

D 396

De invloed van Al^{3+} op de groei van Bochtige Smele (*Deschampsia flexuosa*) en Wolverlei (*Arnica montana*).

Verslag van een driemaands doktoraal onderwerp Plantenoecologie.
Door André Jansen.
Begeleiding: D. Pegtel.

1985

Voorwoord

Voor U ligt het verslag van een driemaands doktoraalonderwerp bij de vakgroep Plantenoecologie.

De vraagstelling van dit onderzoek is ontstaan n.a.v. de problematiek van de "zure regen". Hoewel de laatste jaren met name de gevolgen van zure regen op het bosbestand in het middelpunt van de belangstelling stonden en staan, zijn de gevolgen van deze vorm van luchtverontreiniging nog veel verstrekkender. Daarbij hoeft slechts gedacht te worden aan de effecten van zure neerslag op de meren in Skandinavië. Maar ook in eigen land zijn vermoedens gerezen omtrent de nadelige invloed van zure neerslag op o.a. de ecosystemen van vennen, heides en heischrale graslanden.

De effecten van mogelijk in het bodemmilieu vrijkomend aluminium, een indirect gevolg van zure regen, op kruidachtigen van heischrale graslanden staan in dit onderzoek centraal.

Bij het tot standkomen en uitvoeren van dit onderzoek zijn vele personen behulpzaam geweest, waarvoor dank. Het betreft mijn coach Dick Pegtel en medewerkers van het lab. voor Plantenoecologie, die mij bij het prakties werk veel steun verleend hebben: Sieze Nijdam, Jacob Hogendorff, Jouke Franke, Kor Beukema, Willem van Hal en Nellie Eck.

1. Inleiding

Dit onderwerp maakt deel uit van het projekt 'Indirekte gevolgen van zure regen op de minerale voeding en groei van enige soorten van het Borstelgrasverband'. Van Dam (1983) vond voor een tiental soorten een sterke korrelatie tussen achteruitgang in uurhokverspreiding na 1950 en luchtverontreiniging. Als maatstaf voor luchtverontreiniging werd genomen het 95%-SO₂-percentiel en de rijkdom aan epifytische korstmossen. Van de soorten met een sterke achteruitgang behoren velen tot het Borstelgrasverbond: *Arnica montana*, *Antennaria dioica*, *Filago minima* en *Viola canina*.

SO₂ in de lucht geeft aanleiding tot zure regen. De negatieve invloed van zure regen op de plant/vegetatie kan zich op twee manieren voltrekken: een direkte en indirecte. Bij de eerste worden de planten rechtstreeks in hun levensverrichtingen gehinderd (m.n. wordt de fotosynthese geremd). De tweede mogelijkheid verloopt via de bodem, waaraan tijdens dit projekt aandacht besteed zal worden. De huidige kennis hierover is fragmentair en veelal spekulatief. Voorts zal de problematiek toegespitst worden op kruidachtigen i.p.v. (naald)bomen, die de laatste jaren sterk in de publiciteit staan.

Onder invloed van zure regen daalt de pH van de bodem sneller dan dat langs natuurlijk weg plaatsvindt. M.n. bodems die weinig gebufferd zijn, zijn gevoelig. De daling van de bodem-pH gaat gepaard met een skala van veranderingen in de bodem, waarvan de plantengroei negatieve gevolgen kan ondervinden. De veranderingen in de bodem betreffen onder meer (Rorison, 1980):

- uitspoeling van Kalium, Calcium en Magnesium.
- verminderde mineralisatie van stikstof (met ammonium als voornaamste stikstofbron).
- toename van de beschikbaarheid van ijzer (als Fe³⁺, bij pH < 3), mangaan en het over het algemeen zeer giftige aluminium (pH ≤ 5). Vermoedelijk is AlOH²⁺ het meest giftige ion (Moore, 1974).
- afname van de beschikbaarheid van fosfaat a.g.v. de vorming van het onoplosbare aluminiumfosfaat.

Mogelijke oorzaken van de Al-toxiciteit voor planten zijn de volgende:

- Fosfaat wordt in de vorm van Al PO₄ op de wortel neergeslagen of (volgens meer recente inzichten) losjes aan de celwand gebonden, die ingepregneerd is met verschillende Al-hydroxides (Clarkson, 1966; Matsu-moto et.al., 1977; Kinzel, 1982).
- Van groter belang is de sterke remming van de wortelgroei (zie fig. 0).

Clarkson (1966) vermoedt dat Al de DNA-synthese verstoort en de celcyclus in de S-fase blokkeert, zodat de celdeling tot stilstand komt. Wanneer een zijwortel de groeifunctie probeert over te nemen, gebeurt hetzelfde etc. etc.

- Andere waarnemingen (Sampson et.al., 1965; Rorison, 1965; Matsumoto et.al., 1976; Morimura en Matsumoto, 1978) duiden op interferentie van Al^{3+} met het nukleïnezuurmetabolisme. Eveneens kan Al^{3+} , bijvoorbeeld het transport van carbohydraten (Huck, 1972), het transport van Ca^{2+} (Clarkson en Saundersen, 1971; Andrew et.al., 1973) en de intactheid van de cytoplasmatische membranen (Böhm-Tücky, 1960) beïnvloeden.

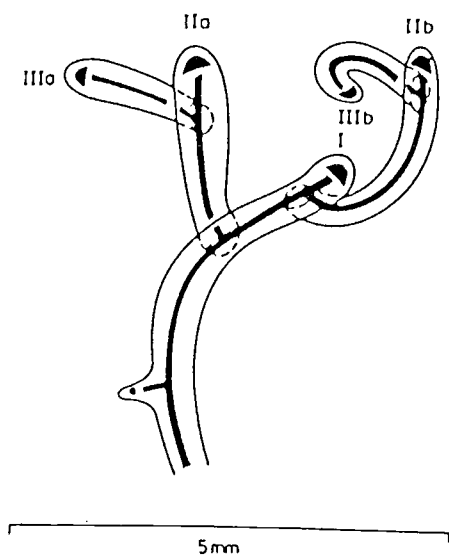


Fig. 0

Diagram of abnormal root branching in a seedling of *Agrostis tenuis*, grown for several weeks in al culture solution containing 1 mM aluminium sulphate. (After Clarkson, 1969).

Tijdens dit onderzoek zal de invloed van verschillende ionogene Al^{3+} -concentraties op de groei van zaailingen van Bochtige smele en Wolverlei onder verschillende voedingsomstandigheden bestudeerd worden. Van eerstgenoemde soort is bekend dat ze resistent is tegen hoge concentraties (25 ppm) Al^{3+} (Hackett, 1965). De reactie van Wolverlei op (hoge) Al^{3+} -concentraties is onbekend. Dit feit, en de gekonstateerde achteruitgang van Wolverlei, leiden tot de keuze van Wolverlei als te onderzoeken soort.

2. Methode

2.1 Voedingsoplossing en Al^{3+} -concentraties

Beide soorten werden gekweekt op voedingsoplossingen. Uitgegaan werd van een voedingsoplossing met de volgende equivalentprocenten 35 : 45 : 20 (K : Ca : Mg) voor de kationen en 60 : 5 : 35 (N : P : S) voor de an-ionen (Steiner, 1961) (zie tabel 1). De sporenelementgift werd aangepast en gekozen als de helft van de gebruikelijke gift (zie tabel 2).

Op basis van de Steineroplossing kunnen diverse concentratiereeksen, zgn. 'background solutions', worden samengesteld (zie tabel 1). Aan de keuze van de background solutions liggen de volgende overwegingen ten grondslag:

- a) Gekozen werd voor een laag P gehalte, wanneer Al^{3+} wordt toegevoegd. Bekend is nl. dat hogere P-koncentraties leiden tot de vorming van het onoplosbare aluminiumfosfaat (Hackett, 1964; De Neeling, 1982; Kinzel, 1983).
- b) In het algemeen worden de schadelijke effecten van Al^{3+} groter naarmate een gebrek aan Ca^{2+} en/of Mg^{2+} optreedt (Rhue en Grogan, 1977; Kinzel, 1983). Omdat a.g.v. zure regen ook uitspoeling optreedt van Ca^{2+} en Mg^{2+} werd gekozen voor verschillende concentratiereeksen van beide elementen.

Tijdens dit onderwerp werden de effecten van Al^{3+} onder voor de plant zeer ongunstige omstandigheden (voedingsoplossing laag P, Ca^{2+} en Mg^{2+}) vergeleken met die van laag P en hoog Ca^{2+} en Mg^{2+} .

De vraag is of 3,44P (zie tabel 1) wel zo laag is wanneer geregeld wordt ververst en de soorten een relatief lage groeiselheid bezitten (zie Bieleski, 1973). De concentratie P is gebaseerd op de oplosbaarheid van P in relatie tot Al^{3+} , welke bij 3,44 ppm P gegarandeerd is (zie Foy, Chaney en White, 1978).

Tabel 1 Verschillende concentratiereeksen op basis van de Steineroplossing.

		aantal ml per 60 liter				
		1	2	3	4	5
				P↓	P↓	P↓
		basis	P↓	Ca↓	Mg↓	Ca↓
						Mg↓
	ppm P	10,3	3,44	3,44	3,44	3,44
	ppm Ca	60	60	3,84	60	3,84
	ppm Mg	16	16	16	2	2
NaNO_3	1 m	0	0	169	0	169
Na_2SO_4	1 m	0	0	0	28	28
KNO_3	1 m	60	60	60	60	60
KH_2PO_4	1 m	20	7	7	7	7
K_2SO_4	0,5 m	60	73	73	73	73
$\text{CaCNO}_{3/2}$	1 m	90	90	6	90	6
MgSO_4	1 m	40	40	40	5	5

Tabel 2 Sporenelementenoplossing gebruikelijke gift (in ppm).

Mn	0.6
B	0.5
Zn	0.08
Cu	0.025
Co	0.005
Mo	0.035
Na	0.23

Tabel 3 Al³⁺-concentraties gebruikt door andere onderzoekers.

De reactie op Al³⁺ is niet alleen soort- of oecotype-afhankelijk, maar ook van type en samenstelling (kompleet of niet-kompleet) van de voedingsoplossing. (Mc.Cain & Davies, 1983).

auteur/soort	Al ³⁺ - concentratie (in ppm)
Grime & Hodgson (1969)	wortelgroei gedaald tot 0-25%
Nardus stricta	4.05
Ulex europaeus	4.05
Briza media	4.05
Bromus erectus	4.05
Scabiosa columbaria	2.0
Teucrium scorodonia	6.75
Sparling (1967)	remming wortelgroei tot 50%
Nardus stricta	9.50
Holcus mollis	6.75
Deschampsia flexuosa	13.5
Festuca ovina	4.05
Hackett (1965)	geen remming wortelgroei
Deschampsia flexuosa	25
Foy (1974)	
katoen	0.5 , toxies
Cranberry (Vaccinium macrocarpon)	150 , eerste remming wortelgroei
Agrostris stolonifera	5.4 , remming wortelgroei
Agrostris canina	10.8 , " "
Agrostris tenuis	21.6 , " "

Om een zo ruim mogelijk beeld van de groeirespons te verkrijgen is het belangrijk ruime reeksen samen te stellen; 7 meetpunten lijkt voldoende om de groeirespons te beschrijven (Antonovics et.al., 1967; Rorison, 1969 en 1973). Voor Al³⁺ is de volgende 7 puntige reeks gekozen: 0-2.5-5-10-20-40-80 ppm Al³⁺ (op basis van Al₂(SO₄)₃ · 18H₂O). Wegens een fout in het bereiden van de Al³⁺-stamoplossing zijn de laatste drie waarden 20-40-80 ppm Al³⁺ in de experimenten laag Ca²⁺, Mg²⁺ en hoog Ca²⁺ en Mg²⁺ lager uitgevallen en werden respectievelijk 12, 24 en 48 ppm Al³⁺ (op basis van Al₂(SO₄)₃).

6

De gekozen Al^{3+} -range wordt in tabel 3 vergeleken met Al^{3+} -concentraties die door andere onderzoekers bij experimenten naar de toxiciteit van Al^{3+} gebruikt zijn. Deze tabel is verre van volledig. M.n. bij landbouwgewassen (tarwe, gerst, rijst) is erg veel onderzoek gedaan naar de effecten van Al^{3+} op de groei (Foy, 1974).

2.2 Ijzer

Om te voorkomen dat bij planten ijzergebrek optreedt wordt normaal Fe^{3+} -chelaat aan de voedingsoplossing toegevoegd. Bekend is echter dat wanneer Al^{3+} tesamen met een Fe^{3+} -chelaat in oplossing wordt gebracht, Al^{3+} het Fe^{3+} uit het chelaat verdringt (Wallace, 1962). In deze vorm is Al^{3+} voor vele plantensoorten niet meer toxies (Barlett en Riego, 1972). Om dit probleem te omzeilen werd bij het opstarten van het experiment met laag Ca en Mg geen ijzer toegevoegd aan de voedingsoplossing. Na 4 weken bleek dit geen goede oplossing te zijn, gezien het ernstige ijzergebrek dat bij beide soorten optrad. Vervolgens werden de effecten van de volgende handelingen op plant en voedingsoplossing (laag Ca^{2+} en Mg^{2+}) bestudeerd:

- a) Fe^{3+} -chelaat en Al^{3+} tegelijkertijd in oplossing (4 weken).
- b) Fe^{2+} -sulfaat en Al^{3+} tegelijkertijd in oplossing (4 weken).
- c) Fe^{3+} -chelaat en Al^{3+} worden afwisselend in oplossing gebracht (om de 2 dagen) (Grime en Hodgson, 1969).

Fe zal met 2,5 ppm als chelaat of als FeSO_4 in oplossing worden gebracht. Bij het experiment met hoog Ca^{2+} en Mg^{2+} is FeSO_4 als ijzerbron gebruikt. Uit het experiment met laag Ca en Mg en ijzer bleek nl. dat de door Barlett en Riego (1972) veronderstelde werking van Fe-chelaat ook werkelijk optrad. Het toepassen van wisselbaden heeft het probleem van het niet goed schoonwassen van de wortels, en is bovendien zeer arbeidsintensief. FeSO_4 gaf goede resultaten en geen voor plant en voedingsoplossing zichtbare nadelen (zie ook Grime en Hodgson, 1969).

2.3 Gegevens verzamelen

Elke waarneming zal in triplo plaatsvinden; drie volledig random blokken met per blok één herhaling. Per bak zijn 5 individuen aanwezig. Tabel 4 geeft een beknopt overzicht van de wijze van gegevens verzamelen tijdens de diverse experimenten.

Voor de oplossingen met toegevoegde Al^{3+} zal de pH van de oplossing met de hoogste Al^{3+} -concentratie (pH= 3,6) als maatgevend voor de anderen

Tabel 4 : Wijze van gegevens verzamelen per eksperiment.

eksperiment	voedingsoploss.	ijzerbron	pH	aantal planten/bak	oogsten	parameters
A	5; P↓, Ca↓, Mg↓	geen	3,6	5	random; 3 planten per Al-konc.	worteldrooggewicht spruitdrooggewicht spruit-wortelverhouding
B	5; P↓, Ca↓, Mg↓	Fe-chelaat	3,6	4*	4 planten per Al-konc. idem	wortellengte worteldrooggewicht spruitdrooggewicht spruitwortelverhouding
		FeSO ₄	3,6	4*	idem	
		wisselbad	3,6	4*	idem	
C	2; P↓, Ca↑, Mg↑	FeSO ₄	3,6	5	5 planten per Al-konc.in triplo	wortellengte worteldrooggewicht spruitdrooggewicht spruit-wortelverhouding

* Het betreft hier de na oogsten bij eksperiment A overgebleven planten.
Deze werden naper soort en Al-koncentratie gehutseld te zijn random verdeeld over de bakken.

worden beschouwd. Aanzuren gebeurt met 0,1 M H_2SO_4 . Bij het inzetten van de planten op de voedingsoplossingen wordt van 3 groepjes van 5 planten de wortellengte en het wortel- en spruitdrooggewicht bepaald. Na 4 weken wordt het materiaal geoogst, waarna opnieuw de parameters bepaald zullen worden.

Het benodigde plantenmateriaal is verkregen uit zaad, dat in 1984 verzameld is op het voormalige stationsterrein Vries-Zuidlaren, waar zich een zgn. heischraalgrasland bevindt. Twee weken na het zaaien is het materiaal gereed om uit te planten op bakken met een mengsel van blad/potgrond 1 : 1. Kieming vond plaats op petrischalen bij $25^{\circ}/15^{\circ}$ C en 12 uur daglicht.

2.4 Gegevens verwerken

Tijdens het oogsten zijn een aantal morfologische kenmerken, mogelijk duidend op Al-toxiciteit, genoteerd. Het betreft neerslag van $Al(OH)_3/AlPO_4$ op de wortels, bruinkleuring van de worteltoppen, gekroesdheid van de wortels en geelkleuring van het blad.

Na het oogsten is per bak de toename in wortellengte, wortel- en spruitdrooggewicht bepaald en de spruitwortelverhouding berekend. De op deze wijze verkregen gegevens zijn per bak, als er dode exemplaren aanwezig waren, omgewerkt naar 5 individuen per bak. I.t.t. experimenten laag Ca^{2+} en Mg^{2+} vonden bij experiment hoog Ca^{2+} en Mg^{2+} de waarnemingen in triplo plaats. De drie waarnemingen werden bewerkt tot een gemiddelde.

Deze 'bak'-waarden voor de gemeten variabelen zijn per concentratiereeks grafies uitgezet als percentage groei t.o.v. de begin waarde tegen de concentratie Al^{3+} (zie fig. 1 t/m 8).

Om te bepalen of eventueel gevonden trends ook statisties significant zijn, is een variantieanalyse toegepast (zie 3.3) op de groeicijfers in %. Omdat de bij 0 ppm Al^{3+} gevonden waarde de statistiese variatie nogal breed maakt (zie fig. 1 t/m 8) is deze waarde bij de variantieanalyse niet opgenomen in de berekeningen.

De berekeningen voor de variantieanalyse zijn uitgevoerd m.b.v. het computerprogramma Panovar (Fresco, 1984). De uitkomsten van deze variantieanalyse zijn vergeleken met de op basis van grafieken gevonden trends.

3. Resultaten

3.1 Visuele waarnemingen

Bijlage 1 geeft een overzicht van visuele waarnemingen van een aan-

tal morfologische kenmerken.

Neerslagvorming op de wortels:

Samenvattend kan gesteld worden dat bij 2.5 ppm Al^{3+} bij beide soorten vrijwel steeds lichte neerslagvorming van $\text{Al}(\text{OH})_3/\text{AlPO}_4$ op de wortels plaatsvindt.

Bruinkleuring wortelpunten:

Bij Deschampsia treedt bruinkleuring van de wortelpunten slechts op bij 0 ppm Al^{3+} . T.a.v. background solutions voor Arnica geldt dat m.u.v. 2.5 ppm Al^{3+} steeds sterke bruinkleuring van de worteltoppen plaatsvindt. Opvallend is dat deze bruinkleuring geheel verdwijnt m.u.v. de 80 ppm Al^{3+} -waarde bij toepassing van de concentratiereeks hoog Ca^{2+} en Mg^{2+} .

'Gekroesdheid' wortels:

Gekroesdheid van de wortels treedt bij Deschampsia slechts op bij 0 ppm Al^{3+} , zij het niet in alle gevallen. Bij Arnica lijkt het dat slechts bij hoge concentraties (10 ppm Al^{3+}) gekroesdheid van wortels optreedt.

Geelkleuring blad:

Dit fenomeen treedt in experiment A bij Arnica op over de gehele Al-range. De plant is blijkbaar Fe-behoefstig. Voor Deschampsia geldt dat deze geelkleuring optreedt bij lagere concentraties om bij hogere concentraties geleidelijk te verdwijnen. Deze soort is Fe-behoefstig (zie Grime en Hodgson, 1969), hoewel Hackett (1965) beweert dat de Fe-koncentratie geen invloed heeft op de groei van Deschampsia.

Bij de overige experimenten waar wel Fe (2.5 ppm) werd gegeven trad bij Deschampsia geen geelkleuring meer op en bij Arnica nog slechts bij hogere concentraties Al^{3+} , gepaard met een blauw-paarskleuring van het blad. Dit verschijnsel hangt mogelijk samen met fosfaatgebrek, doordat de excessieve hoeveelheid Al^{3+} de (geringe) hoeveelheid P neerslaat op de wortels (Kinzel, 1983).

3.2 Trends op basis van grafieken.

In fig. 1 t/m 8 zijn de gevonden waarden voor het percentage groei uitgezet tegen de Al^{3+} -concentratie. Hieruit zijn de volgende trends te achterhalen.

3.2.1 Optimale groei.

In de grafieken van Arnica zijn vaak twee optima te onderscheiden gelegen bij 2.5 en 10 ppm Al^{3+} . Deschampsia heeft een veel minder uitgesproken kurve-verloop. De optimumgroei lijkt te liggen op het traject tussen de 5 en 24 ppm Al^{3+} .

3.2.2 Groeiremming.

Bij Arnica treedt meestal na 10 ppm Al^{3+} een duidelijke daling in de groei op. Het lijkt dus dat concentraties > 10 ppm Al^{3+} toxisch zijn voor deze soort. Bij Deschampsia treedt pas na 24 ppm Al^{3+} een geleidelijke daling op in de groei. Hieruit kan gekonkludeerd worden dat deze soort vrij ongevoelig is voor hoge Al^{3+} -concentraties.

3.2.3 Voedingsoplossing hoog $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ t.o.v. laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$.

De voedingsoplossing Hoog $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ geeft in vrijwel alle gevallen een duidelijk hogere groei dan die met laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$. Dit geldt voor beide soorten. Bij Deschampsia is geen echt optimum aanwezig. Goede groei lijkt gerealiseerd te worden op het traject van 5 - 24 ppm Al^{3+} . Bij Arnica wordt de optimumgroei meestal gerealiseerd op de range van 0 - 10 ppm Al^{3+} , waarna een geleidelijke afname in de groei optreedt.

3.2.4 Ligging 0 ppm Al^{3+} -waarde t.o.v. de andere waarden.

Voor Arnica geldt dat over het algemeen de opbrengst bij 0 ppm $\text{Al}^{3+} > 12$ ppm. Bij Deschampsia geldt dat de opbrengst bij 0 ppm $\text{Al}^{3+} < 48$ ppm. Hoewel beide soorten licht door Al^{3+} gestimuleerd worden, blijkt dat voor Arnica hoge Al^{3+} -concentraties leiden tot een lagere groei dan in de situatie waarin geen Al^{3+} aanwezig is. Voor Deschampsia geldt dat in de meeste gevallen zelfs bij 48 ppm Al^{3+} de groei hoger is, dan wanneer Al^{3+} afwezig is.

3.2.5 Vergelijking van de soorten en de voedingsoplossingen.

Bij vergelijking van de soorten lijkt de volgende tendens aanwezig: Deschampsia is minder gevoelig tot ongevoelig voor de toxische effecten van hoge concentraties Al^{3+} dan Arnica. Hoewel beide soorten in hun groei licht gestimuleerd worden door Al^{3+} is het traject waarop dit gebeurt voor Deschampsia (5 - 24 ppm Al^{3+}) veel breder dan dat van Arnica (0 - 10 ppm Al^{3+}). Ook lijkt het stimulerend effect bij Deschampsia sterker dan bij Arnica vanwege de lagere ligging van de 0 ppm Al^{3+} -waarde bij Deschampsia én de t.o.v. Arnica zeer slechte groei van Deschampsia bij 0 ppm Al^{3+} . (Vergelijk: D.f.: 0 ppm < 48 ppm Al^{3+} ; A.m.: 0 ppm > 12 ppm Al^{3+}).

De schommelingen in de curves, die bij Arnica veel sterker zijn dan bij Deschampsia, duiden mogelijk op een grotere variabiliteit van het Arnica-materiaal t.o.v. het Deschampsia-materiaal.

Fig. 1: % groei van de wortellengte voor *A. montana* bij oplopende range van Al^{3+} (0-48 ppm) en verschillende voedingsoplossingen na 4 weken.

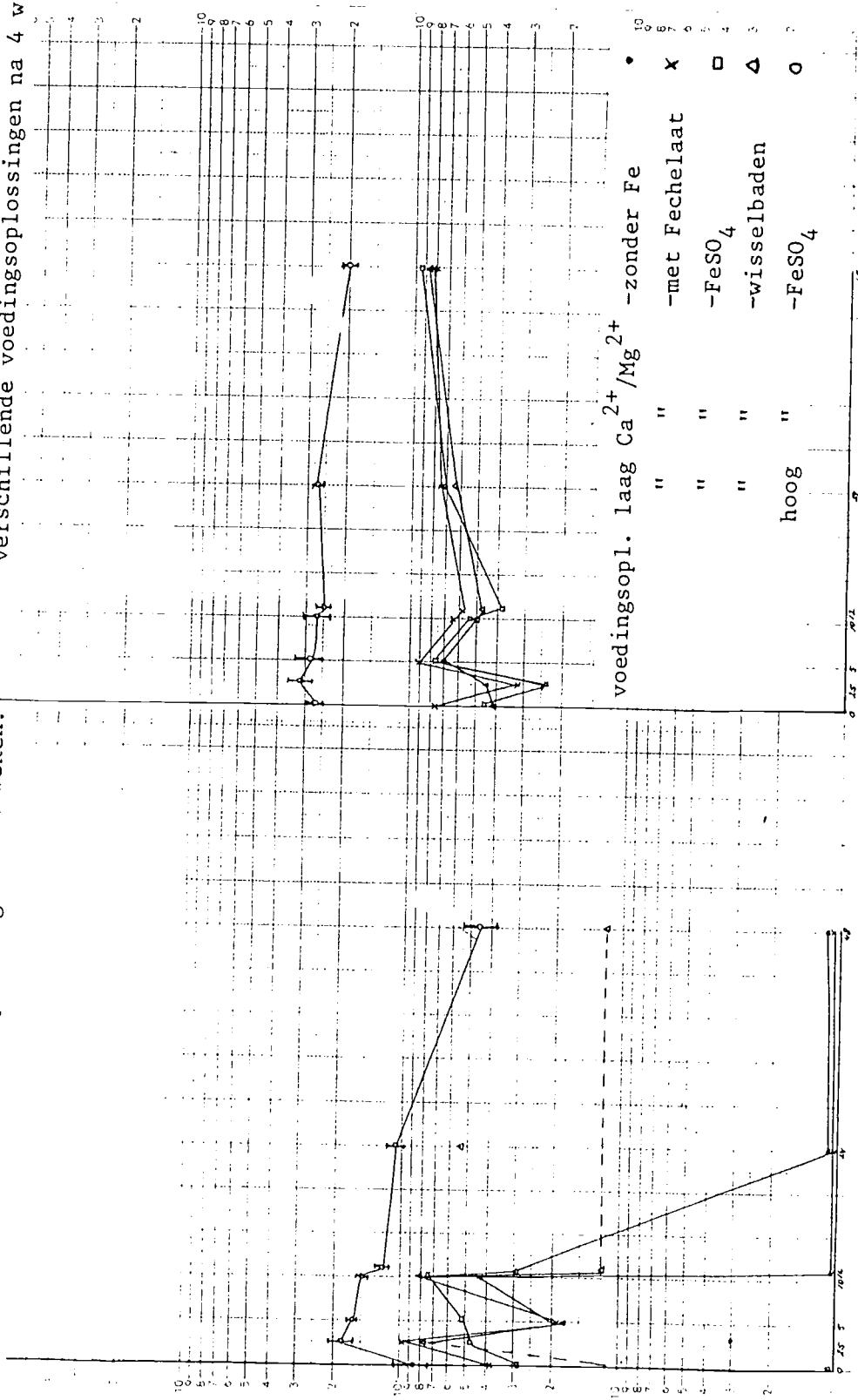


Fig. 2: % groei van de wortellengte voor *D. flexuosa* bij oplopende range Al^{3+} (0-48 ppm) en verschillende voedingsoplossingen na 4 weken.

Fig. 3: % opbrengst worteldrooggewicht voor *A. montana* bij oplopende range Al^{3+} (0-48 ppm) en verschillende voedingsoplossingen na 4 weken.

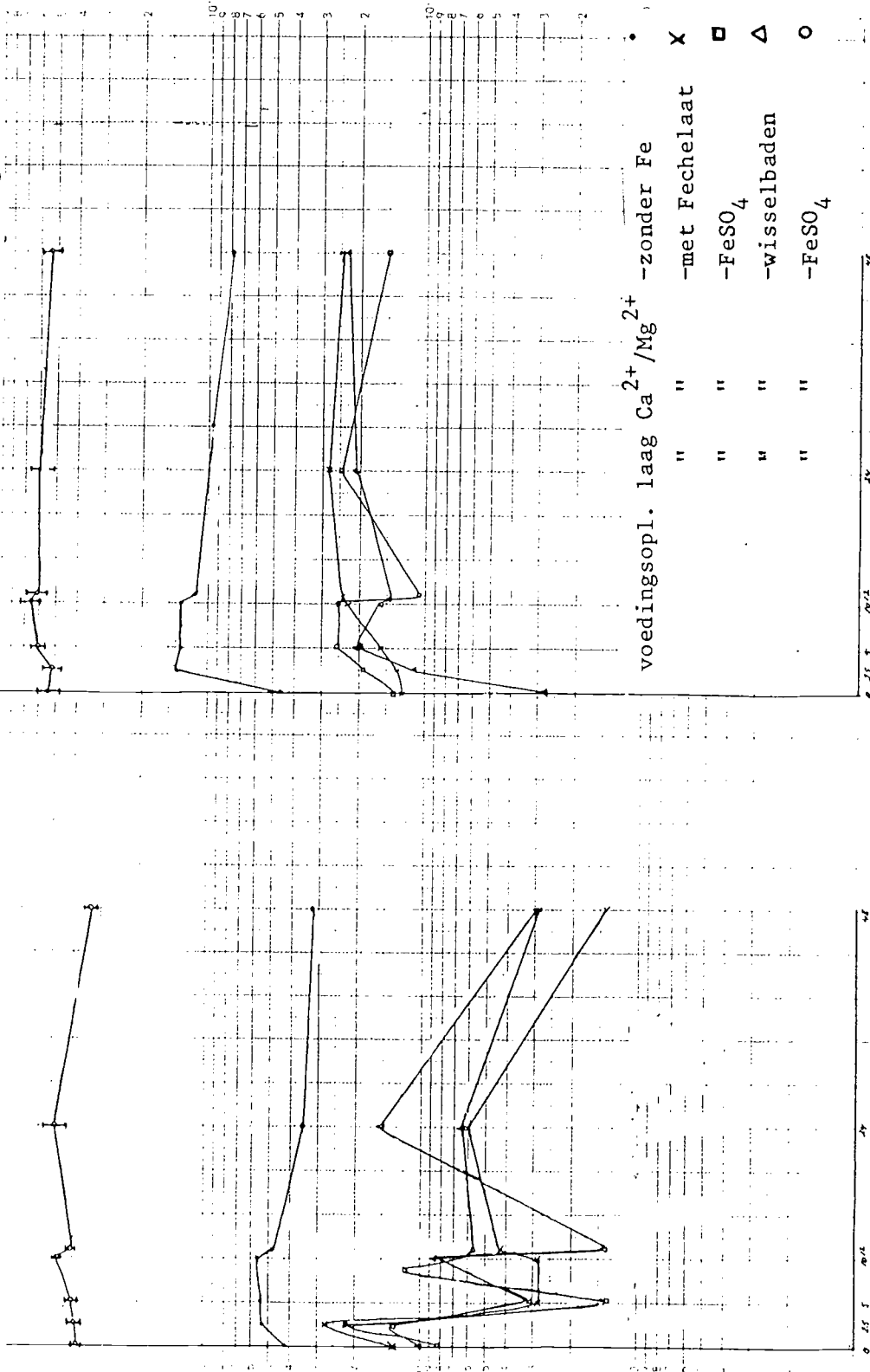


Fig. 4: % opbrengst worteldrooggewicht voor *D. flexuosa* bij oplopende range Al^{3+} (0-48 ppm) en verschillende voedingsoplossingen na 4 weken.

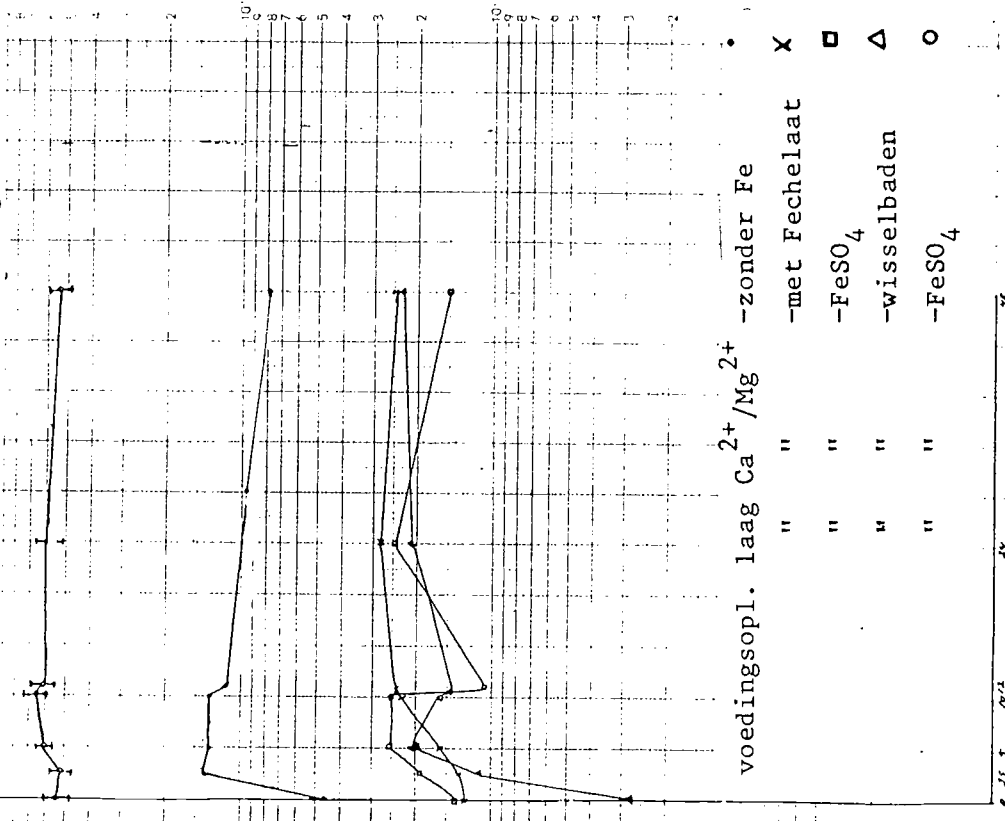


Fig. 5: % opbrengst spruitdrooggewicht voor A. montana / Fig. 6: % opbrengst spruitdrooggewicht voor D. flexuosa bij oplopende range Al³⁺ (0-48 ppm) en verschillende voedingsoplossingen.

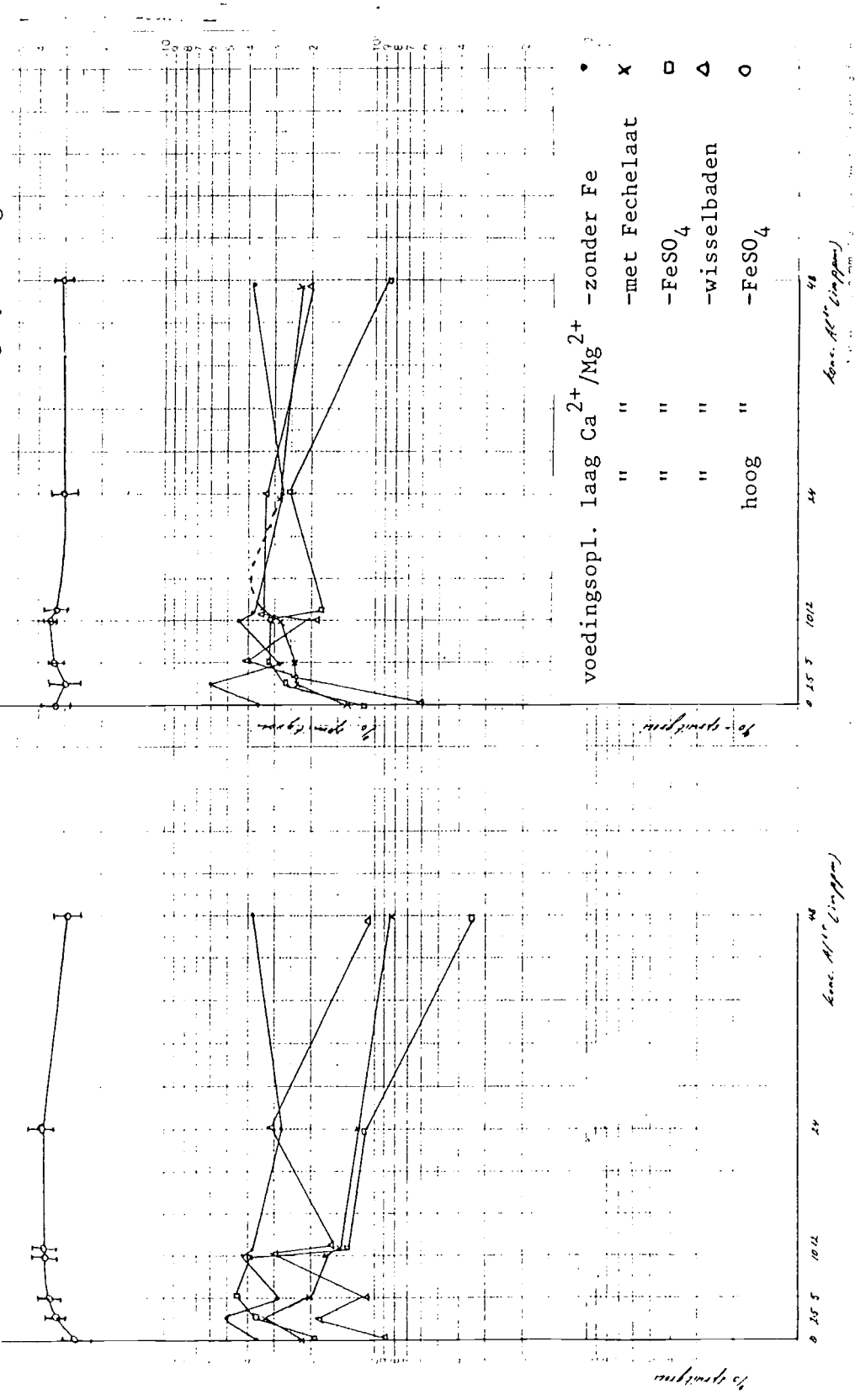
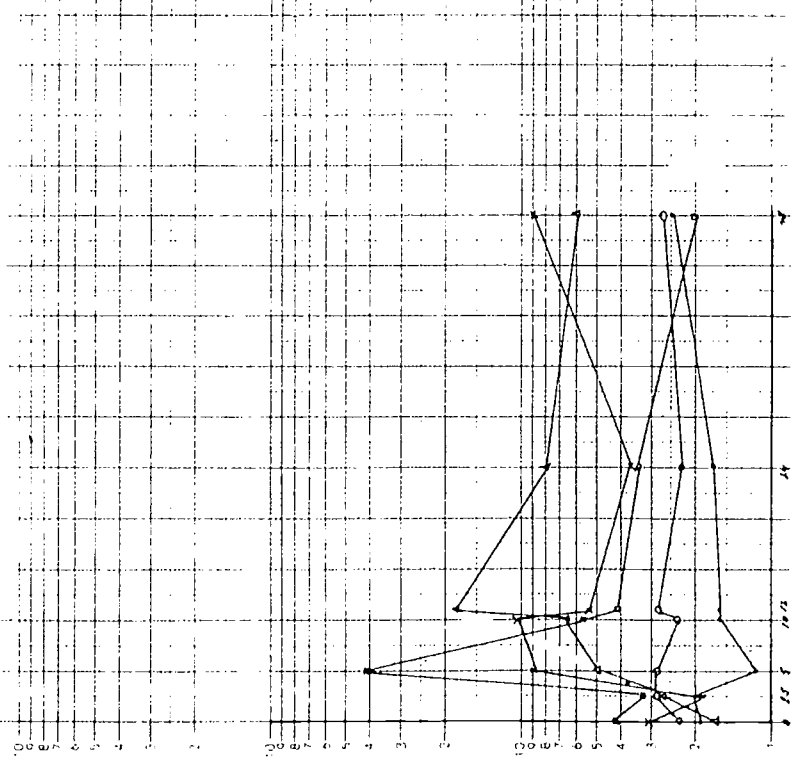


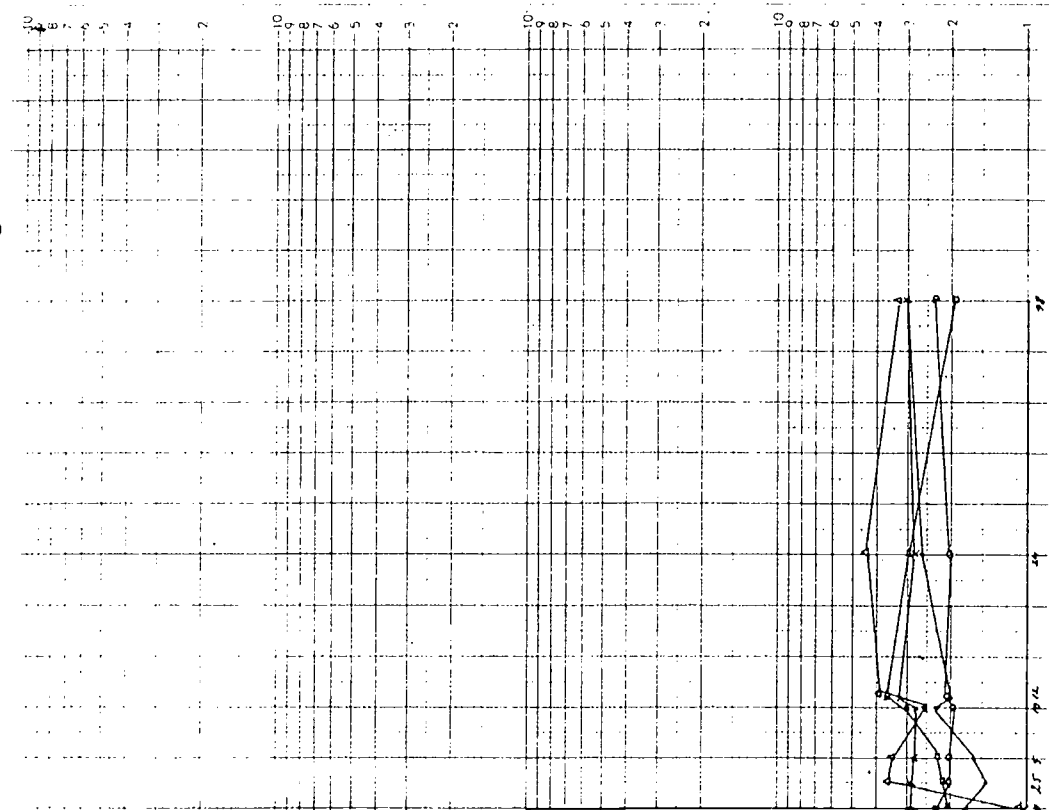
fig. 7: Spruitwortelverhouding voor A. montana bij oplopende range Al^{3+} (0-48 ppm) en verschillende voedingsoplossingen na 4 weken.

voedingsopl. laag Ca^{2+}/Mg^{2+} -zonder Fe
 " " -met Fechelaat
 " " - $FeSO_4$
 " " -wisselbaden
 " " - $FeSO_4$



No 8 H

Fig. 8: Spruitwortelverhouding voor D. flexuosa bij oplopende range Al^{3+} (0-48 ppm) en bij verschillende voedingsoplossingen na 4 weken.



X-as verdeeld in mm Y-as laag verdeeld 110 Eenheid 50 mm

Bij vergelijking van de voedingsoplossingen valt op dat beide soorten per voedingsoplossing gemiddeld op eenzelfde groeiwaarden-nivo zitten. Tussen de backgroundsolutions is er een duidelijk verschil: voor beide soorten geldt dat voedingsoplossing hoog $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ een duidelijk hogere groei geeft dan voedingsoplossingen laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$.

3.3 De variantie-analyse.

Om te weten of de in de vorige paragraaf 3.2.6 besproken tendenzen ook significant zijn is een variantieanalyse uitgevoerd. Zie bijlage 2.

1. Toetsing per soort tussen de verschillende voedingsoplossingen en de Al^{3+} -concentraties.

Toetsing per soort van de voedingsoplossingen laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ -zonder Fe, laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ - FeSO_4 en hoog $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ t.o.v. de Al^{3+} -concentraties geeft het volgende beeld: Voor de parameters 'worteldrooggewicht' en 'spruitdrooggewicht' geldt voor beide soorten dat er statisties significante verschillen bestaan tussen de gemiddelde opbrengst a.g.v. verschillen in Al^{3+} -concentratie.

Voor Arnica geldt dat er een significant verschil is tussen de gemiddelde opbrengsten voor het 'worteldrooggewicht' a.g.v. verschil in voedingsoplossing. Voor Deschampsia geldt dit niet.

Voor de 'spruit-wortelverhouding' geldt voor beide soorten dat de gemiddelde waarden a.g.v. verschil in backgroundsolution én a.g.v. verschil in Al^{3+} -concentratie geen statisties significante verschillen te zien geven, zoals uit het verloop van de grafieken (zie fig. 7 en 8) al te verwachten viel.

Toetsing per soort van de voedingsoplossingen laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ - FeSO_4 en hoog $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ t.o.v. de Al^{3+} -concentratie levert het volgende beeld op. Voor de parameter 'wortellengte' geldt voor beide soorten dat er significante verschillen zijn tussen de gemiddelde opbrengsten a.g.v. verschil in Al^{3+} -concentratie. Bij Arnica zijn er i.t.t. Deschampsia significante verschillen tussen de opbrengsten a.g.v. verschil in voedingsoplossingen. Voor de parameters 'worteldrooggewicht' en 'spruitdrooggewicht' blijkt dat er voor beide soorten significante verschillen bestaan a.g.v. verschil in Al^{3+} -concentratie, maar niet a.g.v. verschil in voedingsoplossing.

2. Toetsing per voedingsoplossingen tussen de verschillende soorten en de Al^{3+} -concentraties.

T.a.v. de 'wortellengte' geldt voor de oplossingen laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ -Fech, laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ - FeSO_4 en laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ -W dat er geen significante verschillen zijn tussen de gemiddelde opbrengsten van de soorten en die a.g.v. de verschillende Al^{3+} -concentraties.

Voor voedingsoplossing laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ - zonder Fe geldt dat voor de parameters 'worteldrooggewicht' en 'spruitdrooggewicht' de gemiddelde opbrengsten a.g.v. de soort en de verschillende Al^{3+} -concentraties statisties significant verschillen. Voor de backgroundsolution laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ - FeSO_4 blijkt dat er statisties significante verschillen zijn tussen de gemiddelde opbrengsten van beide soorten voor zowel 'wortel-' als 'spruitdrooggewicht'. Voor de gemiddelde opbrengsten a.g.v. verschillende Al^{3+} -concentraties blijkt dat alleen voor de parameter 'worteldrooggewicht' dit verschil significant is en niet voor het 'spruitdrooggewicht'.

T.a.v. voedingsoplossing hoog $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ geldt dat er voor het 'worteldrooggewicht' significante verschillen tussen de opbrengsten zijn, zowel a.g.v. soortverschillen en verschillende Al^{3+} -concentraties. Voor het 'spruitdrooggewicht' geldt precies het tegenovergestelde.

3.4 Betrouwbaarheid van parameter 'wortellengte' en 'worteldrooggewicht'.

Om te achterhalen welke parameter -'wortellengte' of 'worteldrooggewicht'-het meest betrouwbaar is voor de reactie van soorten op één of meerdere concentraties (zwaar)metaal is voor de voedingsoplossingen laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$, -Fechelaat, - FeSO_4 en -wisselbaden een regressie vergelijking berekend. Hierbij werd de log van de opbrengsten (in %) uitgezet tegen de log van de Al^{3+} -concentratie. Vervolgens is bij een betrouwbaarheidsinterval van 95% bepaald op welk interval de regressiekoëfficiënt ligt. Hoe groter het interval, des te onbetrouwbaarder is de waarde van β . (Zie fig.10) Het blijkt dat de parameter 'wortellengte' een meer betrouwbaar beeld geeft dan de parameter 'worteldrooggewicht'.

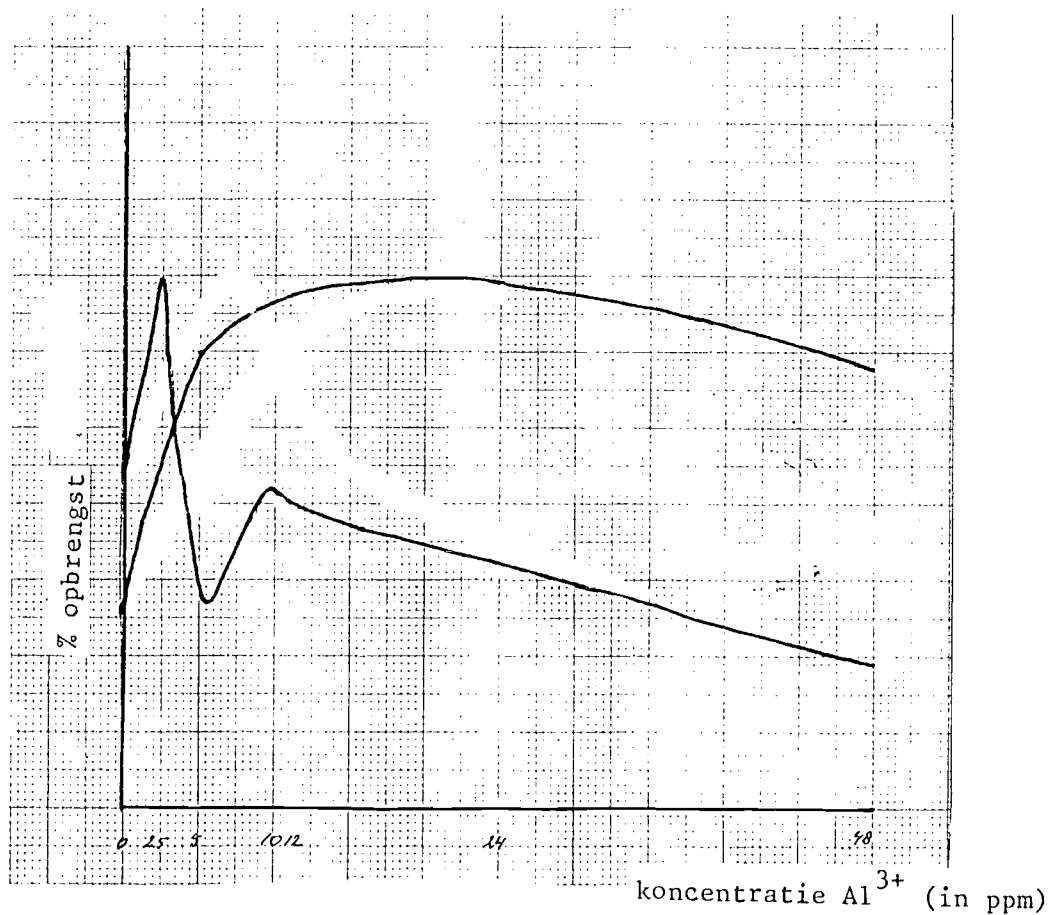
4. Konklusies en diskussie.

4.1 Konklusies.

Op basis van de verzamelde gegevens en de interpretatie daarvan kunnen een aantal konklusies getrokken worden:

Uit de grafieken waarin het %-groei uitgezet is tegen de Al^{3+} -koncentratie (zie fig. 1 t/m 8), kan een grafiek gekonstrueerd worden, waarin de groei van beide soorten o.i.v. een oplopende Al^{3+} -koncentratie beschreven wordt. Zie fig. 9.

Fig.9 : Opbrengst voor *A. montana* en *D. flexuosa* bij een oplopende konzentratie Al^{3+} .



De kurves geven slechts het verloop van de groei en niet de absolute waarden weer.

Uit deze grafiek blijkt dat:

1. *Deschampsia flexuosa* i.t.t. *Arnica montana* relatief ongevoelig is voor hoge Al^{3+} -concentraties.
2. Beide soorten in hun groei licht gestimuleerd worden door Al^{3+} . Het traject waarop dit plaatsvindt is voor *A. montana* (0-10 ppm) veel smaller dan voor *D. flexuosa* (0-24 ppm).

4.2 De variantie-analyse

Uit de variantie-analyse blijkt dat wanneer er per soort getoetst wordt er voor de parameters 'wortellengte' en 'worteldrooggewicht' en in een aantal gevallen ook voor het 'spruitdrooggewicht' statistisch significante verschillen zijn in de opbrengsten a.g.v. verschillende Al^{3+} -concentraties. Wanneer per voedingsoplossing getoetst wordt, blijkt dat voor de voedingsoplossing laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ - FeSO_4 en hoog $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ -als het gaat om het 'worteldrooggewicht'- er significante verschillen bestaan tussen de opbrengsten, zowel a.g.v. soortverschil als door verschil in de Al^{3+} -concentratie.

Op basis van de grafieken ontstaat eveneens het beeld dat de groei van beide soorten op voedingsoplossing hoog $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ beter is dan op laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$. Ook dit is middels een variantie-analyse getoetst. Wanneer per soort getoetst wordt, blijkt dat er voor *A. montana* wel en voor *D. flexuosa* geen significante verschillen zijn in opbrengsten a.g.v. verschil in voedingsoplossing. Dit voor *A. montana* significante verschil is gevonden voor de parameters 'wortellengte' en 'worteldrooggewicht'. Op basis van de variantie-analyse moet dus gekonkludeerd worden dat *A. montana* i.t.t. *D. flexuosa* significant beter groeit op voedingsoplossing hoog $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ dan op laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$.

Hieruit volgt dat een hoog Ca^{2+} en/of Mg^{2+} -nivo de toxische effecten van Al^{3+} voor *A. montana* vermindert en dat voor *D. flexuosa* de toxische effecten van Al^{3+} -voor zover al aanwezig- niet verminderen door een hoog nivo aan $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$.

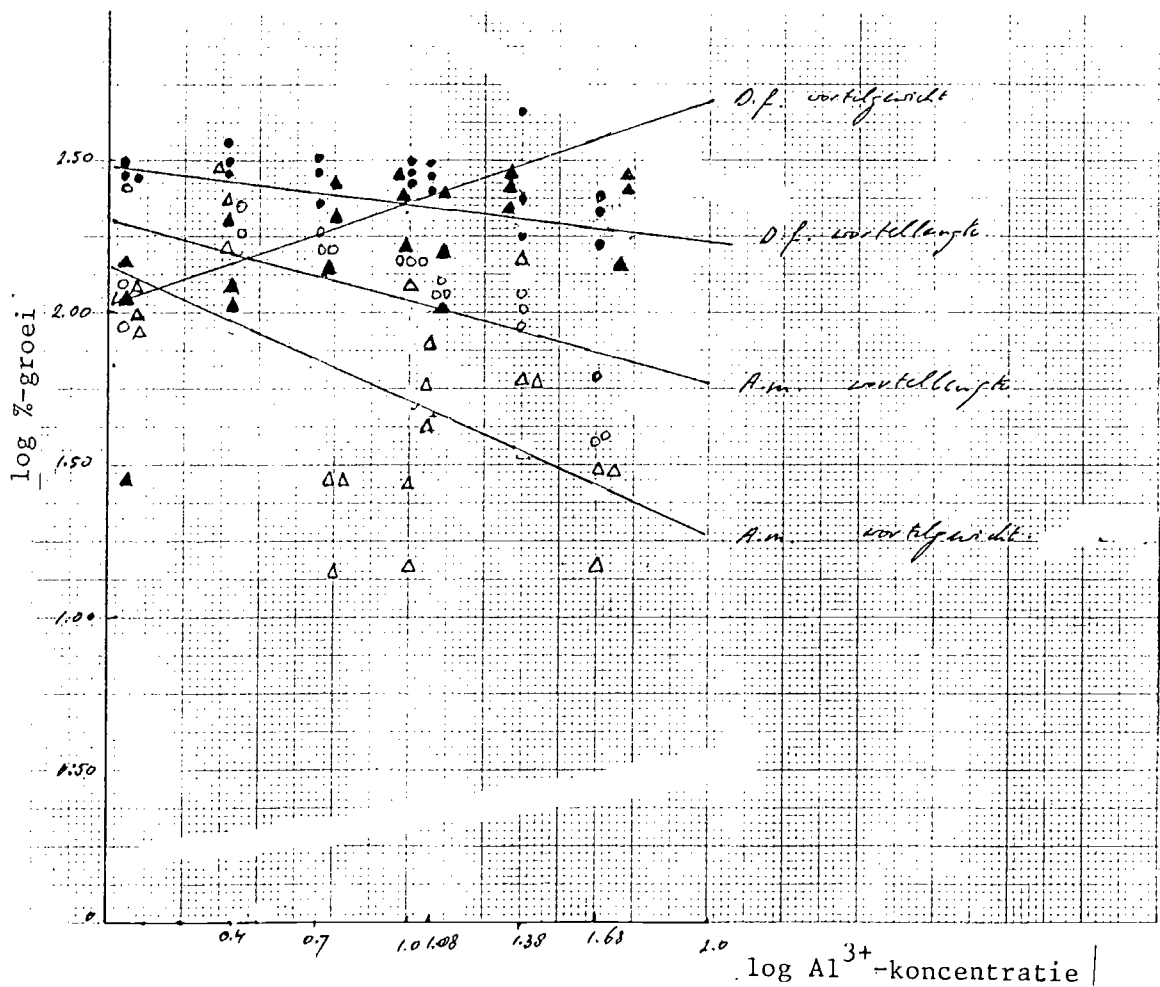
4.3 Grote variabiliteit

Het is allereerst de in de verzamelde gegevens aanwezige grote variabiliteit, die het trekken van eenduidige conclusies moeilijk maakt. Deze

grote variabiliteit wordt geïllustreerd in het onregelmatige verloop van de grafieken en in de berekende korrelatiecoëfficiënten (zie fig.10) en geldt m.n. voor A.montana. Als mogelijke oorzaken kunnen genoemd worden:

- variabiliteit in het beginmateriaal
- natuurlijke variabiliteit binnen de soort A.montana.

Fig. 10 Berekende regressievergelijkingen, korrelatiecoëfficiënten en betrouwbaarheidsintervallen van de regressiecoëfficiënt voor de voedingsoplossingen laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ -Fechelaat, FeSO_4 en wisselbaden.



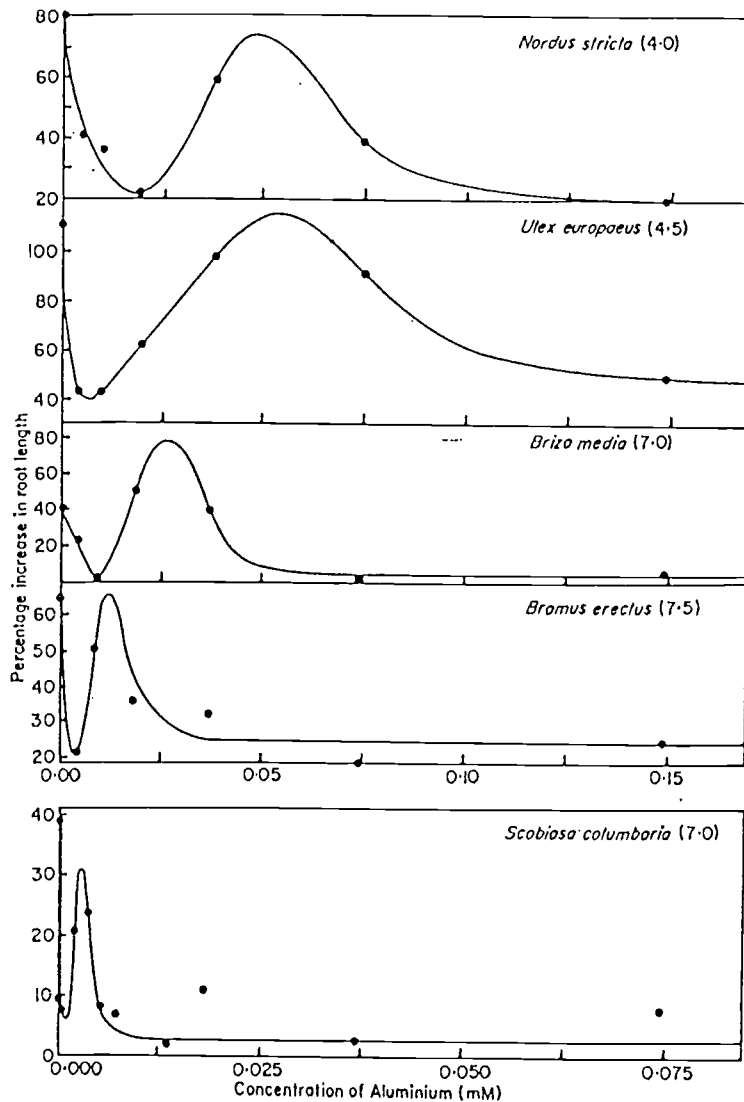
regressievergelijking	korrelatiecoëfficiënt	interval (P=0.95)
wortellengte		
○ A.montana $2.31 - 0.26x$	-0.33	-0.49 - 0.38
● D.flexuosa $2.49 - 0.08x$	-0.23	-0.46 - 0.42
wortelgewicht		
△ A.montana $2.14 - 0.43x$	-0.25	-1.99 - 1.31
▲ D.flexuosa $1.84 + 0.44x$	+0.30	-2.11 - 3.24

4.4 Samenstelling voedingsoplossing.

Bij de samenstelling van voedingsoplossingen moet rekening gehouden worden met de standplaats van de soort in het natuurlijk milieu. Bij heischrale graslandsoorten en hoogveensoorten moet gewerkt worden met (zeer) lage concentraties van de nutriënten.

Mogelijk is gedurende dit onderzoek gewerkt met te hoge $\frac{\text{Ca}^{2+}}{\text{Mg}^{2+}}$ -concentraties. Jeffries en Willis (1964) beschrijven invloed van Ca^{2+} op de 'spruitdrooggewicht'-opbrengst van enkele soorten. (zie fig. 11). Een soort als *Juncus squarrosus* vertoont bij 40 ppm Ca^{2+} geen groei meer.

Fig. 12: Response in root length to aluminium treatment of iron deficient root systems in seedlings of five species. (Grime & Hodgson, 1969).



Uit dit onderzoek blijkt echter dat *A. montana* significant beter groeit op een oplossing met hogere (60 ppm) dan met een lagere (3,8 ppm) Ca^{2+} -concentratie en dat *D. flexuosa* voor wat dit betreft indifferent is. M.a.w. de aangeboden concentratie Ca^{2+} heeft in dit onderzoek bij beide soorten geen groeibelemmeringen veroorzaakt. Dit spoort ook met de bevindingen van Rorison (1980), die vaststelde dat bij een pH van 4,2 en NO_3^- als N-bron geen groeiverschillen a.g.v. hoge Ca^{2+} -concentraties ontstonden.

Hoewel *D. flexuosa* en *A. montana* beide soorten zijn van zure bodems en N in bodems met pH lager dan 5 hoofdzakelijk als NH_4^+ voorkomt, is in dit experiment N als NO_3^- aangeboden.

Bekend is (Hackett, 1965) dat NO_3^- bij niet al te hoge concentraties (10 ppm) voor *D. flexuosa* een even goede N-bron is als NH_4^+ .

Rorison (1985) bevestigt dit beeld voor een deel. *D. flexuosa* groeit even goed, bij lage pH's, op zowel NO_3^- als NH_4^+ en is tolerant voor elke combinatie van N-bron en Al^{3+} , met uitzondering van de door hem gebruikte hoogste Al^{3+} -concentratie van 5.4 ppm.

Uit dit experiment, waar met veel hogere Al^{3+} -concentraties is gewerkt dan door Hackett (1965) en Rorison (1985), is niet af te leiden of de N-bron (NO_3^-) wezenlijke invloed heeft gehad op de groei van beide soorten.

Daarnaast speelt het probleem van de fosfaatgift. De fosfaatgift van 3.44 ppm is gebaseerd op de door Foy et al. (1978) gebruikte concentratie van 3 ppm P. Bij deze concentratie P ontstonden geen neerslagen van aluminiumfosfaat.

De fosfaatgift geeft in de proeven geen aanleiding tot fosfaatgebrek, m.u.v. bij *A. montana* bij concentraties van 48 ppm Al^{3+} (experimenten laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ met ijzer en hoog $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$).

Hoewel de fosfaatgift in vergelijking met andere voedingsoplossingen (Steiner, 1961) als laag te beschouwen is, speelt de fosfaatbelasting (concentratie x doorstroomtijd) mogelijk een rol: de concentratie is laag, maar de belasting mogelijk hoog.

Volgens Kinzel (1983) is het bij *A. montana* bij hoge Al^{3+} -concentraties optredende fosfaatgebrek te wijten aan het neerslaan van AlPO_4 op de wortels. Tijdens de experimenten trad inderdaad neerslagvorming op op de wortels bij zowel *D. flexuosa* als *A. montana*, hoewel dit bij *D. flexuosa* geen aanleiding gaf tot het ontstaan van fosfaatgebrek. Of de waargenomen neerslag op de wortels bestaat uit AlPO_4 is niet onderzocht.

Of de tijdens dit onderzoek gebruikte fosfaatgift voldoet aan de eisen van beide soorten is niet af te leiden uit dit onderzoek. Verdere experi-

menten met beide soorten zijn daarvoor nodig.

Uit Hackett (1965) blijkt dat de fysiologies optimale pH voor *D.flexuosa* ligt op de range van 5.5-6.0. Hackett (1965) vond eveneens evidentie voor het feit dat *D.flexuosa* - zelfs voor langere termijn experimenten - tolerant is voor lage pH's (pH = 3.2). De konstante pH van 3.6 tijdens dit onderzoek zal dus geen invloed gehad hebben op de groei van *D.flexuosa*. Of *A.montana* schade ondervindt van het tijdens de experimenten toegepaste lage pH-nivo, is onbekend. Zichtbare schade a.g.v. de lage pH in dit onderzoek is echter niet waargenomen. Mogelijk zijn beide soorten in staat de pH in hun wortelzone te verhogen (Foy, 1965). Hierdoor kan pH-schade voorkomen worden en neemt tegelijkertijd de oplosbaarheid van Al^{3+} af en daarmee de toxiciteit.

Duidelijk is dat beide soorten ijzerbehoefstig zijn. Uit laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ - zonder Fe blijkt duidelijk dat ijzerchlorose optreedt, wanneer geen ijzer wordt toegediend. Hoewel Hackett (1965) beweert dat *D.flexuosa* niet ijzergevoelig is - bij 0 ppm Fe^{3+} trad geen chlorose op - blijkt uit experimenten van Grime & Hodgson (1969) dat deze soort wel degelijk ijzerbehoefstig is. De 2.5 ppm $\text{Fe}^{2+}/\text{Fe}^{3+}$ die tijdens de experimenten laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ - met Fe en hoog $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ werd toegediend, blijkt voldoende te zijn om ijzergebrek bij beide soorten te voorkomen. Het niet chloroties worden van *D.flexuosa* bij 0 ppm Fe^{3+} (Hackett, 1965) kan wellicht verklaard worden door het gebruik van technische chemikaliën, terwijl tijdens dit onderzoek 'chemies zuivere' chemikaliën zijn gebruikt.

4.5 Stimulering door Al^{3+} .

Zoals uit de resultaten blijkt worden beide soorten in hun groei licht gestimuleerd door Al^{3+} , hoewel dit voor *A.montana* op een veel smaller traject plaatsvindt dan bij *D.flexuosa*. Vermoedelijk is het door Grime & Hodgson (1969) gepostuleerde mechanisme van niet-selektieve binding van Fe^{3+} en Al^{3+} werkzaam. Dit mechanisme werkt als volgt. Toevoeging van een kleine hoeveelheid Al^{3+} zorgt in geval van gebrek aan Fe^{3+} bij kalkmijdende soorten voor de vervanging van Fe^{3+} door Al^{3+} aan het bindingssysteem waardoor deze hoeveelheid Fe^{3+} beschikbaar komt voor het celmetabolisme, hetgeen resulteert in een vooruitgang van de groei. Toch is het onzeker of dit mechanisme tijdens deze experimenten heeft opgetreden. Vergelijking van de curves van Grime & Hodgson (1969)

(zie fig.12) met die van dit onderzoek leidt tot de volgende opmerkingen:

- 1) na het 0 ppm Al^{3+} -punt treedt voor beide soorten een toename in de groei op, terwijl bij Grime & Hodgson juist een daling in de groei plaatsvindt.
- 2) de door Grime & Hodgson gebruikte Al^{3+} -koncentraties (tot maximaal 6.75 ppm) zijn veel lager dan die in dit experiment.
- 3) het verloop van de grafieken in dit onderzoek is veel onregelmatiger dan in het onderzoek van Grime & Hodgson.

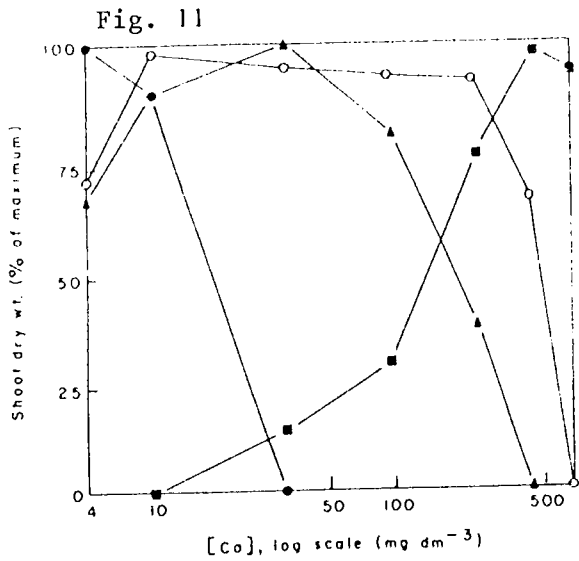
4.6 Vergelijking met andere soorten.

Vergelijken we het gedrag van beide soorten op de toegediende concentraties Al^{3+} met die van andere soorten en met bij andere experimenten toegediende hoeveelheden Al^{3+} (zie tabel 3) dan blijkt het volgende:

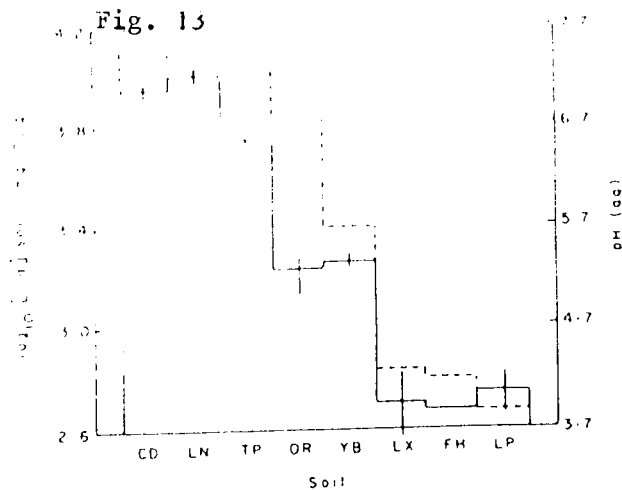
- 1) *D.flexuosa* is een voor Al^{3+} zeer tolerante soort. Alleen een soort als *Cranberry* lijkt resistenter c.q. meer tolerant te zijn.
- 2) *A.montana* is in vergelijking met andere soorten van heischrale graslanden als *Holcus mollis*, *Nardus stricta* en *Festuca ovina* niet zo gevoelig voor Al^{3+} -toxiciteit. In vergelijking met soorten als *Agrostis canina* en *A.tenuis* is *A.montana* (beduidend) gevoeliger voor Al^{3+} -toxiciteit.

Dat soorten als *Holcus mollis* en *Festuca ovina* volgens literatuuropgaven gevoeliger voor Al^{3+} zouden zijn dan *A.montana* wekt bevreemding tenminste als aangenomen wordt dat door zure regen geïnduceerde Al^{3+} -toxiciteit de oorzaak is van achteruitgang van heischrale graslandsoorten als *A.montana* en *Nardus stricta* (Van Dam, 1983). In dat geval zouden ook soorten als *Holcus mollis* en *Festuca ovina* sterk in algemeenheid moeten afnemen, hetgeen niet het geval is.

In het veld is er een duidelijke relatie tussen de pH en de hoeveelheid uitwisselbare Ca^{2+} /basenverzadiging (zie fig.13) (Rorison en Robinson, 1984). Heischrale graslanden komen voor op podsolbodems: bodems met een lage pH en een lage hoeveelheid uitwisselbare Ca^{2+} . Indien, zoals uit dit onderzoek blijkt voor *A.montana*, hoge Ca^{2+} concentraties de toxiese effecten van Al^{3+} verminderen, en 'zure regen' zorgt voor een verhoogde Al^{3+} -concentratie én een daling van de toch al lage hoeveelheid uitwisselbare Ca^{2+} , dan is dit gekombineerde proces mogelijk de oorzaak van de achteruitgang van *A.montana*.



Mean shoot dry weight production (as percentage of maximum) by four species after 28 weeks' growth in sand cultures supplied with different Ca concentrations (as CaCl_2). (●) *Juncea squarrosus*, (▲) *Nardus stricta*, (○) *Sieglmgia decumbens*, (■) *Origanum vulgare*, (after Jelleries & Willis, 1964).



Relationships between exchangeable Ca concentration and pH (water) in a number of soils in the Sheffield region. Continuous histograms: Ca concentration. Broken histograms: pH. Key to soils: CD, Coombsdale; LN, Lathkill North; TP, Tipton Garden; OR, Orgrave; YB, Yorkshire Bridge; LX, Loxley; FH, Fox House; LP, Lathkill Plateau (after McGrath, 1979).

4.7 Wortelstelsels + droogtetolerantie.

Wanneer de geometrie van het wortelstelsel van beide soorten beschouwd wordt, is het duidelijk dat *D.flexuosa* een veel uitgebreider en sterker vertakt wortelstelsel heeft dan *A.montana*. Tijdens dit onderzoek zijn 'worteldrooggewicht' en 'wortellengte' als parameters gebruikt. Het is de vraag of deze parameters geschikt zijn om de effecten van Al^{3+} -toxiciteit op de sterk verschillende wortelstelsels van beide soorten te interpreteren. Mogelijk is de parameter 'wortelvolume' een betere maat. Indien het wortelstelsel door Al^{3+} beschadigd wordt, gaat ook de droogtegevoeligheid een belangrijke rol spelen. Ondanks de ongeveer gelijke spruitwortelverhouding van beide soorten, oogt *D.flexuosa* als een geringere verdamer dan *A.montana*. Bij een beschadigd wortelstelsel komt de aanvoer van water naar de spruit in gevaar, hetgeen bij een sterke verdamer kan leiden tot droogteschade.

4.8 Vorm van Al^{3+} .

In dit onderzoek is Al^{3+} in ionogene vorm in oplossingen gebracht. In de bodem komt Al^{3+} vermoedelijk in gecheleerde vorm voor. In deze vorm (Barlett & Riego, 1972) is Al^{3+} niet toxies voor de plant. Vraag is dus of de tijdens het onderzoek gebruikte ionogene Al^{3+} -concentraties ook werkelijk in de bodem voorkomen. Gezien de lage basen-

uitwisselingscapaciteit van de humus-ijzerpodsolgronden waarop *A. montana* voorkomt, zou dit wel eens negatief beantwoord moeten kunnen worden. In dat geval moet betwijfeld worden of de toxiese effecten van Al^{3+} wel de werkelijke oorzaak zijn van de achteruitgang van *A. montana*.

4.9 Slot.

Uit het bovenstaande wordt duidelijk dat het moeilijk is de exakte oorzaak van de achteruitgang van *A. montana* te benoemen. Eveneens is het moeilijk aan te geven waarom *D. flexuosa* zoveel ongevoeliger is voor de toxiese effecten van Al^{3+} dan *A. montana*.

Naast verschil in directe schade aan het wortelstelsel, spelen morfologische, fysiologische en standplaatsfactoren vermoedelijk een belangrijke rol in de verklaring van het tijdens deze experimenten bij beide soorten waargenomen gedrag t.a.v. Al^{3+} -toxiciteit.

4.10 Suggesties voor vervolgonderzoek.

Wil men hardere uitspraken kunnen doen over de oorzaak/oorzaken van de achteruitgang van *A. montana*, dan is verder onderzoek beslist noodzakelijk. Dit onderzoek zou zich kunnen toespitsen op de volgende punten:

- 1) Onderzoek naar de standplaatsfactoren van *A. montana*: bodemkundig onderzoek, zowel naar kwantiteit als ook naar kwaliteit.
- 2) Onderzoek naar de kieming van *A. montana* o.i.v. verschillende Al^{3+} -concentraties. Hackett (1964) vond voor kiemplanten van *D. flexuosa* een zeer grote mate van tolerantie voor hoge Al^{3+} -concentraties (25 ppm). Mogelijk is de invloed van Al^{3+} -toxiciteit in het kiemstadium van *A. montana* van doorslaggevend belang.
- 3) Onderzoek naar het belang van verschillende nutriënten zoals fosfaat, Ca^{2+} , Mg^{2+} en het effect van lage pH's op *A. montana*.
- 4) Onderzoek naar het effect van hoge Mn^{2+} -concentraties.
- 5) Onderzoek naar de effecten van Al^{3+} met andere voedingsoplossingen (1, 3 en 4), zoals omschreven in 2.1.
- 6) Onderzoek naar additieve werking van Mn^{2+} of fenolen bij verschillende voedingsoplossingen.
- 7) Fysiologisch onderzoek naar bijv. droogtegevoeligheid en transport en ophoping van Al^{3+} in de planten.
- 8) Vergelijking van de effecten van Al^{3+} op het wortelvolumen van *A. montana* en *D. flexuosa* om zo een betere 'ekologische maat' te krijgen voor de effecten van Al^{3+} op wortelstelsels.

Literatuur

Andrew CS, Johnson AD, Sandland RL (1973) Effect of aluminium on the growth and chemical composition of some tropical and temperate pasture legumes. Aust J Agric Res 24:325-339.

Antonovics J. et.al. (1967) The evolution of adaption to nutritional factors in populations of herbage plants, Isotopes in plantnutrition and physiology, International Atomic Agency, Vienna.

Barlett, RJ & DC Riego (1972) Effects of chelation on the toxicity of aluminium, Plant and soil 37: 419-423.

Bulow-Olsen, A (1980) Nutrient cycling in grassland dominated by *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. and grazed by nursing cows, Agro-Ecosystems 6: 209-220.

Böhm-Tüchy, E (1960) Plasmalemma und Aluminiumsalz-Wirkung. Protoplasma 52: 108-142.

Mc Cain & MS Davies (1983) The effect of background solutions on the root responses to aluminium in *Holcus lanatus*, Plant and soil 73: 425-430.

Clarkson DT (1966) Aluminium tolerance in species within the genus *Agrostis*. J Ecol 54: 167-178.

Clarkson DT, Sanderson J (1971) Inhibition of the uptake and longdistance transport of calcium by aluminium and other polyvalent cations. J Exp Bot 22: 837-851.

Van Dam, D (1983) Invloed van luchtverontreiniging op de nederlandse flora en de verzuring van de bodem, RIN-rapport 83/11, Leersum.

Foy CD (1974) Effects of aluminium on plantgrowth. In: The plantroot and its environment (ed. EW Carson) University Press of Virginia, Charlottesville.

Grime JP & JG Hodgson (1969) An investigation of the ecological significance of lime-chlorosis by means of large scale comparative experiments. In: Ecological aspects of the mineral nutrition of plants (ed. IH Rorison) pag. 67-99; Blackwell, Oxford/Edinburgh.

Hackett C (1964) Ecological aspects of the nutrition of *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. I The effect of aluminium, maganese and pH on germination. Journal of ecology 52: 159-167.

Hackett C (1965) Ecological aspects of the nutrition of *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. II The effects of Al, Ca, Fe, K, Mn, N, P and pH on the growth of seedlings and established plants. J Ecol 53: 315-333.

Huck MG (1972) Impairment of sucrose utilization for ceel wall formation in het roots of aluminium-damaged cotton seedlings. Plant Cell Physiol 13: 7-14.

Kinzel H (1982) Die calciolen und calcifugen, basiphilen und acidophilen Pflanzen. In Kinzel H (ed) Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. Ulmer, Stuttgart.

Kinzel H (1983) Influence of limestone, silicates and soil pH on vegetation, In: OL Lange, PS Nobel (eds. C Bosmond & H Ziegler) Physiological Plant Ecology III, pag. 201-244, Encyclopedia of Plant Physiology, New Series 12C; Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

Matsumoto H, Morimura S, Takahashi E (1977) Less involvement of pectin in the precipitation of aluminium in pea root. *Plant Cell Physiol* 18: 325-335.

Moore DP (1974) Physiological effects of pH on roots, In: The plantroot and its environment (ed. EW Carson) University Press of Virginia, Charlottesville.

Morimura S, Matsumoto H (1978) Effect of aluminium on some properties and template activity of purified pea DNA. *Plant Cell Physiol* 19: 429-436.

De Neeling AJ (1982) Adaption of plants from clearings to acid and alkaline soil, proefschrift Amsterdam.

Olsen C (1938) Growth of *Deschampsia flexuosa* in culture solutions (water culture experiments) and in soils with different pH values. *Compt Rend Trav Lab Carlsberg Sér Chim* 22: 405-411.

Pegtel DM (1983) Indirekte gevolgen van zure regen op de minerale voeding en groei van het Borstelgrasverbond, 8. Kweek op voedingsoplossingen.

Rhue RD & Grogan (1977) Screening corn for Al tolerance using different Ca and Mg concentrations, *Agr. Journal* 69: 755-760.

Richards FJ & Rees AR (1962) Effects of phosphate on the growth of barley under conditions of potassium deficiency. *Indian J. Pl. Physiol* 5, 33-52.

Rorison IH (1965) The effect of aluminium on the uptake and incorporation of phosphate by excised sainfoin roots. *New Phytol* 64: 23-27.

Rorison IH (1969) Ecological inferences from laboratory experiments on mineral nutrition. In: Rorison IH (Ed.) Ecological aspects of the mineral nutrition of plants. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh, p 155-175.

Rorison IH (1973) The effect of extreme soil acidity on the nutrient uptake and physiology of plants. In: Dost H (ed) Acid sulphate soil. Proc Int Symp on Acid Sulphate Soils, Publ 18, vol.1. Int Inst Land Reclam Improvem, Wageningen.

Rorison IH (1980) The effects of soil acidity on nutrient availability and plant response. In: Hutchinson TC, Havas M (ed) Effects of acid precipitation on terrestrial ecosystems. Plenum Publishing Corporation, p 283-304.

Rorison IH (1985) Nitrogen source and the tolerance of *Deschampsia flexuosa*, *Holcus lanatus* and *Bromus erectus* tot aluminium during seedling growth, *Journal of ecology* 73: 83-90.

Rorison IH & D Robinson (1984): Calcium as environmental variable. *Plant Cell and environment* 1984 (7): 381-390.

Sampson M, Clarkson DT, Davies DD (1965) DNA Synthesis in aluminium treated roots of barley, *Science* 148: 1476-1477.

Sparling M (1967) The occurrence of *Schoenus nigricans* L. in blanket bogs
II. Experiments on the growth of *Schoenus nigricans* L. under controlled
conditions. *Journal of Ecology* 55: 15-31.

Wallace A (1962) A decade of synthetic chelating agents in inorganic
plant nutrition. Los Angeles.

Vervolg bijlage 1.

geelkleuring blad	0	+	•	x	□	△	○
	2,5	+	+				
	5	+	+				
	10	+	+				
	12	+	+				
	24	+	+	+			
	48	+	+	+	+		

Bijlage 2

1. Variantieanalyse per soort: tussen de voedingsoplossingen en de Al^{3+} -concentraties.

Arnica : % groei wortellengte en voedingsoplossingen

ITEM	KWADR. SOM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	11907,000	1	11907,000
FACT. II	50808,000	5	5161,200
RESIDU	1092,000	5	379,400
TOTAAL	44605,000	11	

laag Ca^{2+}/Mg^{2+} - zonder Fe,
 laag Ca^{2+}/Mg^{2+} - $FeSO_4$ en
 hoog Ca^{2+}/Mg^{2+} .

FACT. I TEGEN RES. : F (1; 5) = 31,47 *** TEST: P<0,01 ***
 FACT. II TEGEN RES. : F (5; 5) = 16,28 *** TEST: P<0,01 ***

Deschampsia : % groei wortellengte, voedingsoplossingen idem.

ITEM	KWADR. SOM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	1045,333	1	1045,333
FACT. II	103984,667	5	26796,933
RESIDU	5204,667	5	1040,933
TOTAAL	140234,667	11	

FACT. I TEGEN RES. : F (1; 5) = 1,00 *** TEST: N.SIGN.***
 FACT. II TEGEN RES. : F (5; 5) = 25,74 *** TEST: P<0,01 ***

Arnica : % groei worteldrooggewicht, voedingsoplossingen idem.

ITEM	KWADR. SOM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	27184,111	2	13592,056
FACT. II	528526,444	5	105705,289
RESIDU	42332,556	10	4233,256
TOTAAL	596043,111	17	

FACT. I TEGEN RES. : F (2;10) = 3,21 *** TEST: P<0,10 ***
 FACT. II TEGEN RES. : F (5;10) = 24,57 *** TEST: P<0,01 ***

Deschampsia : % groei worteldrooggewicht, voedingsoplossingen idem.

ITEM	KWADR.SOM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT.I	471784.778	2	235892.389
FACT.II	112725269.111	5	22545053.822
RESIDU	1288648.556	10	128864.856
TOTAAL	114485702.444	17	

FACT.I TEGEN RES. : F(2;10) = 1.83 *** TEST: N.SIGN.***
 FACT.II TEGEN RES.: F(5;10) =174.95 *** TEST: P<0.01 ***

Arnica : % groei spruitdrooggewicht, voedingsoplossingen idem.

ITEM	KWADR.SOM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT.I	127531.000	2	63765.500
FACT.II	40053822.000	5	8010764.400
RESIDU	447731.000	10	44773.100
TOTAAL	40629084.000	17	

FACT.I TEGEN RES. : F(2;10) = 1.42 *** TEST: N.SIGN.***
 FACT.II TEGEN RES.: F(5;10) =178.92 *** TEST: P<0.01 ***

Deschampsia : % groei spruitdrooggewicht, voedingsoplossingen idem.

ITEM	KWADR.SOM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT.I	62501.778	2	31250.889
FACT.II	35661574.278	5	7132314.856
RESIDU	191458.889	10	19145.889
TOTAAL	35915534.944	17	

FACT.I TEGEN RES. : F(2;10) = 1.63 *** TEST: N.SIGN.***
 FACT.II TEGEN RES.: F(5;10) =372.52 *** TEST: P<0.01 ***

Arnica : spruit-wortelverhouding, voedingsoplossingen idem.

ITEM	KWADR.SOM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	154.323	2	77.162
FACT. II	476.505	5	95.301
RESIDU	779.197	10	77.920
TOTAAL	1410.025	17	

FACT. I TEGEN RES. : F(2;10) = 0.99 *** TEST: N.SIGN.***
 FACT. II TEGEN RES.: F(5;10) = 1.22 *** TEST: N.SIGN.***

Deschampsia : spruit-wortelverhouding, voedingsoplossingen idem.

ITEM	KWADR. SUM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	0.807	2	0.404
FACT. II	1.192	5	0.238
RESIDU	2.063	10	0.206
TOTAAL	4.062	17	

FACT. I TEGEN RES. : F (2; 10) = 1.41 *** TEST: N.SIGN.***

FACT. II TEGEN RES.: F (5; 10) = 0.93 *** TEST: N.SIGN.***

Arnica : % groei wortelgewicht, voedingsoplossingen laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+} - \text{FeSO}_4$
en hoog $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$.

ITEM	KWADR. SUM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	13068.000	1	13068.000
FACT. II	50725142.667	5	10145028.533
RESIDU	1337532.000	5	267506.400
TOTAAL	52075742.667	11	

FACT. I TEGEN RES. : F (1; 5) = 0.05 *** TEST: N.SIGN.***

FACT. II TEGEN RES.: F (5; 5) = 37.92 *** TEST: P<0.01 ***

Deschampsia : % groei wortelgewicht, voedingsoplossingen idem.

ITEM	KWADR. SUM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	88236.750	1	88236.750
FACT. II	31290023.417	5	6258004.683
RESIDU	369772.750	5	73954.550
TOTAAL	31748032.917	11	

FACT. I TEGEN RES. : F (1; 5) = 1.19 *** TEST: N.SIGN.***

FACT. II TEGEN RES.: F (5; 5) = 84.62 *** TEST: P<0.01 ***

Arnica : % groei spruitgewicht, voedingsoplossingen idem.

ITEM	KWADR. SUM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	62208.000	1	62208.000
FACT. II	98206786.667	5	19641357.333
RESIDU	1433119.000	5	286623.800
TOTAAL	99702113.667	11	

FACT. I TEGEN RES. : F (1; 5) = 0.22 *** TEST: N.SIGN.***

FACT. II TEGEN RES.: F (5; 5) = 68.53 *** TEST: P<0.01 ***

Deschampsia : % groei spuitgewicht, voedingsoplossingen idem.

ITEM	KWADR.SOM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	4680.750	1	4680.750
FACT. II	27304401.417	5	5460880.283
RESIDU	148714.750	5	29742.950
TOTAAL	27457796.917	11	

FACT. I TEGEN RES. : F(1; 5) = 0.16 *** TEST: N.SIGN.***
 FACT. II TEGEN RES. : F(5; 5) = 183.60 *** TEST: P<0.01 ***

2. Variantieanalyse per voedingsoplossing: tussen de soorten en de Al³⁺-concentraties.

Voedingsoplossing laag Ca²⁺/Mg²⁺-Fechelaat % groei wortellengte,
 Arnica en Deschampsia.

ITEM	KWADR.SOM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	1408.333	1	1408.333
FACT. II	8007.667	5	1601.533
RESIDU	5145.667	5	1029.133
TOTAAL	14561.667	11	

FACT. I TEGEN RES. : F(1; 5) = 1.37 *** TEST: N.SIGN.***
 FACT. II TEGEN RES. : F(5; 5) = 1.56 *** TEST: N.SIGN.***

Voedingsoplossing laag Ca²⁺/Mg²⁺-FeSO₄ % groei wortellengte,
 Arnica en Deschampsia.

ITEM	KWADR.SOM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	833.333	1	833.333
FACT. II	4683.667	5	936.733
RESIDU	4602.667	5	920.533
TOTAAL	10119.667	11	

FACT. I TEGEN RES. : F(1; 5) = 0.91 *** TEST: N.SIGN.***
 FACT. II TEGEN RES. : F(5; 5) = 1.02 *** TEST: N.SIGN.***

Voedingsoplossing laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ - W,% groei wortellengte,
Arnica en Deschampsia.

ITEM	KWADR. SOM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	290.083	1	290.083
FACT. II	2300.750	5	460.150
RESIDU	6161.417	5	1232.283
TOTAAL	8752.250	11	

FACT. I TEGEN RES. : $F(1; 5) = 0.24$ *** TEST: N.SIGN.***
FACT. II TEGEN RES. : $F(5; 5) = 0.37$ *** TEST: N.SIGN.***

Voedingsoplossing laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ - zonder Fe, % groei worteldrooggewicht,
Arnica en Deschampsia.

ITEM	KWADR. SOM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	211470.750	1	211470.750
FACT. II	1508381.750	5	301676.350
RESIDU	69655.750	5	13931.150
TOTAAL	1789508.250	11	

FACT. I TEGEN RES. : $F(1; 5) = 15.13$ *** TEST: $P < 0.05$ ***
FACT. II TEGEN RES. : $F(5; 5) = 21.65$ *** TEST: $P < 0.01$ ***

Voedingsoplossing laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ - Fech, % groei wortelgewicht,
Arnica en Deschampsia.

ITEM	KWADR. SOM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	52.083	1	52.083
FACT. II	85131.417	5	17026.283
RESIDU	43829.417	5	8765.883
TOTAAL	129012.917	11	

FACT. I TEGEN RES. : $F(1; 5) = 0.01$ *** TEST: N.SIGN.***
FACT. II TEGEN RES. : $F(5; 5) = 1.94$ *** TEST: N.SIGN.***

Voedingsoplossing laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+} - \text{FeSO}_4$, % groei wortelgewicht,
Arnica en Deschampsia.

ITEM	KWADR. SOM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	13736.333	1	13736.333
FACT. II	61744.667	5	12348.933
RESIDU	14370.667	5	2874.133
TOTAAL	89851.667	11	

FACT. I TEGEN RES. : $F(1; 5) = 4.78$ *** TEST: $P < 0.10$ ***
FACT. II TEGEN RES. : $F(5; 5) = 4.30$ *** TEST: $P < 0.10$ ***

Voedingsoplossing laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+} - \text{W}$, % groei worteldrooggewicht,
Arnica en Deschampsia.

ITEM	KWADR. SOM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	520.083	1	520.083
FACT. II	42150.417	5	8430.083
RESIDU	22680.417	5	4536.083
TOTAAL	65350.917	11	

FACT. I TEGEN RES. : $F(1; 5) = 0.11$ *** TEST: N.SIGN.***
FACT. II TEGEN RES. : $F(5; 5) = 1.86$ *** TEST: N.SIGN.***

Voedingsoplossing hoog $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$, % groei worteldrooggewicht,
Arnica en Deschampsia.

ITEM	KWADR. SOM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	12160.333	1	12160.333
FACT. II	63104.667	5	12620.933
RESIDU	2206.667	5	441.333
TOTAAL	77471.667	11	

FACT. I TEGEN RES. : $F(1; 5) = 27.55$ *** TEST: $P < 0.01$ ***
FACT. II TEGEN RES. : $F(5; 5) = 28.60$ *** TEST: $P < 0.01$ ***

Voedingsoplossing laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ - zonder Fe, % groei spruitdrooggewicht, Arnica en Deschampsia.

ITEM	KWADR.SOM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	7520.333	1	7520.333
FACT. II	55704.667	5	11140.933
RESIDU	6444.667	5	1288.933
TOTAAL	71669.667	11	

FACT. I TEGEN RES. : F(1; 5) = 7.39 *** TEST: P<0.05 ***
 FACT. II TEGEN RES. : F(5; 5) = 8.64 *** TEST: P<0.05 ***

Voedingsoplossing laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ - Fech, % groei spruitdrooggewicht, Arnica en Deschampsia.

ITEM	KWADR.SOM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	6210.750	1	6210.750
FACT. II	42095.417	5	8419.083
RESIDU	28056.750	5	5611.350
TOTAAL	76362.917	11	

FACT. I TEGEN RES. : F(1; 5) = 1.11 *** TEST: N.SIGN.***
 FACT. II TEGEN RES. : F(5; 5) = 1.50 *** TEST: N.SIGN.***

Voedingsoplossing laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ - FeSO_4 , % groei spruitdrooggewicht, Arnica en Deschampsia.

ITEM	KWADR.SOM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	139105.333	1	139105.333
FACT. II	14098.000	5	2819.600
RESIDU	43323.667	5	8664.733
TOTAAL	196527.000	11	

FACT. I TEGEN RES. : F(1; 5) = 16.05 *** TEST: P<0.05 ***
 FACT. II TEGEN RES. : F(5; 5) = 0.33 *** TEST: N.SIGN.***

Voedingsoplossing laag $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ - W, % groei spruitdrooggewicht,
Arnica en Deschampsia.

ITEM	KWADR. SOM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	341.333	1	341.333
FACT. II	59906.667	5	11981.333
RESIDU	51713.667	5	10342.733
TOTAAL	111961.667	11	

FACT. I TEGEN RES. : $F(1; 5) = 0.05$ *** TEST: N. SIGN. ***
FACT. II TEGEN RES. : $F(5; 5) = 1.16$ *** TEST: N. SIGN. ***

Voedingsoplossing hoog $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$, % groei spruitdrooggewicht,
Arnica en Deschampsia.

ITEM	KWADR. SOM	D.O.F.	VARIANTIE
FACT. I	12416.333	1	12416.333
FACT. II	285225.667	5	57045.133
RESIDU	437840.667	5	87568.133
TOTAAL	735482.667	11	

FACT. I TEGEN RES. : $F(1; 5) = 0.14$ *** TEST: N. SIGN. ***
FACT. II TEGEN RES. : $F(5; 5) = 0.65$ *** TEST: N. SIGN. ***