsium soorten werd onderzocht. Verondersteld werd dat soorten van "natte" standplaatsen (C. dissectum, en in mindere mate C. palustre) hogere concentraties Fe en/of Mn kunnen verdragen dan soorten van "droge" standplaatsen (C. vulgare, en in mindere mate C. arvense).

Het effect van Mn^{2+} was bij alle vier soorten ongeveer gelijk. Bij 64 ppm trad ernstige Mn-vergiftiging op. Gezien de relatief grote Mn tolerantie, en de lage Mn concentraties in het veld ($<$ 10 ppm), speelt Mn waarschijnlijk geen rol bij het bepalen van standplaatsverschillen tussen deze Cirsium soorten.

Ook het effect van Fe^{2+} was bij alle vier soorten gelijk. De optimale Fe^{2+} concentratie was 0,13 tot 1 ppm. Vanaf 8 ppm trad Fe-vergiftiging en sterke groeiremming op. C. dissectum haalde echter bij 8 ppm Fe^{2+} nog 28% van het optimum drooggewicht terwijl C. vulgare nog 15% haalde. C. dissectum werd dus relatief minder geremd. Het absolute drooggewicht van beide soorten was echter gelijk bij 8 ppm. De conclusie is dat Fe^{2+} een bescheiden rol kan spelen bij het bepalen van standplaatsverschillen tussen deze vier Cirsium soorten. Waarschijnlijk spelen andere factoren (b.v. macro-elementen) een grotere rol. Chemische analyses van plantenmateriaal wijzen erop dat bij toxische Fe^{2+} concentraties immobiel $FePO_4$ neerslaat in de wortels, waardoor toxische effecten in de spruit kunnen worden verminderd. Het Ca-gehalte in wortel en spruit bleek bij toxische Fe^{2+} concentraties 5 x hoger te zijn dan normaal, terwijl ook het Mn-gehalte in de spruit 2 á 3 keer hoger was.

Voor natte standplaatsen van C. dissectum werd een maximale Fe concentratie van plm. 35 ppm berekend. Deze standplaatsen hadden een hoger vochtgehalte (82%) en een hoger oplosbaar Fe-gehalte (15 mg/100 g droge grond) dan die van C. vulgare (resp. 8,5% en 0,39 mg Fe/100 g droge grond).

1. Inleiding.

Er zijn vele factoren die een rol kunnen spelen bij het bepalen van de standplaats van een bepaalde soort of oecotype. Belangrijke abiotische factoren zijn oa. de zuurgraad, het vochtgehalte, en de beschikbaarheid van macro- en micro-nutriënten. Factoren als zuurgraad en vochtgehalte kunnen de beschikbaarheid van nutriënten beinvloeden (Bradshaw et al., 1964 : Landolt, 1973 : Etherington, 1975). Tussen verschillende factoren kunnen interacties optreden, bv. tussen Fe en P (Foy et al., 1978). Naast abiotische factoren kunnen ook biotische factoren een belangrijke rol spelen. Zo kunnen soorten als gevolg van competitie met andere soorten op standplaatsen voorkomen die aanzienlijk afwijken van hun fysiologisch optimum. Minder optimale standplaatsen kunnen voor tolerante soorten een refugium vormen om te ontkomen aan competitie met sneller groeiende, maar minder tolerante soorten (Hackett, 1967 : Etherington, 1975).

Dit onderzoek is toegespitst op de vraag of metalen (Fe en Mn) een rol spelen bij het bepalen van standplaatsverschillen tussen Cirsium soorten.

De concentratie van opgeloste metalen in het bodemvocht wordt beinvloed door de redoxpotentiaal, het vochtgehalte, en de zuurgraad. Natte waterverzadigde bodems verschillen van drogere bodems in onder meer de volgende eigenschappen (Etherington, 1975) :

	nat	droog
pO_2	laag (anaëroob)	hoog (aëroob)
redoxpotentiaal	laag (reducerend)	hoog (oxiderend)
concentratie Fe en Mn	hoog	laag
valentie Fe	2+	3+
valentie Mn	2+	4+
concentratie P	hoog	laag
concentratie Si	hoog	laag
vorm N	NH_4^+	NO_3^-
vorm S	S^{2-}	SO_4^{2-}

Het belangrijkste redoxkoppel in de bodem is doorgaans het koppel Fe^{2+}/Fe^{3+}. In waterverzadigde bodems komen als gevolg van een lage redoxpotentiaal, relatief hoge concentraties opgeloste metalen in de bodem voor. Dit wordt veroorzaakt doordat de gereduceerde metaalionen een grotere oplosbaarheid bezitten dan de geoxideerde metaalionen. Een lage pH (< 5 á 6) heeft eveneens een grotere oplosbaarheid van de metalen tot gevolg (Etherington, 1975 : Aalbers, 1980 : Rorison, 1980).

Het is bekend dat verschillen in Fe- en Mn-gevoeligheid tussen plantensoorten bepalend kunnen zijn voor het al dan niet voorkomen van soorten. Voor sommige soorten van drogere standplaatsen zijn relatief lage concentraties Fe en/of Mn al toxisch, terwijl andere soorten van nattere standplaatsen veel hogere concentraties kunnen verdragen. Ook de vorm waarin de metaalionen kunnen voorkomen (valentie, zout of gecheleerd) kan de toxiciteit van deze ionen beinvloeden (Twyman, 1951 : Martin, 1968 : Rozema en Blom, 1977 : Ernst en Lugtenborg, 1980).

De concentraties van andere opgeloste ionen kunnen de toxiciteit van Fe en Mn beinvloeden. Toxische effecten van Fe kunnen worden verminderd door oa.: Ca, P, Si, en Mn. Mn-toxiciteit kan worden verminderd door de aanwezigheid van oa.: Ca, P, Si, en Fe. De aanwezigheid van sulfide kan daarentegen toxische effecten op planten nog verergeren. Een Mn-overschot in de plant kan Fe-deficiëntie veroorzaken. Een teveel aan Fe kan deficiëntie veroorzaken van Mn, maar ook van verscheidene andere elementen, zoals : P, K, Ca, en Mg (Foy et al., 1978).

Aanpassing van plantensoorten aan hoge concentraties metalen kan berusten op :

A : verminderde opname van gereduceerde metalen door de wortels (exclusion): dit kan worden bereikt door oxidatie van de rhizosfeer door radiaal zuurstofverlies vanuit de wortels.

B : verminderd transport van metalen van wortel naar spruit (minder translocatie): door vorming van immobiele metaalverbindingen (bv. ijzerfosfaten) in de wortels.

C : grotere tolerantie voor hoge concentraties metalen in de plantenweefsels.

A en B berusten op vermijding (avoidance) en C op het verdragen van metalen (tolerantie) (Etherington, 1975 : Foy et al., 1978).

Bij dit onderzoek is gekozen voor een viertal Cirsium soorten omdat :

- de diverse soorten in verschillende milieus voorkomen.
- de soorten nauw met elkaar verwant zijn, waardoor de fylogenetische verschillen tussen de soorten relatief gering zullen zijn.
- de soorten relatief gemakkelijk te kweken zijn.

Er werd gebruik gemaakt van de volgende Cirsium soorten :

- C. arvense (Akkerdistel) : 4 , komt op veel verschillende standplaatsen voor. Bodem : vochthoudend tot vochtig (of indifferent), niet sterk zuur (of indifferent), voedselrijkdom (N,P,K) variabel, meestal niet laag.
- C. dissectum (Spaanse Ruiter) : 4 , zeldzaam, komt voor in blauwgraslanden en dopheide-associatie. Bodem : vochtig tot nat, zuur, voedselarm.
- C. palustre (Kale Jonker) : ∞, vrij algemeen. Bodem: vochtig tot nat,

zuur, voedselarm tot matig voedselarm.

- C. vulgare (Speerdistel) :⊙⊙ , algemeen. Bodem : droog tot vochthoudend, alkalisch tot neutraal, voedselrijkdom matig, ook arm en rijk.

(gegevens van : Klapp, 1965 : Kruijne et al., 1967 : Ellenberg, 1974 : Westhoff en den Held, 1975 : Heukels- van Ooststroom, 1977).

Op grond van deze literatuurgegevens, voornamelijk gebaseerd op correlatief veldonderzoek, kunnen de volgende reeksen worden opgesteld :

basisch
↑ C. vulgare
C. arvense (indifferent)
C. palustre
↓ C. dissectum
zuur

droog
↑ C. vulgare
C. arvense (indifferent)
↓ C. palustre, C. dissectum
nat

Bovenstaande literatuurgegevens geven aanleiding tot de veronderstelling dat C. dissectum en C. palustre (nattere standplaatsen) hogere concentraties opgeloste metalen kunnen verdragen dan C. arvense en C. vulgare (drogere standplaatsen).

In dit onderzoek werd getracht de volgende deelvragen te beantwoorden :

Wat is de invloed op de groei (droge stof produktie) van :

(1) de pH,
(2) verschillende concentraties Mn^{2+},
(3) verschillende concentraties Fe^{2+}.
(4) In welke vegetatie- en milieu-typen staan de diverse Cirsium soorten in het gebied Roden - Norg (beschrijving van de standplaatsen).

2. Materiaal en methode.

De standplaatsen van de Cirsium soorten werden gekarakteriseerd door het maken van vegetatie-opnamen en het meten van een aantal bodemfactoren, zoals : de pH, de hoeveelheid in water oplosbaar Fe en Mn, het vochtgehalte, en de redoxpotentiaal.

Het experimentele onderzoek werd uitgevoerd door kiemplanten van de vermelde soorten in hydrocultuur op te kweken. Hierbij werd achtereenvolgens de pH, de $MnSO_4$-concentratie, en de $FeSO_4$-concentratie in de oplossing gevarieerd, en het effect van deze factoren op de planten bestudeerd.

2.1. Karakterisering van standplaatsen.

Het veldwerk werd uitgevoerd in de omgeving van Langelo (bij Norg, in Drente), langs het Oostervoortse Diep. C. dissectum kwam hier op slechts

één perceel voor (Staatsbosbeheer reservaat).

Op verschillende standplaatsen van de vier Cirsium soorten werden een aantal vegetatie opnamen (5 voor C. vulgare, 3 voor de andere soorten) gemaakt, volgens de gecombineerde schatting van Braun-Blanquet (den Held en den Held, 1980).

Op standplaatsen van C. dissectum en C. vulgare werden per soort 10 bodemmonsters genomen van een diepte van 0 tot 15 cm (Ø: 8 cm), terwijl bij C. dissectum bovendien 4 monsters werden genomen van 15 tot 30 cm diep.

In het laboratorium werden de volgende bepalingen aan de bodemmonsters verricht :

- bepaling van de $pH_{(H_2O)}$ en de $pH_{(KCl)}$.
- bepaling van de hoeveelheden in water oplosbaar Fe^{2+}, Fe^{3+}, en Mn^{2+} (in mg per 100 g droge grond).
- bepaling van het vochtgehalte.

In het veld werd in de vochtige tot natte bodem bij C. dissectum op een vijftal punten de redoxpotentiaal van het bodemvocht gemeten op verschillende diepten. Deze metingen werden, op twee verschillende data, uitgevoerd met een gecombineerde pH - millivoltmeter (Electrofact), om een indruk te krijgen van de mate van bodemreduktie op (natte) standplaatsen van C. dissectum. In de droge zandgronden waarop C. vulgare voorkomt waren deze redoxpotentiaalmetingen niet mogelijk.

2.2. Voorkweek van kiemplanten.

In petrischalen werden zaden op nat filtreerpapier uitgezaaid en bij 4 °C in het donker gestratificeerd gedurende plm. 4 weken. Vervolgens werd het zaad in een kiemkast geplaatst om te kiemen, bij een temperatuur van 25 °C (16 uur licht, 8 uur donker).

Na de kieming werden kiemplantjes van ongeveer gelijke grootte verzameld en in scherp zand gepoot. Deze plantjes werden in een vernalisatiekast geplaatst met een dagtemperatuur van 15 °C en een nachttemperatuur van 5 °C (16 uur licht, 8 uur donker). De groei van de planten werd bevorderd door toevoeging van Hoagland voedingsoplossing (bevat : 5 ml 1 M $Ca(NO_3)_2$, 5 ml 1 M KNO_3, 2 ml 1 M $MgSO_4$, en 1 ml 1 M KH_2PO_4 per liter).

Wanneer de plantjes groot genoeg waren (plm. 2 á 3 cm hoog) werden ze gebruikt voor de experimenten in hydrocultuur.

2.3. Experimenten in hydrocultuur.

Kiemplantjes van ongeveer dezelfde afmetingen werden in plastic bakken met een inhoud van 5 liter, op een voedings oplossing gezet. Er werd

gebruik gemaakt van een 1:5 verdunde Steinberg (1953) voedingsoplossing (Foy et al., 1967), met de volgende samenstelling :

- macro-elementen :

concentratie $mg.l^{-1}$	verbinding	element , ppm.						
		K	Ca	Mg	N: (NH_4)	N: (NO_3)	P	S
300	$Ca(NO_3)_2.4H_2O$		50,9			35,6		
70	$Mg(NO_3)_2.6H_2O$			6,6		7,76		
19	NH_4NO_3				3,33	3,33		
17	K_2HPO_4	7,58					3,01	
4	$(NH_4)_2SO_4$				0,85			0,97
15,3	K_2SO_4	6,86						2,81
38,6	KNO_3	14,91				5,35		
		29,4	50,9	6,6	4,18	52,0	3,01	3,78

- sporen-elementen :

element	B	Zn	Cu	Mo	Na	Cl
concentratie : ppm	0,07	0,04	0,01	0,005	0,003	0,17

- Fe en Mn : werden apart toegevoegd :

0,13 ppm Mn, als $MnSO_4$, (m.u.v. de Mn-proef).
1,0 ppm Fe, als Fe^{3+}- chelaat (EDTA), (m.u.v. de Fe-proef).

De osmotische waarde van deze Steinberg oplossing bedraagt 0,157 atmosfeer bij 20 °C.

De voedingsoplossing in de bakken werd doorgeblazen met perslucht om de oplossing aeroob te houden en de vloeistof voortdurend te mengen.

Op elke bak werden 8 kiemplantjes gezet bij het begin van een experiment. De voedingsoplossing was steeds voor alle bakken gelijk, met uitzondering van één variabele factor, die voor iedere bak een andere waarde had. Er werden drie experimenten uitgevoerd met de vier Cirsium soorten waarbij achtereenvolgens werd gevarieerd :

(1) de pH : met waarden van : 3,8 , 5,5 , en 7,2 .
(2) de Mn^{2+}-concentratie : 0 , 0,125 , 1 , 8 , en 64 ppm ($MnSO_4$).
(3) de Fe^{2+}-concentratie : 0 , 0,125 , 1 , 8 , en 64 ppm ($FeSO_4$).

Bij de Mn- en de Fe-proef (2 en 3) had de pH van de voedingsoplossing een waarde van 4,5. Deze waarde werd gekozen omdat boven pH 5 ijzer neerslaat uit de oplossing (notitie Pegtel, 1981 : oa. gebaseerd op Britton, 1956), terwijl bij lagere pH de planten minder goed groeien

(zie ook 3.2., pag.15). De pH in de bakken werd regelmatig gemeten en zonodig bijgesteld met 0,1 N H_2SO_4 of 0,1 N KOH.

De voedingsoplossing werd wekelijks ververst (m.u.v. de eerste week). De groeitijd bedroeg in het eerste experiment 4 weken. In het tweede experiment bedroeg de groeitijd voor C. arvense en C. vulgare 3 weken, en voor C. dissectum en C. palustre 4 weken. In het derde experiment was de groeitijd voor alle 4 soorten 3 weken.

De proeven werden uitgevoerd in een kas met een gemiddelde temperatuur van 20 á 25 °C. Met behulp van TL-verlichting werd in het voorjaar een lichtperiode van 16 uur gehandhaafd.

2.4. Onderzoek van de planten.

Het effect van de te variëren factoren werd bepaald door na afloop van de groeitijd het versgewicht en het drooggewicht, van wortel en spruit afzonderlijk, te meten. Met behulp van deze gegevens kon het totale drooggewicht, het droge stof gehalte, en de spruit-wortel verhouding worden berekend. Ook werd gelet op symptomen van toxiciteit en deficiëntie.

Bij de Fe-proef (proef 3) werden bovendien de Fe-, Mn-, Ca-, en P-gehaltes van wortel en spruit gemeten (de wortels werden bij het oogsten gespoeld met demi water). Tevens werd bij dit experiment gecontroleerd hoeveel Fe er respectievelijk twee en drie weken na de start van de proef nog in de voedingsoplossing aanwezig was.

2.5. Analysemethoden.

De analyses van planten- en bodemmateriaal werden uitgevoerd volgens voorschriften van het chemisch laboratorium van de vakgroep Plantenoecologie.

Voor bepaling van de hoeveelheden in water oplosbaar Fe en Mn in de bodem waren geen voorschriften beschikbaar. Hiervoor werd de volgende methode toegepast : 5,000 g droge grond werd afgewogen in een flesje van 100 ml (inclusief blanco's). Hierna werd 50 ml aquadest toegevoegd. Vervolgens werd de grond met het water gedurende 2 uren geschud. Hierna werd de suspensie gefiltreerd over een vouwfilter (Mn640D). Door nu te meten hoeveel $Fe^{(2+/3+)}$ en $Mn^{(2+)}$ in het filtraat was opgelost, kon worden bepaald hoeveel mg oplosbaar Fe en Mn er per 100 g droge grond beschikbaar was in de bodemmonsters.

Deze methode werd gevolgd omdat het niet mogelijk is de Fe- en Mn-concentratie in de bodemoplossing rechtstreeks te meten. Het is nl. nog niet goed mogelijk om bodemoplossing uit de rhizosfeer te monsteren zonder dat er fysische en/of chemische verandereingen in het bodemvocht kunnen optreden (zoals neerslag of oplossing van Fe). Het idee voor deze methode

ontstond naar aanleiding van de publikatie van Janiesch (1980). Hierin was sprake van "H_2O-löslich Fe (mg Fe/100 g trockener Boden)". Er werd echter geen voorschrift voor de bepaling gegeven. Het bovenstaande voorschrift werd ontleend aan het voorschrift voor de bepaling van uitwisselbaar Mn, waarbij de gedroogde grond met lactaat of acetaat wordt geschud, in plaats van met water.

De gebruikte methode voor de (afzonderlijke) bepaling van $[Fe^{2+}]$ en [Fe-totaal] (waarna $[Fe^{3+}]$ berekend kan worden) is gebaseerd op een colorimetrische bepaling met o-phenantroline. Fe^{2+} wordt bij deze methode gemeten in een aerobe oplossing. De pH van deze oplossing bleek plm. 4 te zijn. Bij deze lage pH is Fe^{2+} goed oplosbaar (notitie Pegtel, 1981). Het is echter niet duidelijk hoe snel Fe^{2+} in een zure niet-anaerobe oplossing (met verscheidene opgeloste verbindingen) oxideert tot Fe^{3+}, en neerslaat. Het is dan ook de vraag in hoeverre met deze methode werkelijk Fe^{2+} wordt gemeten en niet Fe-totaal.

3. Resultaten.

3.1. Karakterisering van standplaatsen.

3.1.1. Vegetatieopnamen.

Op standplaatsen van de vier Cirsium soorten werden per soort een aantal vegetatieopnamen gemaakt. Deze opnamen staan beschreven in tabel 1. Uit de tabel blijkt dat er twee soortengroepen kunnen worden onderscheiden die elkaar volledig uitsluiten. Dit zijn de groep met C. dissectum (aspectbepalende soorten : C. dissectum en Molinea cearulea) en de groep met C. vulgare (aspectbepalende soorten oa.: Bromus mollis, Poa trivialis, Poa pratensis, Lolium perenne, Holcus mollis, en Holcus lanatis).

De soortengroepen met C. palustre en C. arvense zijn minder specifiek. Deze groepen hebben soorten gemeen met elkaar en vooral met de C. vulgare groep. Beide groepen hebben slechts één soort gemeen met de C. dissectum groep.

In de vegetatieopnamen zijn symbolen, die bij aspectbepalende soorten horen, onderstreept.

Tabel 1 : Vegetatieopnamen van standplaatsen van C. dissectum, C. vulgare, C. palustre, en C. arvense , bij Langelo (Drente).

standplaats van:	C. dissectum			C. vulgare					C. palustre			C. arvense		
opname no.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
bedekking (%)	40	40	30	70	85	70	70	85	90	60	80	90	60	60
hoogte (cm)	35	40	30	40	50	40	60	50	80	70	100	80	60	40
Cirsium dissectum	2	2	2											
Molinia caerulea	2	2	2											
Viola palustris	1	2	1											
Agrostis canina			2											
Potentilla erecta	1	1	1							R				
Narthecium ossifragum		+	1											
Equisetum fluviatile	R	R	1											
Erica tetralix	+		+											
Betula pubescens	+													
Ranunculus flammula		+												
Carex echinata			+											
Juncus bufonius			R											
Lythrum salicaria	R											+		
Cirsium vulgare				R	R	R	+	R						
Holcus mollis				2	+	3				2	+		2	1
Elytrigia repens				2									+	1
Bromus mollis					2	2	2	2						
Poa trivialis				1	2	2	1		2			1		
Lolium perenne				1	2	2	2	2	2					
Phleum pratense					+		2	2		R				
Poa pratensis					+	+	1	2			2		+	1
Trifolium repens							R	2		+				
Festuca ovina				1										
Rumex acetosa				1	+	+	1	+	1	1			R	1
Ranunculus repens				1	R	+	+		3	+	R	3		
Stellaria gruminea				1									1	

vervolg tabel 1

Festuca rubra					1					+	+		2	2
Cerastium fontanum					1	1	+	1	R					
Holcus lanatus				+	+	1	+	+	3		+	3		1
Alopecurus geniculatus				+										
Ranunculus acris				+			+							+
Stellaria media				+	+									
Taraxacum sp.				+	+	+	+	+		R				
Achillea millefolium				+	+					+			1	
Dactylis glomerata					+	+				R	+			+
Leontodon autumnalis					+		R	+						
Veronica chamaedrys					+									
Polygonum aviculare					+									
Veronica arvensis				R	+		R							
Plantago lanceolata				R		+	+	+		+			+	
Chamaenerion angustifolium						+	+			+			+	
Rubus sp.						+				+				
Urtica dioica					R	+				R	R	+		
Anthoxanthum odoratum								+	R	1		+	+	
Plantago major								+						
Rumex crispus				R										
Anthriscus sylvestris					R	R								
Trifolium dubium					R			R		R				
Rumex acetosella							R			+				
Cirsium palustre									±	R	±			
Agrostis tenuis										2			2	
Juncus effusus										2		+		
Agrostis stolonifera									1		2	2		2
Rhinanthus serotinus									1			+		
Cardamine pratensis									1					
Caltha palustris									+			+		
Hypochaeris radicata										+				

vervolg tabel 1

Rumex obtusifolius										+				
Alopecurus pratensis											+			
Senecio sylvaticus											+			
Myosotis scorpioides									R			R		
Galium palustre									R			R		
Glyceria maxima									R					
Cirsium arvense									R	R		+	1	2
Mentha aquatica												2		
Valeriana officinalis												+		
Lotus corniculatus													+	
Hieracium (lachenalii)													R	
Quercus robur.														R

3.1.2. Bodemonderzoek.

Er werden bodemmonsters onderzocht van standplaatsen van C. vulgare en C. dissectum. C. vulgare werd in het proefgebied alleen gevonden op drogere zandgronden in wegbermen. C. dissectum kwam voor op een natte veenbodem, binnen één perceel. De monsters nummer 1 tot en met 10 zijn afkomstig van standplaatsen van C. vulgare (diepte : 0 - 15 cm). De monsters nummer 11 tot en met 20 (diepte : 0 - 15 cm) en 21 tot en met 24 (diepte : 15 - 30 cm) zijn afkomstig van het perceel met C. dissectum.

In tabel 2 staan de gemeten pH waarden en de daaruit berekende H^+-concentraties van de bodemmonsters vermeld. De gemiddelde pH is bij standplaatsen van C. dissectum ($pH_{(H_2O)}$: 5,17) wat lager dan bij standplaatsen van C. vulgare ($pH_{(H_2O)}$: 5,55). Bij C. dissectum werd beneden een diepte van 15 cm een lagere gemiddelde pH gemeten dan boven 15 cm diepte. De gemeten verschillen in pH zijn echter betrekkelijk gering, terwijl de variatie in pH bij standplaatsen van één soort vrij groot is.

De in water oplosbare hoeveelheden Fe^{2+}, Fe^{3+}, Fe-totaal en Mn^{2+} (in mg per 100 g droge grond), en het vochtgehalte van de bodemmonsters staat aangegeven in tabel 3. Per soort zijn tevens gemiddelde waarden en standaarddeviaties vermeld.

Het gehalte oplosbaar Fe was bij C. vulgare (0,4 mg/100 g dr. grond)

Tabel 2 : de pH van bodemmonsters van standplaatsen van C. vulgare (no. 1 t/m 10 : diepte 0-15 cm) en C. dissectum (no. 11 t/m 20 : diepte 0-15 cm, no. 21 t/m 24 : diepte 15-30 cm).

monster nummer		pH (H_2O)	$[H^+] \cdot 10^{-7}$	pH (KCl)	$[H^+] \cdot 10^{-7}$
	1	4,92	120	4,17	676
	2	5,61	24,6	5,05	89,1
	3	5,96	11,0	5,37	42,7
Cirsium	4	6,00	10,0	5,09	81,3
vulgare	5	5,27	53,7	4,45	355
	6	5,56	27,5	4,96	110
0-15 cm	7	6,12	7,59	5,75	17,8
	8	6,45	3,55	5,93	11,8
	9	5,80	15,9	5,25	56,2
	10	6,20	6,31	5,65	22,4
gemiddelde		5,55	28,02	4,84	146,23
	11	5,29	51,3	4,88	132
	12	4,60	251	4,16	692
	13	5,29	51,3	4,82	151
Cirsium	14	5,42	38,0	5,02	95,5
dissec-	15	5,53	29,5	5,00	100
tum	16	5,09	81,3	4,57	269
0-15 cm	17	4,97	107	4,49	324
	18	5,44	36,3	4,98	105
	19	5,67	21,4	5,23	58,9
	20	6,00	10,0	5,58	26,3
gemiddelde		5,17	67,7	4,71	195,4
Cirsium	21	5,31	49,0	4,89	129
dissec-	22	4,23	589	3,71	1950
tum	23	5,22	60,3	4,75	178
15-30 cm	24	5,42	38,0	4,97	107
gemiddelde		4,74	184,1	4,23	591

Tabel 3 : hoeveelheden oplosbaar Fe^{2+}, Fe^{3+}, Fe-totaal, Mn^{2+}, en het vochtgehalte van bodemmonsters van standplaatsen van C. vulgare (no. 1 t/m 10) en C. dissectum (no. 11 t/m 24).

monster nummer		oplosbaar (mg/100 g droge grond)				vochtgehalte
		Fe^{2+}	Fe^{3+}	Fe-totaal	Mn^{2+}	(%)
	1	0,75	0	0,75	0,64	9,5
	2	0,45	0	0,45	0,58	13,0
	3	0,20	0	0,20	0,89	8,0
Cirsium	4	0	0	0	0,50	9,0
vulgare	5	0,45	0	0,45	0,16	3,0
	6	0,50	0	0,50	0,31	5,5
diepte :	7	0	0	0	0,65	5,0
0 - 15 cm	8	0,30	0	0,30	0,56	11,0
	9	0,95	0	0,95	1,02	13,5
	10	0,25	0	0,25	0,59	7,0
gemiddelde ($\bar{x}$)		0,39	0	0,39	0,59	8,5
std. deviatie (SD)		0,30	0	0,30	0,25	3,4
	11	12,0	3,0	15,0	1,25	85,0
	12	13,5	6,0	19,5	0,82	83,0
	13	16,0	-	14,0	1,50	81,0
Cirsium	14	10,0	4,0	14,0	1,05	83,0
dissectum	15	5,75	0,75	6,50	0,72	81,0
	16	9,75	2,25	12,0	0,83	81,0
diepte :	17	11,5	3,50	15,0	0,91	83,0
0 - 15 cm	18	11,0	2,00	13,0	0,78	82,0
	19	14,0	3,50	17,5	1,40	82,0
	20	21,5	5,50	27,0	1,55	82,0
gemiddelde ($\bar{x}$)		12,5	3,39	15,35	1,08	82,3
std. deviatie (SD)		4,2	1,66	5,34	0,318	1,25
Cirsium	21	7,25	1,25	8,50	0,54	83,0
dissectum	22	12,5	3,50	16,0	0,30	83,0
diepte :	23	5,75	1,00	6,75	0,59	83,0
15 - 30 cm	24	8,00	1,00	9,00	0,82	84,0
gemiddelde ($\bar{x}$)		8,38	1,69	10,06	0,56	83,3
std. deviatie (SD)		2,90	1,21	4,07	0,21	0,5

veel lager dan bij C. dissectum (15 mg/100 g dr. grond). Het verschil bedroeg een factor 40. Bij C. vulgare werd geen Fe^{3+} gemeten. Het oplosbare Fe bestond bij C. dissectum voor 20% uit Fe^{3+} en voor 80% uit Fe^{2+}.

De hoeveelheid in water oplosbaar Mn was zowel bij C. vulgare (0,6 mg/100 g dr. grond) als bij C. dissectum (1 mg/100 g dr. grond) betrekkelijk gering. De variatie in Fe- en Mn-gehaltes bij standplaatsen van één soort was aanzienlijk. Er werden bij C. dissectum geen grote verschillen gevonden tussen oppervlakte monsters (0 - 15 cm) en diepere monsters (15 - 30 cm).

Bij de zandgronden van C. vulgare schommelde het vochtgehalte rond 8½ %. Het vochtgehalte van de veenbodem bij C. dissectum was zeer constant (82 %).

Standplaatsen van C. vulgare en C. dissectum bleken dus sterk te verschillen in vochtgehalte en de hoeveelheid oplosbaar Fe per 100 g droge grond.

Met behulp van het vochtgehalte en de beschikbare hoeveelheden oplosbaar Fe en Mn, kan worden berekend hoe hoe hoog de concentraties Fe en Mn in het bodemvocht maximaal kunnen worden, in een natte gereduceerde bodem. Hierbij wordt aangenomen dat alle beschikbare Fe en Mn oplost in al het beschikbare bodemvocht. Voor de natte standplaatsen van C. dissectum wordt de berekening als volgt :

vochtgehalte = 82 % , stel 1000 g (1 liter) water = 82 % ⟶ 100 % = 1220 g ,⟶ bij 1000 g water hoort 220 g droge grond : deze bevat : 2,2 x 15,35 = 33,8 mg oplosbaar Fe (vergelijk tabel 3). Wanneer alle beschikbare (oplosbare) Fe oplost in het beschikbare water, wordt de Fe (-totaal) concentratie dus 34 mg/liter = 34 ppm.

Deze berekening levert een Fe^{2+}- concentratie op van 28 ppm, en een Mn^{2+}-concentratie van 2,4 ppm. Voor de droge zandgrond van C. vulgare is een dergelijke berekening niet realistisch, omdat het zeer onwaarschijnlijk is dat in dit geval alle Fe (of Mn) wordt geconcentreerd in de geringe hoeveelheid water die beschikbaar is. Deze rekenmethode kan een indruk geven van Fe- en Mn-concentraties in natte bodems, en werd gebruikt omdat rechtstreeks meten niet mogelijk was.

3.1.3. Redoxpotentiaal.

Op standplaatsen van C. dissectum werd in de natte veenbodem op twee verschillende data de redoxpotentiaal van het bodemvocht gemeten. Dit om een indruk te krijgen van de mate van bodemreductie. De resultaten van deze metingen staan in tabel 4. De metingen werden uitgevoerd op 5 verschillende punten (no. 1 t/m 5) in één perceel, met een onderlinge

Tabel 4 : Redoxpotentiaal (mV) van het bodemvocht op standplaatsen van C. dissectum.

	Redoxpotentiaal (mV)				
	1	2	3	4	5
datum : 29-5-1981					
diepte : 10 cm	485	565	515	485	495
15 cm	---	---	---	---	45
18 cm	95	---	---	---	25
datum : 4-6-1981					
diepte : 10 cm	485	495	745	305	425
30 cm	5	345+	---	45	---

(+: gat voor de meting 15 minuten aan lucht blootgesteld)

afstand van plm. 15 meter.

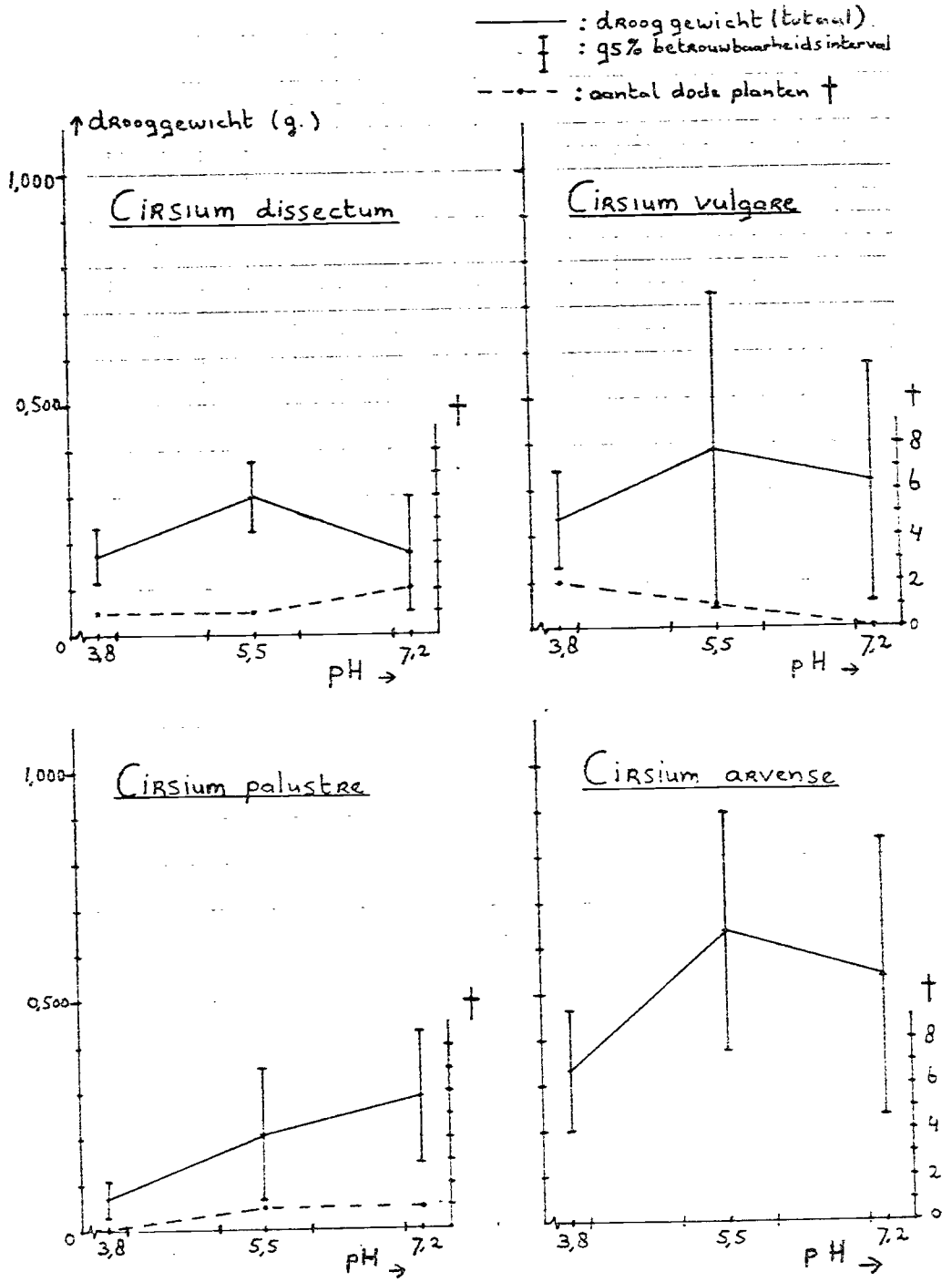
Op een diepte van 10 cm werd een redoxpotentiaal gemeten van ongeveer 500 mV. De bovengrond was dus niet gereduceerd. Ter vergelijking : de reductie van Fe^{3+} tot Fe^{2+} vindt plaats bij een redoxpotentiaal van 150 tot 0 mV (Aalbers, 1980). Op enkele tientallen centimeters onder het maaiveld was de bodem echter duidelijk gereduceerd. Vanaf plm. 15 cm diepte werden waarden gemeten van 5 tot 100 mV.

Redoxpotentiaal metingen in natte bodems hebben geen exacte thermodynamische betekenis, maar zijn wel goed bruikbaar om de mate van bodemreductie ("semi-kwantitatief") te bepalen (Ponnamperuma, 1972).

3.2. Invloed van de pH.

De invloed van de pH op de groei van de vier Cirsium soorten staat afgebeeld in figuur 1. In deze figuur is het bereikte drooggewicht en het aantal dode planten per bak, uitgezet tegen de pH van de voedingsoplossing. Er zijn geen duidelijke verschillen in reactie tussen de vier soorten, op de verschillende pH waarden. Het pH optimum lijkt rond pH 5,5 te liggen (m.u.v. C. palustre). De spreiding in de meetresultaten van de drooggewichts-bepaling was echter groot, mogelijk omdat de gebruikte kiemplantjes nog te jong waren (plm. 2 weken). Gezien de grote 95 % - betrouwbaarheids-intervallen (aangegeven in de grafieken) zijn uit deze grafieken geen betrouwbare conclusies te trekken.

Op grond van deze resultaten, die wijzen op een minder goede groei bij lagere pH, en het gegeven dat Fe^{2+} boven ± pH 5 uit de voedingsoplossing neerslaat, werd bij de volgende experimenten met variabele



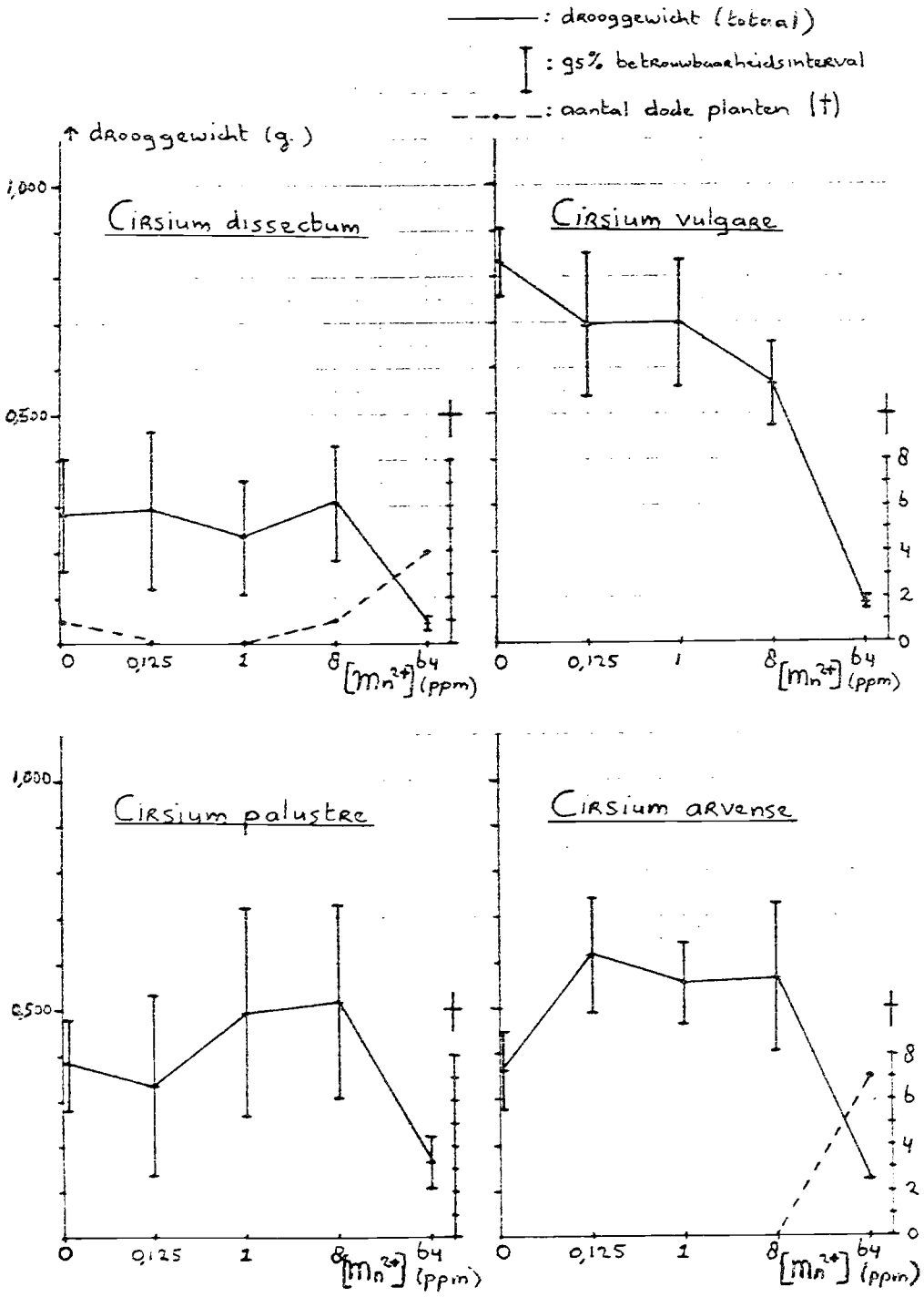
Figuur 1 : de invloed van de pH op de groei van de vier Cirsium soorten.

concentraties Fe en Mn, gekozen voor een pH van 4,5.

De pH in de voedingsoplossing met planten vertoonde de neiging te dalen, behalve bij pH 3,8 waar de pH iets opliep. De pH-verschuiving bedroeg, na een groeitijd van ongeveer 3 weken, maximaal 0,5 pH eenheid per dag.

3.3. Invloed van Mn^{2+}.

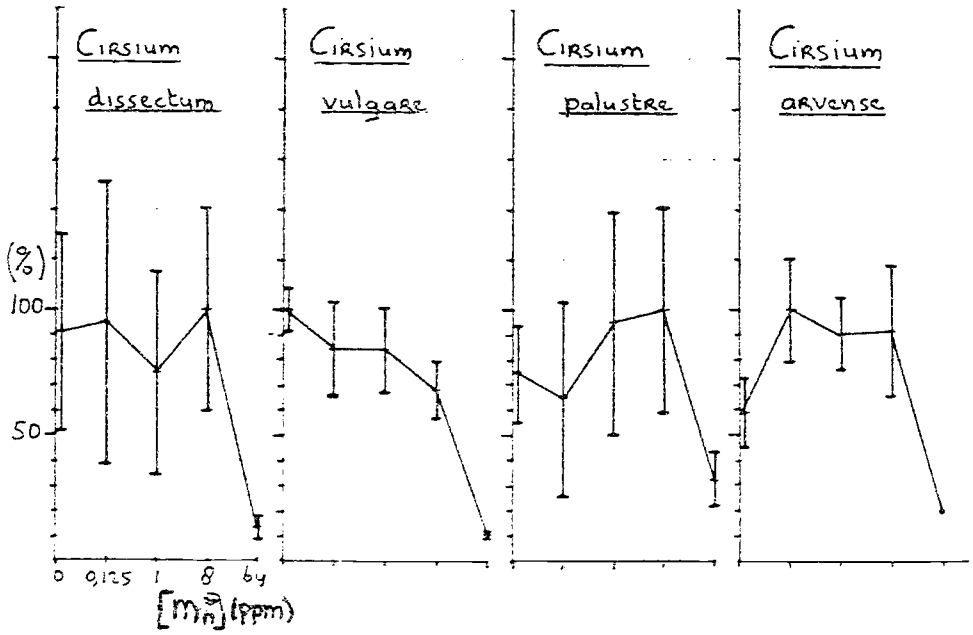
De invloed van Mn^{2+} op de groei van de vier Cirsium soorten staat afgebeeld in figuur 2. Hierin staat het bereikte drooggewicht (met 95 % - betrouwbaarheidsintervallen) en het aantal dode planten per bak, uitgezet tegen de Mn^{2+} concentratie in de voedingsoplossing. De Mn^{2+} concentratie is logaritmisch uitgezet. Het verschil in Mn concentratie bedraagt steeds een factor 8 .



Figuur 2 : de invloed van de Mn^{2+} concentratie op de groei van de vier Cirsium soorten.

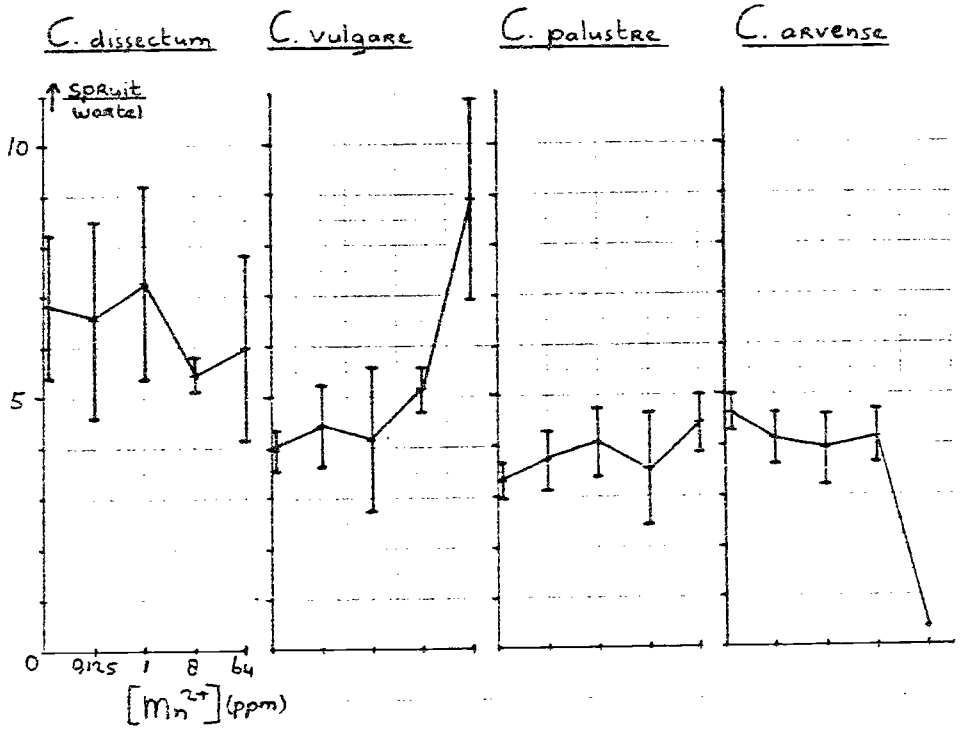
De vorm van de grafieken is voor alle vier soorten ongeveer gelijk. Tussen 0 en 8 ppm Mn^{2+} groeien de planten ongeveer optimaal. Bij een Mn^{2+} concentratie van 64 ppm wordt de groei sterk gereduceerd. Bij 64 ppm gingen van C. dissectum en C. arvense een groot deel van de planten dood (4, resp. 7 van de 8 planten). Alleen bij C. arvense werd bij 0 ppm Mn^{2+} de groei geremd als gevolg van Mn gebrek, hetgeen gepaard ging met licht chlorotische bladeren. Bij 64 ppm Mn^{2+} trad bij alle vier soorten chlorose en necrose op, terwijl bij C. arvense en C. vulgare deze verschijnselen zich ook al in geringere mate voordeden bij 8 ppm.

C. vulgare (groeitijd 3 weken) groeide onder deze experimentele omstandigheden het snelst, gevolgd door C. arvense (groeitijd 3 weken) en C. palustre (groeitijd 4 weken). C. dissectum (groeitijd 4 weken) groeide het langzaamst.



Figuur 3 : drooggewicht (totaal) als percentage van het optimum, uitgezet tegen de Mn^{2+} concentratie.

In figuur 3 staat het bereikte totale drooggewicht uitgezet als percentage van het maximaal bereikte drooggewicht (optimum drooggewicht = 100 %), uitgezet tegen de Mn^{2+} concentratie. Hieruit blijkt dat tussen 0 en 8 ppm alle vier soorten 60 tot 100 % van hun optimum drooggewicht bereiken. Bij 64 ppm haalt C. dissectum nog 14 % (sterfte : 50%), C. vulgare 10%, C. palustre 32%, en C. arvense 20% (sterfte : 88%). Dit wijst erop dat C. palustre relatief het minst in groei wordt geremd door een hogere Mn^{2+} concentratie, in vergelijking met de andere vier soorten.



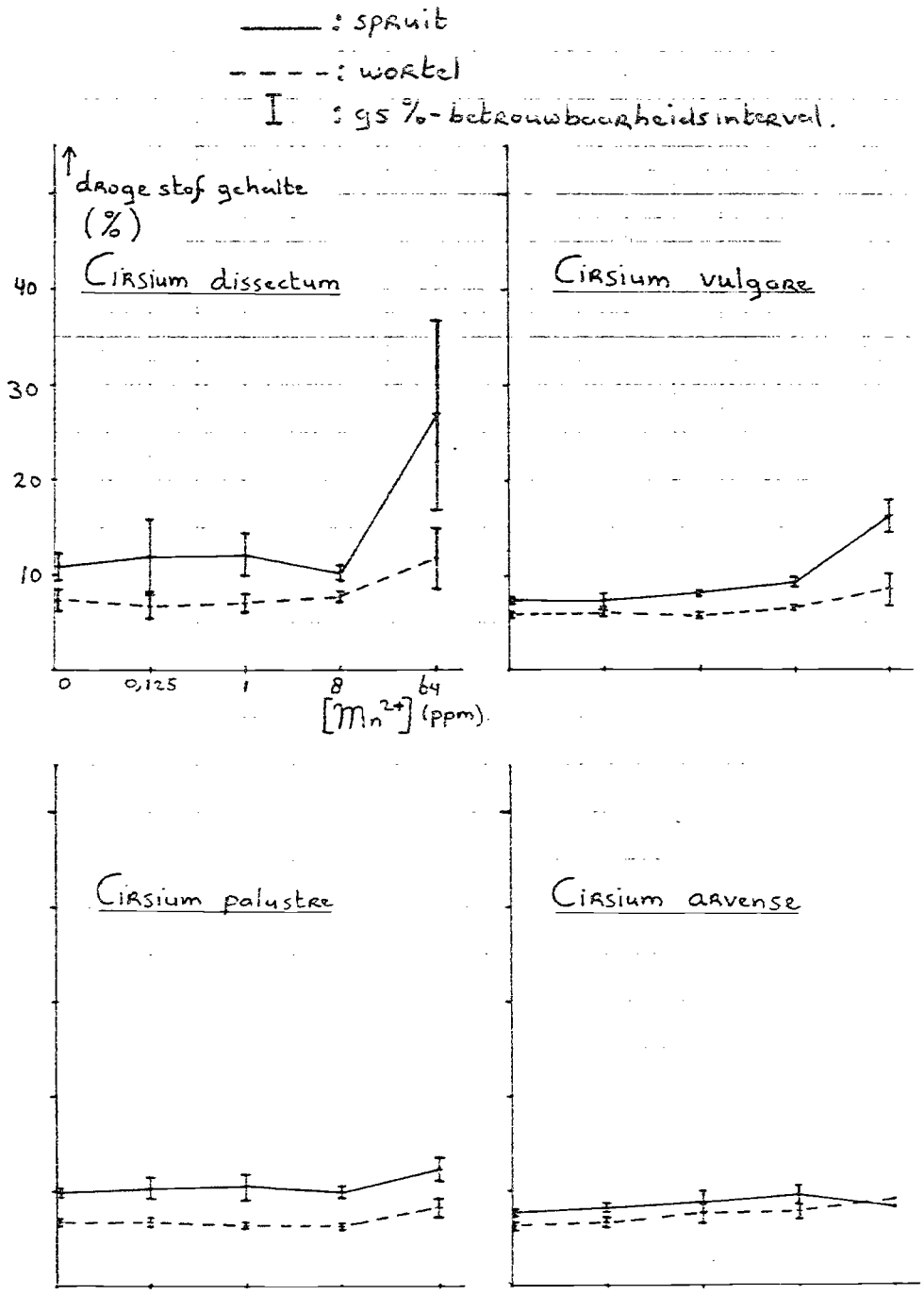
Figuur 4 : de spruit-wortel verhouding uitgezet tegen de Mn^{2+} concentratie.

De spruit-wortel verhouding (figuur 4) schommelt bij alle Mn^{2+} concentraties op ongeveer hetzelfde niveau bij C. dissectum, C. palustre, en C. arvense (laatste meetpunt niet betrouwbaar wegens grote sterfte). Bij C. vulgare is de spruit-wortel verhouding bij 64 ppm Mn duidelijk hoger.

Het droge stof gehalte van wortel en spruit staat in figuur 5 uitgezet tegen de Mn^{2+} concentratie in de voedingsoplossing. Van 0 tot en met 8 ppm Mn^{2+} blijft het droge stof gehalte ongeveer gelijk (spruit : plm. 10%, wortel : plm. 7%). Bij 64 ppm is het duidelijk hoger bij C. dissectum (27%) en C. vulgare (16%). Bij C. palustre is de stijging bij 64 ppm gering, terwijl bij C. arvense bij 64 ppm nog slechts één plant in leven was, zodat hier geen betrouwbaar meetpunt beschikbaar is. Het droge stof gehalte van de spruit is steeds hoger dan dat van de wortel.

Twee weken na het begin van dit experiment werd op planten van C. palustre bladluis ontdekt (waarbij sommige bladranden omkrulden). De planten werden daarom bespoten met diazinon (AA Fleur) waarna de bladluizen verdwenen. Waarschijnlijk werd de groei van C. palustre door deze bladluis infectie negatief beinvloed.

De pH in de bakken met C. arvense en C. vulgare vertoonde de neiging tot stijgen. De pH in de bakken met de grootste planten kon in 4 dagen oplopen van 4,5 tot plm. 6,5. Bij kleinere planten was de pH verschuiving

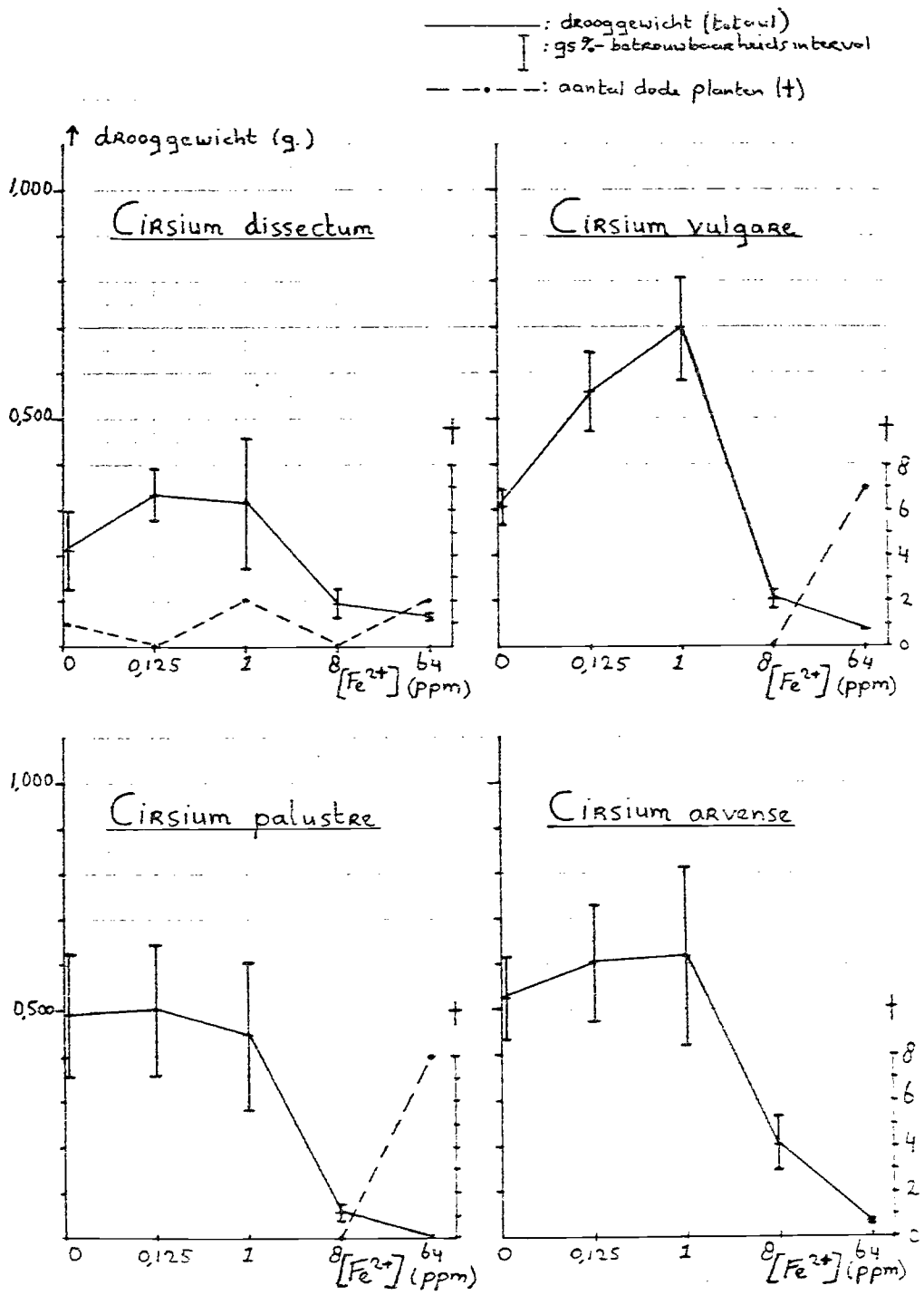


Figuur 5 : het droge stof gehalte van wortel en spruit, uitgezet tegen de Mn^{2+} concentratie.

geringer. Planten van C. dissectum en C. palustre veroorzaakten enige daling van de pH van maximaal 0,5 pH eenheid (bij grotere planten).

3.4. Invloed van Fe^{2+}.

3.4.1. Invloed van Fe^{2+} op de groei.



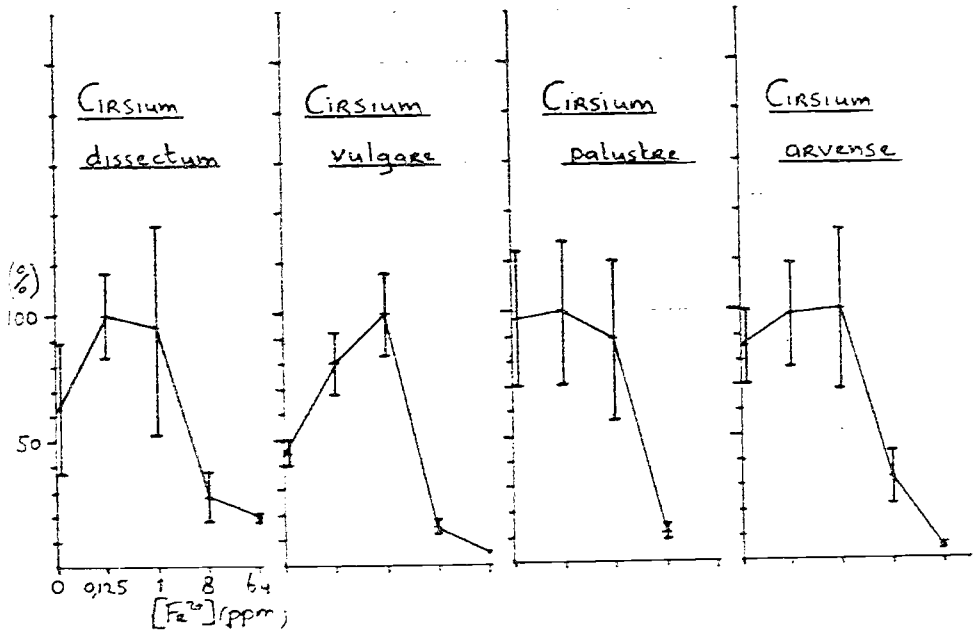
Figuur 6 : het (totale) drooggewicht en het aantal dode planten per bak, uitgezet tegen de Fe^{2+} concentratie.

De invloed van verschillende concentraties Fe^{2+} op de groei van de vier Cirsium soorten staat afgebeeld in figuur 6. Hierin staat het drooggewicht (met 95%-betrouwbaarheidsintervallen) en het aantal dode planten

per bak, uitgezet tegen de Fe^{2+} concentratie in de voedingsoplossing (log.-schaal).

De vorm van de grafieken is bij alle vier soorten gelijk. Bij 0 ppm Fe^{2+} veroorzaakt ijzergebrek bij C. dissectum en C. vulgare een gereduceerde groei. Bij C. arvense is dit in wat mindere mate het geval, terwijl bij C. palustre geen duidelijke deficiëntie zichtbaar is. De planten vertoonden bij 0 ppm een bleke kleur (chlorose). Het groei optimum ligt bij 0,125 tot 1 ppm Fe^{2+}. Bij 8 ppm Fe^{2+} vertonen alle vier soorten een duidelijke groeiremming, die zich bij 64 ppm nog voortzet. Bij C. palustre en C. vulgare waren bij 64 ppm Fe^{2+} bijna alle planten dood. De gereduceerde groei bij 8 en 64 ppm ging samen met donkere necrotische vlekjes aan de bladeren en een bruine kleur van de wortels.

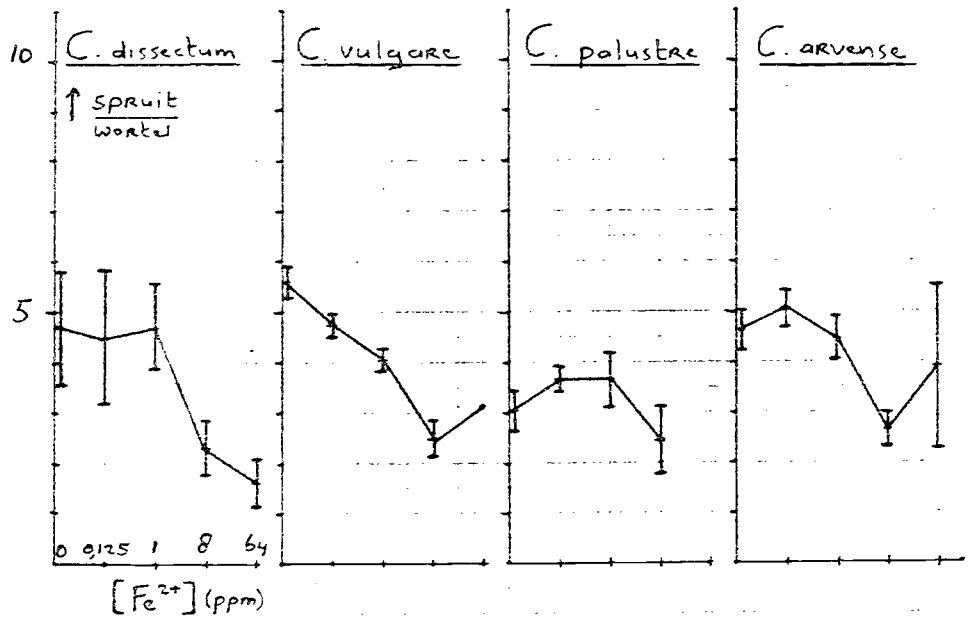
C. vulgare bereikte het grootste drooggewicht, gevolgd door C. arvense en C. palustre. C. dissectum groeide ook in deze proef het langzaamst.



Figuur 7 : totaal drooggewicht als percentage van het optimum, uitgezet tegen de Fe^{2+} concentratie.

In figuur 7 staat het bereikte (totale) drooggewicht uitgedrukt als percentage van het optimum drooggewicht, bij verschillende Fe^{2+} concentraties. Bij een Fe^{2+} concentratie van 8 ppm of hoger worden alle 4 soorten sterk in de groei geremd. De groeiremming is echter bij C. dissectum duidelijk geringer dan bij de andere soorten. Bij 8 ppm bereikt C. dissectum nog 28% van het optimum drooggewicht, terwijl C. vulgare en C. palustre respectievelijk 15 en 12% bereiken. C. arvense bereikt bij 8 ppm nog ruim 30%, maar haalt bij

64 ppm nog maar 5% van het optimum terwijl C. dissectum dan nog 20% haalt. Bij 64 ppm waren bijna alle planten van C. vulgare en C. palustre dood. Hoewel er een duidelijke groeiremming optreedt, heeft C. dissectum relatief minder last van hogere Fe^{2+} concentraties (8 en 64 ppm) dan de andere soorten.

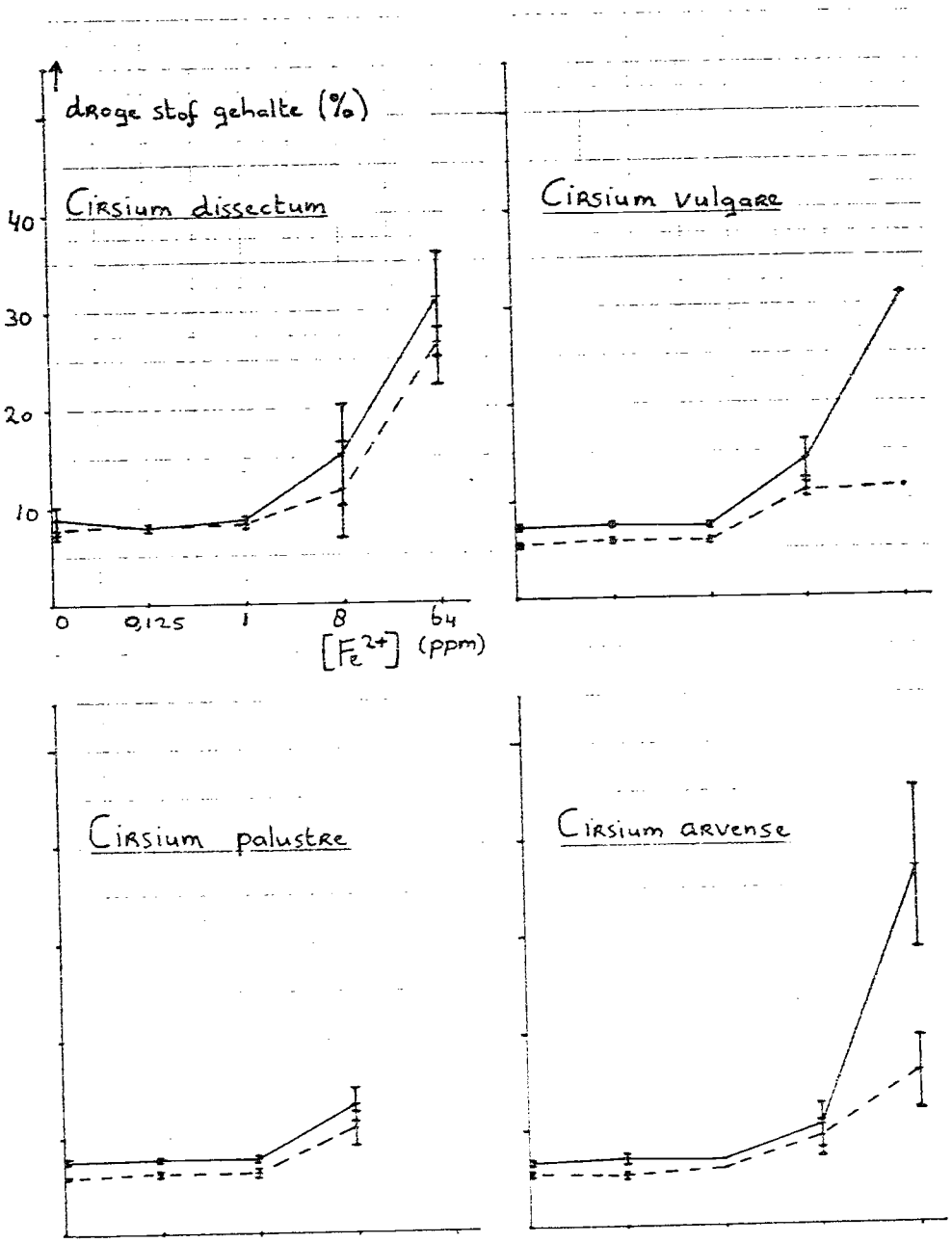


Figuur 8 : de spruit-wortel verhouding uitgezet tegen de Fe^{2+} concentratie.

De spruit-wortel verhouding is bij toxische ijzer concentraties (8 en 64 ppm) duidelijk lager dan bij geringere concentraties (figuur 8).

Het droge stof gehalte (figuur 9) blijft tot en met 1 ppm Fe^{2+} ongeveer gelijk op een niveau van 7 á 8% in de spruit. Bij 8 en 64 ppm (toxische concentraties) vertoont het droge stof gehalte een stijgende lijn (bij C. arvense in de spruit resp. 15 en 30%). Het droge stof gehalte in de wortels vertoont een zelfde verloop, maar ligt iets lager.

De pH in de bakken met C. arvense en C. vulgare vertoonde ook in dit experiment de neiging tot stijgen (van 4,5 tot plm. 6,5 in 4 dagen, bij de grootste planten), dit in tegenstelling tot de andere soorten waarbij eerder een geringe daling optrad. Bij 64 ppm Fe^{2+} in de voedingsoplossing vertoonde de pH bij alle vier soorten de neiging te dalen van 4,5 tot plm. 4,0. De pH werd om de andere dag bijgesteld.



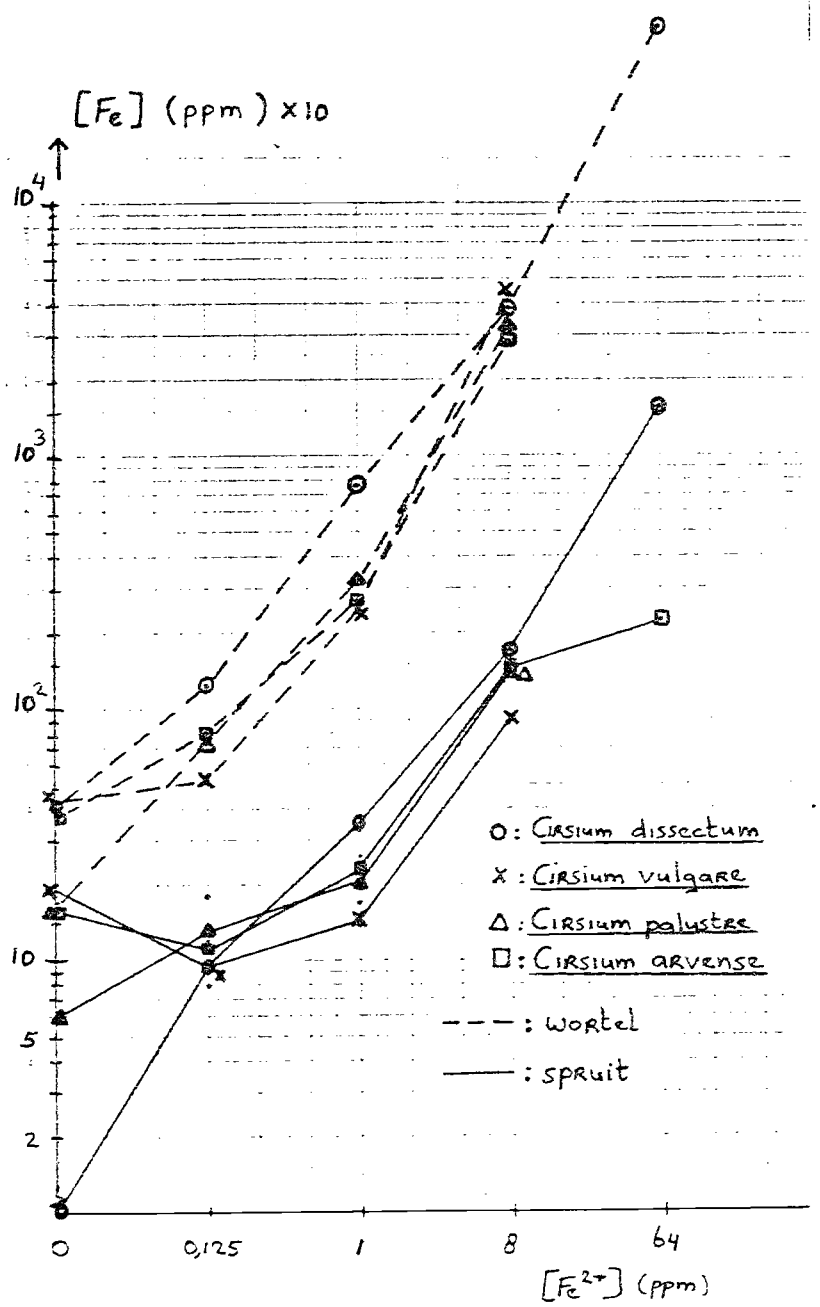
Figuur 9 : het droge stof gehalte van wortel (- - - -) en spruit (———) met 95%-betrouwbaarheidsintervallen (I), uitgezet tegen de Fe^{2+} concentratie.

3.4.2. Chemische analyse van de planten.

1. Het Fe-gehalte :

uit figuur 10 blijkt dat het ijzergehalte van zowel wortel als spruit een sterke stijging vertoont bij toenemende concentraties Fe^{2+} in de voedingsoplossing. Het ijzergehalte in de wortels is steeds veel hoger dan het ijzergehalte in de spruit (N.B.: dubbel logaritmische schaal).

Bij 0,125 ppm Fe^{2+} in de voedingsoplossing was het Fe-gehalte in de



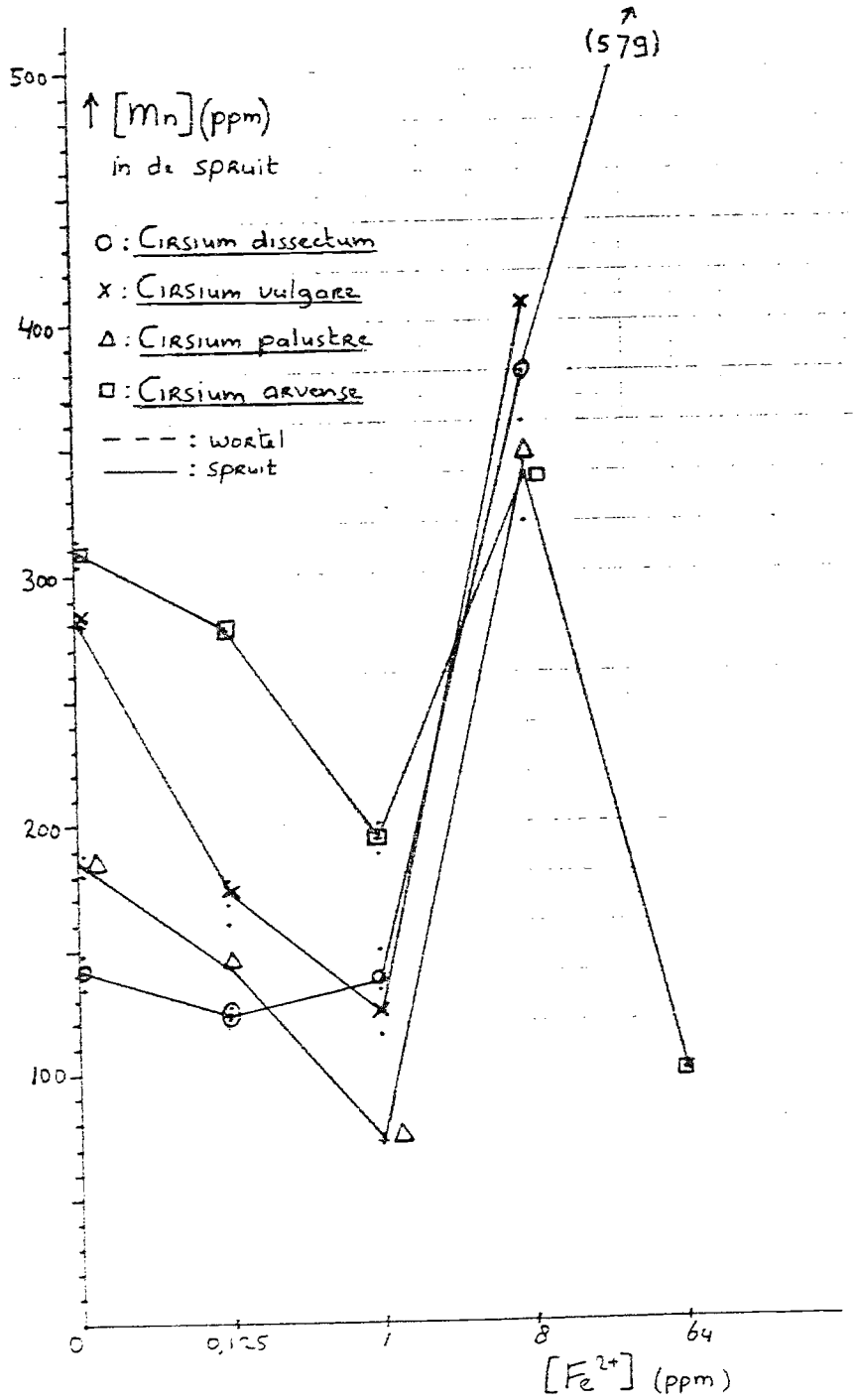
Figuur 10 : het ijzergehalte in wortel en spruit, uitgezet tegen de Fe^{2+} concentratie in de voedingsoplossing (dubbel logaritmische schaal).

wortel plm. 800 ppm, terwijl het Fe-gehalte in de spruit plm. 100 ppm bedroeg. Bij 8 ppm Fe^{2+} in de voedingsoplossing bevatte de wortel plm. 40.000 ppm Fe, en de spruit plm. 1500 ppm. Terwijl de Fe^{2+} concentratie in de voedingsoplossing met een factor 64 toenam (van 0,125 tot 8 ppm), nam het Fe-gehalte in de wortels toe met ongeveer een factor 50 (van 800 tot 40.000 ppm). Tegelijkertijd steeg het Fe-gehalte van de spruit met ongeveer een factor 15 (van 100 tot 1500 ppm). De stijging van het Fe-gehalte in de wortels is dus ongeveer recht evenredig met de stijging van de Fe^{2+} concentratie in de voedingsoplossing, terwijl het Fe-gehalte in de spruit minder snel stijgt.

Alle vier Cirsium soorten vertonen ongeveer dezelfde reactie.

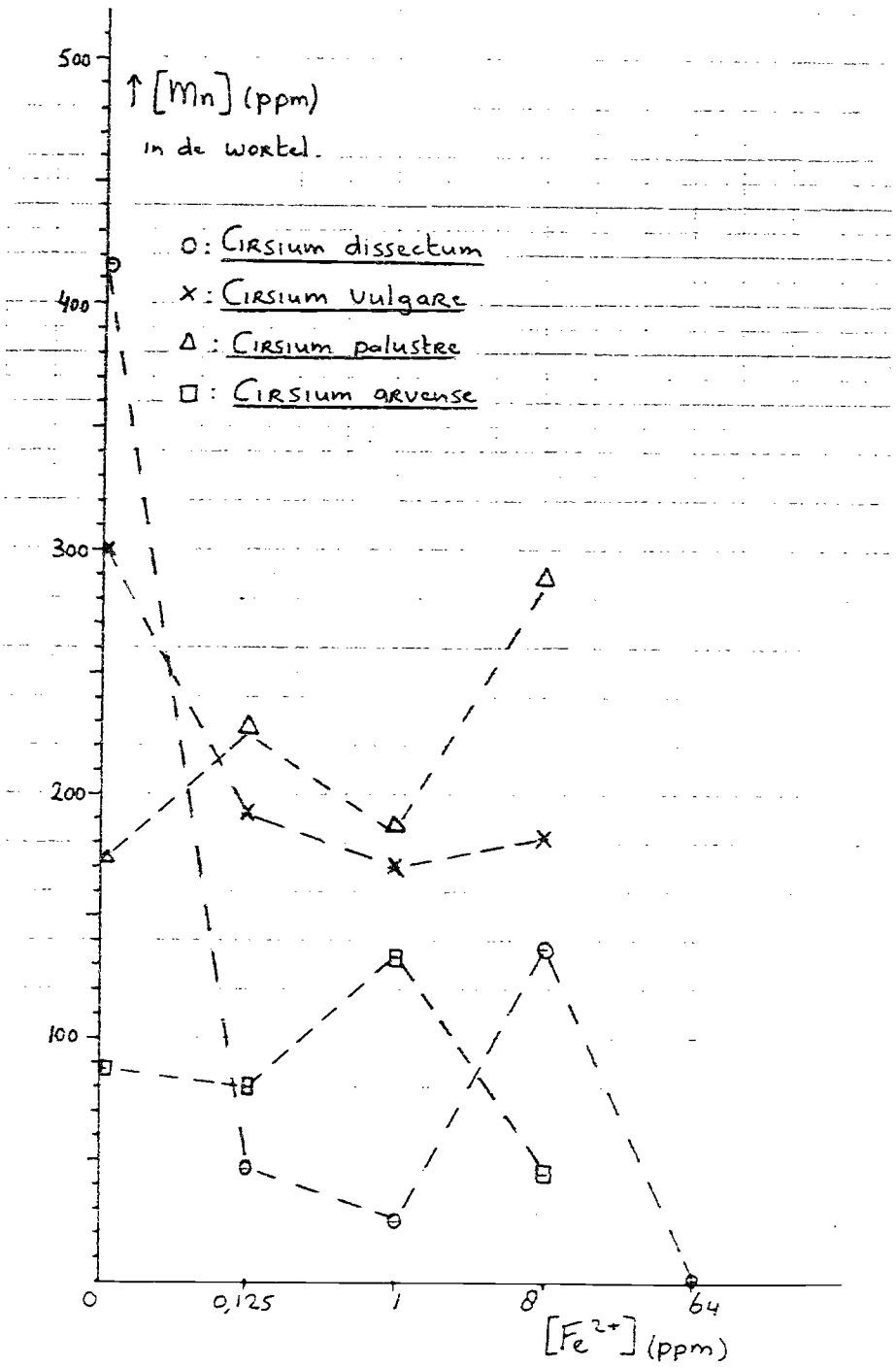
2. Het Mn-gehalte :

bij alle vier Cirsium soorten is het verloop van het Mn-gehalte in de spruit, in relatie tot de Fe^{2+} concentratie in de voedingsoplossing, ongeveer gelijk (figuur 11). Tussen 0 ppm Fe^{2+}



Figuur 11 : het Mn-gehalte in de spruit, uitgezet tegen de Fe^{2+} concentratie in de voedingsoplossing.

(deficiëntie) en 1 ppm Fe^{2+} (optimum) vindt eerst een daling van het Mn-gehalte plaats, van 13% (C. dissectum) tot 50% (C. vulgare). Tussen 1 en 8 ppm Fe^{2+}, wanneer Fe^{2+} toxisch wordt, vertoont het Mn-gehalte een aanzienlijke stijging met een factor 2 á 3. Bij 64 ppm zet deze stijging zich nog voort bij C. dissectum, terwijl bij C. arvense weer een daling optreedt. Deze daling is mogelijk het gevolg van Fe-vergiftiging, waardoor de regulatie van de ionen concentraties zou kunnen worden ver-



Figuur 12 : het Mn-gehalte in de wortel, uitgezet tegen de Fe^{2+} concentratie in de voedingsoplossing.

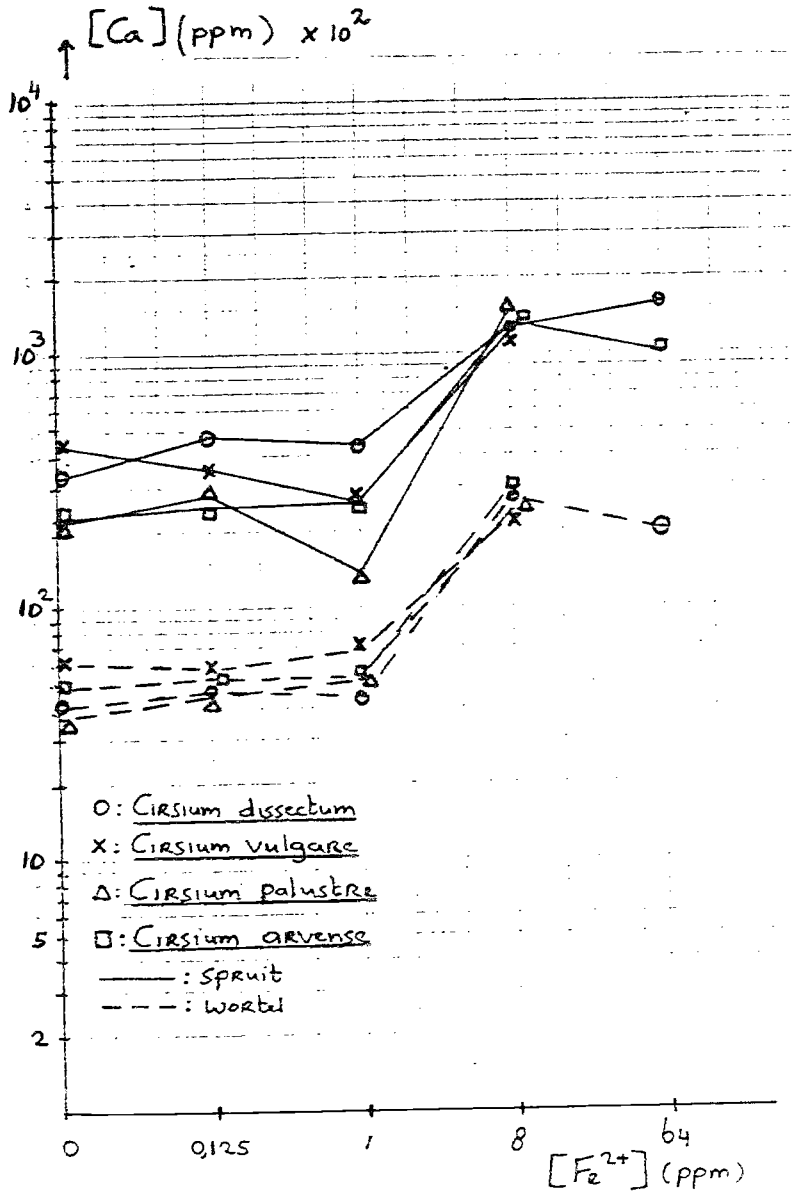
stoord.

Het Mn-gehalte van de wortels vertoonde een onregelmatig schommelend verloop (figuur 12).

3. Het Ca-gehalte :

het verloop van het Ca-gehalte bij stijgende Fe^{2+} concentraties in de voedingsoplossing is voor alle vier Cirsium soorten ongeveer gelijk (figuur 13, N.B.: dubbel logaritmische schaal). Van

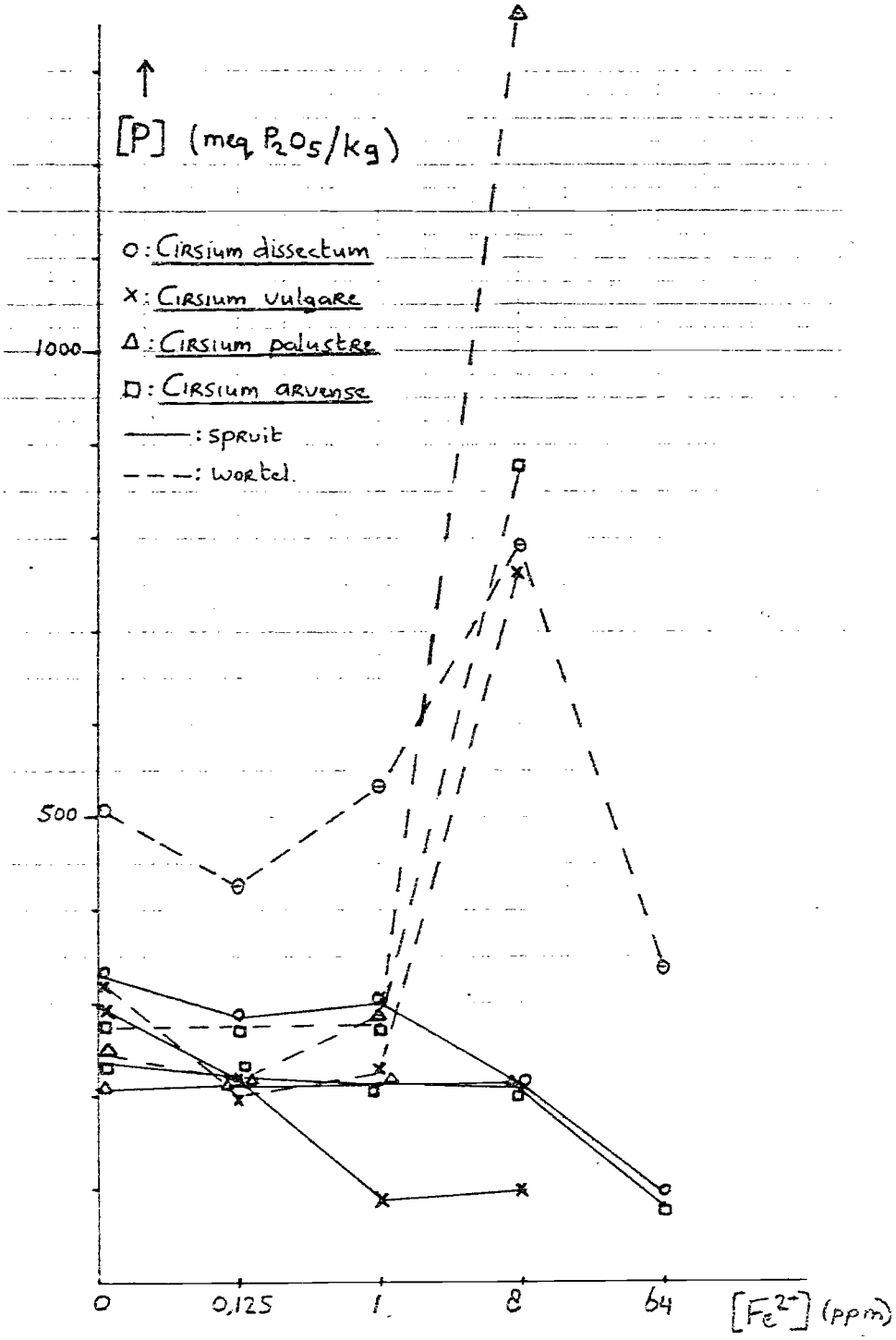
Figuur 13 : het Ca-gehalte in wortel en spruit, uitgezet tegen de Fe^{2+} concentratie in de voedingsoplossing.



0 tot 1 ppm blijft het Ca-gehalte ongeveer op hetzelfde niveau (spruit plm. 3.10^5 ppm, wortel plm. 5.10^4 ppm). Tussen 1 en 8 ppm Fe^{2+} vindt een aanzienlijke stijging van het Ca-gehalte plaats in zowel spruit (tot plm. $1,3.10^6$ ppm) als wortel (tot plm. $2,5.10^5$ ppm). Bij 64 ppm Fe^{2+} ligt het Ca-gehalte nog ongeveer op hetzelfde niveau als bij 8 ppm. Bij toxische Fe^{2+} concentraties zijn de Ca-gehaltes van wortel en spruit dus 5 maal hoger dan bij lagere Fe^{2+} concentraties.

4. Het P-gehalte :

in figuur 14 staat het P-gehalte in wortel en spruit afgebeeld bij verschillende Fe^{2+} concentraties in de voedingsoplossing. Bij toenemende Fe^{2+} concentraties neemt het P-gehalte in de spruit af (C. dissectum, C. vulgare) of blijft gelijk (C. palustre, C. arvense). In de wortels vindt tussen 1 en 8 ppm Fe^{2+} (als Fe^{2+} toxisch wordt) een aanzienlijke stijging van het P-gehalte plaats, bij alle vier soorten. Bij C. dissectum is bij 64 ppm Fe^{2+} het P-gehalte in de wortels weer veel lager, mogelijk als gevolg van schade aan de planten door Fe vergiftiging.



Figuur 14 : Het P-gehalte in wortel en spruit, uitgezet tegen de Fe^{2+} concentratie in de voedingsoplossing.

3.4.3. Controle van de Fe concentratie.

Op twee tijdstippen, respectievelijk twee en drie weken na het begin van de Fe-proef, werd gecontroleerd hoeveel van het oorspronkelijk toegevoegde Fe^{2+} nog in de voedingsoplossing was opgelost. Hiertoe werden kort voor het verversen van de voedingsoplossing monsters genomen, waarvan de concentraties opgelost Fe^{2+} en Fe-totaal werden gemeten. De resultaten van deze metingen staan in tabel 5.

Wanneer 0 tot 1 ppm Fe^{2+} werd toegevoegd bleek praktisch alle Fe^{2+} te worden verbruikt door C. arvense, C. palustre, en C. vulgare. Bij

Tabel 5 : meting van de Fe concentratie in de voedingsoplossing, resp. 2 en 3 weken na aanvang van de Fe-proef, vlak voor het verversen.

	Fe^{2+} toegevoegd (ppm)	Fe^{2+} gemeten (ppm)	Fe-totaal gemeten (ppm)	$\frac{\text{Fe-gemeten} \times 100}{\text{Fe-toegevoegd}}$ (%)
Cirsium dissectum	0	0	0	0
	0,125	0	0	0
t = 2 weken	1	0,3	0,3	30
	8	4	4	50
	64	50	50	78
Cirsium vulgare	0	0	0	0
	0,125	0	0	0
t = 2 weken	1	0	0	0
	8	0,3	0,3	4
	64	35	35	55
Cirsium dissectum	0	0	0	0
	0,125	0	0	0
t = 3 weken	1	0,3	0,3	30
	8	5	5	63
	64	50	50	78
Cirsium palustre	0	0	0	0
	0,125	0	0	0
t = 3 weken	1	0	0	0
	8	5	5	63
	64	50	50	78
Cirsium arvense	0	0	0	0
	0,125	0	0	0
t = 3 weken	1	0	0	0
	8	3	3	38
	64	50	50	78
Cirsium vulgare	0	0	0	0
	0,125	0	0	0
t = 3 weken	1	0	0	0
	8	5	5	63
	64	50	50	78

C. dissectum bleef bij 1 ppm nog 30% in de oplossing aanwezig. Wanneer 8 ppm Fe^{2+} werd toegevoegd werd dit aanvankelijk (t = 2 weken) grotendeels opgenomen door C. vulgare, terwijl bij C. dissectum de helft in oplossing bleef. Op t = 3 weken (1 week na verversing), toen de planten groter waren, bleef bijna 2/3 van het toegevoegde Fe^{2+} in oplossing. Wanneer 64 ppm Fe^{2+} werd toegevoegd was er na twee weken bij C. vulgare duidelijk minder Fe^{2+} in oplossing (55%) dan bij C. dissectum (78%). In het algemeen handhaafde de Fe^{2+} concentratie zich op plm. 80%. Een deel van het toegevoegde Fe^{2+} gaf bij 64 ppm meteen al een zichtbaar neerslag in de oplossing.

C. dissectum nam dus de kleinste hoeveelheden Fe op en groeide het langzaamst. De andere drie soorten namen grotere hoeveelheden op en groeiden ook sneller. Wanneer hogere concentraties Fe^{2+} (8 en 64 ppm) werden toegevoegd bleven deze voor het grootste deel in oplossing (80% bij 64 ppm). Alle opgeloste Fe was volgens de gebruikte analysemethode aanwezig in tweewaardige vorm. Wanneer lagere concentraties Fe^{2+} werden toegevoegd, werd er na één of twee weken plantengroei weinig Fe teruggevonden. Dit betekent dat er vooral bij lagere concentraties Fe ($<$ 8 ppm) in feite geen concentratie-effect, maar een dosis-effect (gift) werd gemeten. Naarmate de concentratie lager is, wordt de Fe voorraad sneller uitgeput en zou er in principe vaker ververst moeten worden. Uitputting van kleine Fe giften zou kunnen worden vermeden door gebruik te maken van doorstroom cultures (continu cultures).

De toegevoegde hoeveelheid Fe^{2+} (concentratie vlak na het verversen) werd niet gecontroleerd (vgl. tabel 5).

4. Discussie

4.1. Onderzoek van de standplaatsen.

De gemaakte vegetatieopnamen (tabel 1) illustreren de standplaatsverschillen tussen de vier onderzochte Cirsium soorten. Met name C. dissectum en C. vulgare komen in zeer verschillende vegetatie- en milieu-typen voor. Dit komt overeen met de literatuurgegevens van Klapp (1965), Kruijne et al. (1967), en Ellenberg (1974).

Zowel het vochtgehalte als het gehalte aan oplosbaar Fe was bij standplaatsen van C. dissectum aanzienlijk hoger dan bij standplaatsen van C. vulgare. De verschillen in pH en het gehalte aan oplosbaar Mn waren betrekkelijk klein. De gemiddelde pH van de bodem was bij C. vulgare 5,55, en bij C. dissectum 5,17. Het onderzochte perceel met C. dissectum werd eerder uitvoeriger beschreven door Schaap (1980). Schaap vermelde een pH van 4,5 á 5,0. Deze lagere pH werd mogelijk veroorzaakt door een

verminderde aanvoer van basenrijk grondwater, als gevolg van minder neerslag in de periode voorafgaand aan het gerefereerde onderzoek.

Uit metingen van de redoxpotentiaal (Eh) bleek dat de bodem bij C. dissectum vanaf plm. 15 cm diepte gereduceerd was, met een Eh van 5 tot 95 mV. Op 10 cm diepte werd een Eh gemeten van plm. 500mV. Janiesch (1978) vond in oppervlaktewater en bodem van een Carici elongae-Alnetum (in het voorjaar) vergelijkbare waarden. In het water werd op een diepte van 5 cm een Eh van 300 mV gemeten, en op 15 cm diepte een Eh van 5 mV. In de bodem liepen de gemeten waarden uiteen van - 0,035 mV (waterverzadigd) tot + 385 mV.

4.2. De invloed van Mn^{2+}.

De invloed van Mn^{2+} op de groei is bij de vier Cirsium soorten ongeveer gelijk. Tot een concentratie van 8 ppm Mn^{2+} groeien de planten ongeveer optimaal. Bij 64 ppm is Mn^{2+} toxisch en wordt de groei sterk gereduceerd. C. palustre wordt echter bij 64 ppm aanzienlijk minder geremd in de groei dan de andere soorten. C. palustre haalde bij 64 ppm Mn^{2+} nog 30% van het optimum drooggewicht, terwijl de andere soorten 10 á 15% haalden.

Het is echter onwaarschijnlijk dat dergelijke hoge Mn^{2+} concentraties in de bodemoplossing voorkomen. Voor de natte standplaatsen van C. dissectum werd een Mn^{2+} concentratie berekend van 2,4 ppm. Zure bodems met veel Mn en veel organisch materiaal kunnen min of meer stabiele Mn concentraties van 10 ppm bereiken. Kortstondige piekconcentraties van 90 ppm zijn mogelijk vlak na overstromingen (Ponnamperuma, 1972). Andrew (1976) noemt voor bodems met een pH lager dan 5,2 een gemiddelde (in water oplosbare) Mn concentratie van 2,1 ppm. Voor bodems met een pH van 5,2 tot 5,4 werd een gemiddelde concentratie van 1 ppm gevonden. Bodems met een pH hoger dan 5,4 hadden een gemiddelde concentratie van 0,5 ppm. Het is dus onwaarschijnlijk dat Mn^{2+} een rol speelt bij het bepalen van standplaatsverschillen tussen deze Cirsium soorten.

Bij 64 ppm is Mn toxisch voor deze Cirsium soorten. Bij Primula elatior, een soort van natte gronden, bleek 50 ppm Mn ernstige symptomen van toxiciteit te veroorzaken. Een Mn concentratie van 20 ppm veroorzaakte ernstige vergiftigingsverschijnselen bij Mercurialis perennis, een soort van drogere gronden (Martin, 1968). De Cirsium plantjes vertoonden bij 64 ppm Mn^{2+} ernstige chlorose, waarschijnlijk als gevolg van Fe-deficiëntie. Twyman (1951) veronderstelde dat er competitie optreedt tussen Fe en Mn bij opname in de plant door middel van acceptoren.

4.3. De invloed van Fe^{2+}.

Ook de reactie op verschillende concentraties Fe^{2+} is bij de vier Cirsium soorten ongeveer gelijk. Het groei-optimum ligt bij 0,13 tot 1 ppm Fe^{2+}. Bij Fe^{2+} concentraties groter dan 8 ppm wordt de groei van alle vier soorten sterk gereduceerd, terwijl volgens berekening in het veld (bij Langelo) concentraties tot plm. 30 ppm kunnen optreden. De groeiremming gaat gepaard met een stijgend droge stof gehalte en een dalende spruit-wortel verhouding.

C. dissectum wordt relatief minder in groei geremd dan de andere soorten. Bij 8 ppm Fe^{2+} haalde C. dissectum nog 28% van het optimum drooggewicht, terwijl C. vulgare 15% haalde. Hoewel C. dissectum dus minder werd geremd was het absolute drooggewicht van de twee soorten bij 8 ppm echter gelijk. Omdat C. dissectum relatief dichter bij het optimum drooggewicht zat, is het mogelijk dat deze planten toch vitaler waren dan die van C. vulgare. Het verschil tussen C. dissectum en C. vulgare was, hoewel aanwezig, niet erg groot.

Er kan worden geconcludeerd dat de Fe^{2+} concentratie een bescheiden rol kan spelen bij het bepalen van standplaatsverschillen tussen Cirsium soorten. Het is echter waarschijnlijk dat andere factoren een belangrijker rol spelen. Hierbij kan met name worden gedacht aan de concentratie van macro-elementen zoals N, P, en K.

Een concentratie van 64 ppm Fe^{2+} bleek zeer nadelig tot dodelijk te zijn voor de vier Cirsium soorten. Janiesch (1980) vermeld voor Carex acutiformis en C. pseudocyparus (soorten van natte standplaatsen) een letale dosis van respectievelijk 67 en 84 ppm Fe. Het groei-optimum lag bij 30 á 40 ppm, dus veel hoger dan bij de Cirsium soorten. Voor Urtica dioica en Lamium galeobdolon (drogere standplaatsen) waren concentraties van respectievelijk 14 en 11 ppm Fe letaal. Voor rijst kan de toxische concentratie, afhankelijk van vele factoren (zoals leeftijd), uiteenlopen van 100 tot 500 ppm (Ponnamperuma et al., 1955).

In zure bodems met veel organisch materiaal en veel ijzer kan de ijzerconcentratie zich maandenlang op een niveau van 50 tot 100 ppm handhaven. Enkele weken na overstromingen kunnen kortstondige piekwaarden van 600 ppm worden bereikt. In bepaalde zure bodems die $Fe_3(OH)_8$ bevatten, zijn Fe^{2+} concentraties van 6600 ppm gemeten. In neutrale en kalkrijke bodems komt de ijzerconcentratie zelden boven 20 ppm (Ponnamperuma, 1972). Bij dit onderzoek werd voor natte standplaatsen van C. dissectum een gemiddelde Fe-totaal concentratie van 34 ppm berekend (grootste waarde plm. 50 ppm). Dit werd berekend uit het vochtgehalte (82%) en een Fe-gehalte van 15,35 mg oplosbaar Fe per 100 g droge grond. Janiesch (1980)

vond voor een Ribo sylvestris-Alnetum (nat) een H_2O-oplosbaar Fe gehalte van 7,3 mg Fe/100 g droge grond, terwijl in een Querco-Carpinetum (droog) geen oplosbaar Fe werd gevonden. Bij (droge) standplaatsen van C. vulgare werd in dit onderzoek een gemiddeld Fe gehalte van 0,39 mg oplosbaar Fe per 100 g droge grond gemeten.

4.4. Aanpassingen aan hogere Fe-concentraties.

Na het experiment met verschillende Fe^{2+} concentraties in de voedingsoplossing werden de Cirsium planten chemisch geanalyseerd. Hierdoor kon worden nagegaan in hoeverre de soorten aanpassingsmechanismen voor hoge Fe concentraties bezitten. Mogelijke aanpassingen zijn : (A) verminderde Fe opname, (B) verminderde translocatie, en (C) grotere tolerantie (zie ook de inleiding).

Het Fe gehalte van de wortels bleek ongeveer recht evenredig toe te nemen met de Fe^{2+} concentratie in de voedingsoplossing (fig. 10). Er vindt dus geen verminderde opname van Fe door de wortels plaats. Het Fe gehalte van de spruit steeg veel minder snel dan in de wortels. Dit wijst erop dat een deel van het opgenomen Fe wordt vastgelegd in de wortels (verminderde translocatie). Bij toenemende Fe concentraties bleek het P gehalte van de wortels toe te nemen, terwijl het P gehalte van de spruit daalde of ongeveer gelijk bleef (fig. 14). Bij 8 ppm Fe^{2+} in de voedingsoplossing bevatten de wortels plm. 40.000 ppm Fe. Dit komt overeen met 40 g Fe/kg, ofwel 0,71 mol Fe/kg. Het P gehalte van de wortels bij 8 ppm Fe^{2+} in de voedingsoplossing, was plm 775 meq P_2O_5 / kg, ofwel 0,78 mol PO_4 / kg. Het aantal molen Fe per kg wortelmateriaal is dus ongeveer gelijk aan het aantal molen PO_4 per kg. Dit wijst op een neerslag van immobiel $FePO_4$ in de wortels, en dus een verminderd transport van Fe van wortel naar spruit. Dit mechanisme kan toxische effecten van Fe in de spruit beperken. Deze aanpassing is echter bij alle vier soorten gelijk. De gevonden verschillen in Fe-tolerantie tussen de soorten moeten dus berusten op verschillen in tolerantie voor hoge Fe concentraties in de plantenweefsels.

Bij een overschot ($\geqslant$ 8 ppm) en, in mindere mate, bij een tekort (0 ppm) aan Fe^{2+} in de voedingsoplossing, was het Mn gehalte van de spruit duidelijk hoger dan bij optimale Fe concentraties (fig. 11). Het Ca gehalte van zowel wortel als spruit was bij toxische Fe concentraties 5 maal hoger dan bij lagere Fe concentraties. Deze hogere Mn en Ca gehaltes zijn waarschijnlijk voordelig voor de planten. Uit de literatuur is bekend dat toevoeging van Ca en Mn aan de voedingsoplossing toxische effecten van Fe kan verminderen. Planten die veel Ca bevatten tolereren hogere interne concentraties van

Fe, Mn, en Al, mogelijk doordat concentratie van de metalen in toxische vlekken (toxic spots) wordt voorkomen (Olsen, 1958 : Rorison, 1973 : Foy et al., 1978).

De hogere Ca- en Mn-gehaltes bij toxische Fe concentraties kunnen mogelijk worden verklaard door de dan optredende groeiremming. Het is mogelijk dat de fotosynthese, en dus de droge stof productie, wordt geremd terwijl de opname van zouten gewoon doorgaat. Dit zou dan resulteren in hogere gehaltes van anorganische zouten. Een dergelijk mechanisme werd verondersteld door Olsen, die bij geremde chlorotische planten (chlorofyl gebrek) driemaal hogere Ca, Mg, en K gehaltes vond dan bij normale planten (Olsen, 1958). Bij deze Cirsium planten trad echter bij toxische Fe concentraties geen chlorose op, zodat er geen aanwijzingen zijn voor een chlorofyl tekort (of afbraak). De groeiremming werd waarschijnlijk veroorzaakt door een directe toxische werking van Fe en/of een tekort aan fosfaat.

Medappa en Dana (1970) veronderstelden dat de inactivatie van Fe^{2+} in de plantenweefsels verbonden is met de regulatie van de Ca concentratie. Zij namen waar dat bij inactivatie van Fe^{2+} in Cranberry planten de Ca concentratie tweemaal hoger werd dan normaal. Bij jonge gerstplantjes kan de opname van Ca worden geremd door Al, Sc, en Fe. De Ca-opname werd met 76% gereduceerd door 5,6 ppm Fe^{3+} (Clarkson en Sanderson, 1971).

4.5. Algemene opmerkingen.

In het bij deze proeven gebruikte voedingsmedium was de Ca concentratie relatief hoog (50 ppm). Gezien de mogelijke effecten van Ca op de toxiciteit van o.a. Fe, zou het interessant zijn om te onderzoeken of er ook grotere verschillen in Fe tolerantie tussen de soorten kunnen worden aangetoond bij lagere, meer natuurlijke, Ca concentraties. Ook de concentraties van de macronutriënten in de voedingsoplossing waren relatief hoog. Het is mogelijk dat de soorten in veel armere voedingsoplossingen anders reageren op Fe en Mn. Neenan (1960) vermeld bijvoorbeeld het voorkomen van toxische effecten van Al, die alleen optreden bij lage P concentraties. Ook de vorm waarin N wordt toegediend (NH_4^+ of NO_3^-) kan de resultaten van dit soort experimenten beinvloeden (Rorison, 1980).

Tevens moet worden opgemerkt dat binnen een soort ecotypes kunnen bestaan die sterk verschillen in tolerantie voor metaalionen. De tolerantie is genetisch bepaald (Humphreys en Bradshaw, 1976). Variëteiten van bepaalde cultuurgewassen vertonen ook grote onderlinge verschillen in tolerantie voor metaalionen (Neenan, 1960 : Reid, 1976). Bovendien kunnen binnen soorten

en variëteiten nog aanzienlijke verschillen tussen individuele planten optreden (Vose en Randall, 1962 : Rorison, 1973). In het algemeen zijn jonge planten het meest gevoelig voor toxiciteit van metaalionen, en daarom zeer geschikt voor tolerantietests (Rorison, 1973 : Andrew, 1976 : Foy et al., 1978). Ook de kieming van zaad kan worden beinvloed door metaalionen (Hackett, 1964). Gezonde zaailingen die in een potentieel toxische bodem worden geplant overleven dikwijls wanneer rechtstreeks zaaien is mislukt (Rorison, 1973).

De resultaten van dit onderzoek wijzen erop dat Fe^{2+}, in tegenstelling tot Mn^{2+}, een bescheiden rol kan spelen bij het bepalen van standplaatsverschillen tussen de vier Cirsium soorten. Fe^{2+} kan toxisch zijn in bodems met een pH lager dan 6,0. Het is onwaarschijnlijk dat Fe^{3+} een rol speelt, omdat Fe^{3+} boven pH 3,5 nauwelijks oplosbaar is (Rorison, 1980). Volgens Brown (1976) moet Fe^{3+} eerst door de plant worden gereduceerd tot Fe^{2+}, voordat het door de wortels kan worden opgenomen.

Naast Fe^{2+} spelen andere factoren waarschijnlijk een grotere rol. De concentratie van macro-elementen in de bodemoplossing (voedselrijkdom) kan een zeer belangrijke factor zijn (Chapin, 1980). Met name de N-concentratie kan een grote rol spelen bij de verspreiding van plantensoorten (Bradshaw et al., 1964). Ook de vorm waarin stikstof voorkomt kan belangrijk zijn. Sommige plantensoorten van natte gereduceerde bodems hebben een voorkeur voor NH_4^+, terwijl andere soorten van drogere geoxideerde bodems beter groeien met NO_3^- (Gigon en Rorison, 1972 : Janiesch, 1978 : Janiesch, 1980 : Rorison, 1980).

Bij het onderzoek bleek dat C. arvense en C. vulgare de neiging vertonen om de pH van de voedingsoplossing te verhogen, terwijl de pH bij C. dissectum en C. palustre iets daalde of gelijk bleef. Rorison (1973) vermeld dat opname van NH_4^+ (bij lagere pH) gepaard gaat met uitscheiding van H^+ (uitwisseling) en dus met een neiging tot pH daling. Opname van NO_3^- (bij hogere pH) vindt plaats door uitwisseling tegen HCO_3^-, waardoor de pH van de voedingsoplossing stijgt. Met name in voedingsoplossingen die veel NO_3^- bevatten kunnen aanzienlijke pH verschuivingen optreden. Bij dit onderzoek bevatte de voedingsoplossing 4,18 ppm NH_4-N en 52,0 ppm NO_3-N. De aanzienlijke (opwaartse) pH verschuiving bij C. arvense en C. vulgare zou te maken kunnen hebben met een voorkeur van deze soorten voor NO_3^-. C. dissectum en C. palustre zouden dan een voorkeur kunnen hebben voor NH_4^+.

Speciale fysiologische en anatomische aanpassingen aan anaerobe omstandigheden kunnen eveneens een rol spelen bij het bepalen van de standplaats van een soort (Bergman, 1959 : Bartlett, 1962 : Landolt, 1973).

Literatuur

Aalbers, J., 1980. De chemische eigenschappen van de bodem onder invloed van zuurstofloze omstandigheden, deel 1. Doctoraal scriptie, Laboratorium voor Plantenoecologie, Haren.

Andrew, C.S., 1976. Screening tropical legumes for manganese tolerance. In : Plant adaptation to mineral stress in problem soils. Proceedings of a workshop held at the National Agricultural Library, Beltsville, Maryland, November 22-23, 1976. Ed. M.J. Wright. Cornell University, Ithaca, New York. (pp. 329 - 340).

Bartlett, R.J., 1962. Iron oxidation proximate to plant roots. Soil Science 92 : 372 - 379.

Bergman, H.F., 1959. Oxygen deficiency as a cause of disease in plants. The botanical review 25 (3) : 417 - 485.

Bradshaw, A.D., Chadwick, M.J., Jowett, D., and Snaydon, R.W., 1964. Experimental investigation into the mineral nutrition of several grass species. IV Nitrogen level. J. Ecol. 52 : 665 - 676.

Brown, J.C., 1976. Genetic potentials for solving problems of soil mineral stress : iron deficiency and boron toxicity in alkaline soils. In : Plant adaptation to mineral stress in problem soils. Ed. M.J. Wright. Cornell University, Ithaca, New York. (pp. 83 - 94).

Chapin, F.S., 1980. The mineral nutrition of wild plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11 : 233 - 260.

Clarkson, D.T., and Sanderson, J., 1971. Inhibition of the uptake and long-distance transport of calcium by aluminium and other polyvalent cations. J. of Experimental Botany 22 (73) : 837 - 851.

Ellenberg, H., 1974. Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas. Scripta Geobotanica vol. 9. Verlag Erich Goltze KG, Göttingen.

Ernst, W., und Lugtenborg, T.F., 1980. Vergleichende Ökophysiologie von Juncus articulatus und Holcus lanatus. Flora 169 : 121 - 134.

Etherington, J.R., 1975. Environment and plant ecology. John Wiley & sons, London.

Foy, Fleming, Burns, & Armiger, 1967. Characterization of differential aluminium tolerance among varieties of wheat and barley. Soil Sci. Soc. Amer. Proceed. 31 : 513 - 521.

Foy, C.D., Chaney, R.L., and White, M.C., 1978. The fysiology of metal toxicity in plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 29 : 511 - 566.

Gigon, A., and Rorison, J.H., 1972. The response of some ecologically distinct plant species to nitrate- and to ammonium-nitrogen. J. Ecol. 60 (1) : 93 - 102.

Hackett, C., 1964. Ecological aspects of the nutrition of Deschamosia flexuosa (L) Trin. 1. The effect of aluminium, manganese and pH on germination. J. Ecol. 52 : 159 - 167.

Hackett, C., 1967. Ecological aspects of the mineral nutrition of Deschampsia flexuosa (L) Trin 3. Investigation of phosphorus requirement and response to aluminium in water culture and a study of growth in soil. J. Ecol. 55 : 831 - 840.

Held, J.J. den, en Held, A.J. den, 1980. Beknopte handleiding voor vegetatiekundig onderzoek. Wetenschappelijke mededelingen K.N.N.V., nr. 97.

Heukels, H., & van Ooststroom, S.J., 1977. Flora van Nederland. Wolters-Noordhoff, Groningen. 19de druk.

Humphreys, M.O., and Bradshaw, A.D., 1976. Genetic potentials for solving problems of soil mineral stress : Heavy metal toxicities. In : Plant adaptation to mineral stress in problem soils. Ed. M.J. Wright. Cornell University, Ithaca, New York. (pp. 95 - 105).

Janiesch, P., 1978. Ökophysiologische Untersuchungen von Erlenbruchwäldern. 1. Die edaphische Faktoren. OEcol. Plant. 13 (1) : 43 - 57.

Janiesch, P., 1980. Standortsfactoren in Quellerlenwäldern und Pflanzensoziologische Gliederung. In : Epharmonie. Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde. Herausgegeben von Reinhold Tüxen.

Klapp, E., 1965. Grünlandvegetation und Standort. Verlag Paul Parey, Berlin.

Kruijne, A.A., de Vries, D.M., en Mooi, H., 1967. Bijdrage tot de oecologie van de Nederlandse graslandplanten. Pudoc, Wageningen.

Landolt, E., 1973. Pflanzen und nasse Standorte. Veröff. Geobot. Inst. ETH, 51 : 8 - 14.

Martin, M.H., 1968. Conditions affecting the distribution of Mercurialis perennis L. in certain Cambridgeshire Woodlands. J. Ecol. 56 : 777-793.

Medappa, K.C., and Dana, M.N., 1970. The influence of pH, Ca, P and Fe on the growth and composition of the Cranberry plant. Soil Sci. 109 (4) : 250 - 253.

Neenan, M., 1960. The effects of soil acidity on the growth of cereals with particular reference to the differential reaction of varieties thereto. Plant and Soil XII (4) : 324 - 338.

Olsen, C., 1958. Iron uptake in different plant species as a function of the pH value of the nutrient solution. Physiol. Plant. 11 : 889 - 905.

Pegtel, D.M., 1981. IJzer als milieuvariabele. Interne notitie vakgroep Plantenoecologie, 08/03/81.

Ponnamperuma, F.N., Bradfield, R., and Peech, M., 1955. Physiological disease of rice attributable to iron toxicity. Nature 4449 : 265.

Ponnamperuma, F.N., 1972. The chemistry of submerged soils. Advances in Agronomy 24 : 29 - 96.

Reid, D.A., 1976. Genetic potentials for solving problems of soil mineral stress : aluminium and manganese toxicities in the cereal grains. In : Plant adaptation to mineral stress in problem soils. Ed. M.J. Wright. Cornell University, Ithaca, New York. (pp. 55 - 64).

Rorison, I.H., 1973. The effect of extreme soil acidity on the nutrient uptake and physiology of plants. In : Acid Sulphate Soils (ILRI 18) vol. 1 : 223 - 254. H. Dost, ed..

Rorison, J.H., 1980. The effect of soil acidity on nutrient availability and plant response. In : Effects of acid precipitation on terrestrial ecosystems. pp. 283 - 304. Eds.: T.C. Hutchinson & M. Havas. Plerium Press, New York.

Rozema, J., and Blom, B., 1977. Effects of salinity and innundation on the growth of Agrostis stolonifera and Juncus Gerardii. J. Ecol. 65 : 213 - 222.

Schaap, T., 1980. De oecologische gevolgen van de ruilverkavelingen "Rolde" en "Anloo". Plantenoecologisch deelverslag (deel 2 B), Projectgroep Ruilverkaveling 1977. Lab. v. Plantenoecologie, Haren.

Twyman, E.S., 1951. The iron and manganese requirements of plants. New Phytol. 50 : 210 - 226.

Vose, P.B., and Randall, P.J., 1962. Resistance to aluminium and manganese toxicities in plants related to variety and cation-exchange capacity. Nature 196 : 85 - 86.

Westhoff, V. & den Held, A.J., 1975. Plantengemeenschappen in Nederland. B.V. W.J. Thieme & cie., Zutphen.