

SEIZOENFLUCTUATIES IN MINERALE NUTRIENTENGEHALTES
IN PLANTEN

Doctoreescriptie van A. Janda

Begeleider: D. H. Vogtel

augustus 1983

Biologisch Centrum Haren (Gr)

Seizoensfluctuaties in minerale nutriëntengehaltes in planten.

Minerale nutriëntengehaltes in planten zijn in de tijd niet constant. De minerale compositie van plantenweefsel is dynamisch omdat het onderhevig is aan fysisch-chemische veranderingen als gevolg van groeiprocessen (7), waardoor het bij het beschouwen van minerale nutriëntengehaltes van planten of plantendelen belangrijk is, wat hiervan de fysiologische leeftijd is (2, 7). Door velen wordt dan ook voor analyse van plantenmateriaal juist ontvouwde bladeren genomen, omdat deze eenzelfde fysiologische leeftijd bezitten en daardoor onderlinge vergelijking betrouwbaarder maken (2). Deze betrouwbaarheid gaat echter niet altijd op, zoals aangetoond bij onderzoek op twee variëteiten van de akkermelkdistel: beide zeer verschillende types hadden een gelijkwaardig mineralengehalte in de bladeren en een zeer verschillend gehalte in de wortels (15).

TRENDS IN LEAF OR FRUIT CONCENTRATIONS OF MINERALS IN RELATION TO AGE OF TISSUE OF VARIOUS PLANTS

Plant	Decrease with age	Increase with age
Apple	N, P, K	Ca, Mg
Blueberry	P	Ca, Mg
Citrus	N, P, K, Cu, Zn	Ca, Mg, Mn, Fe, Al, B
Citrus (fruit)	N, P, K, Mg	Ca
Fig	N, P, K	Ca, Mg
Peach	N, P, K, Cu, Zn	Ca, Mg, Mn, Fe, Al, B
Pine	K	Ca
Vegetables	N, P, K	Ca

Als illustratie van de variatie in minerale nutriëntengehaltes met betrekking tot fysiologische leeftijd is afbeelding 1 gegeven (7).

Afbeelding 1

De relatie tussen groei en nutriëntconcentratie in de plant is complex en afhankelijk van vele wisselwerkende factoren, zoals

- (a) omstandigheden van nutriëntenvoorziening
- (b) snelheid van nutriëntabsorptie
- (c) distributie van nutriënten naar de juiste organen
- (d) graad van mobiliteit van nutriënten in de plant (8).

ad (a): Nutriëntengehaltes in de bodem kunnen aanzienlijk variëren zowel in tijd als in ruimte, waardoor het nutriëntenaanbod aan de plant zeer variabel kan zijn (1, 12, 18). Daarnaast wordt de beschikbaarheid van de aanwezig bodemnutriënten sterk beïnvloed door diverse milieufactoren als pH, vochtgehalte, temperatuur, etc. (2, 14, 20).

ad (b),(c): Met name onder stress omstandigheden kan de behoefte van de plant aan bepaalde nutriënten snel en sterk variëren, waardoor snelheid van absorptie en distributie een belangrijke invloed kunnen hebben (11, 12).

Een hoog vochtgehalte van de bodem bijvoorbeeld heeft in het algemeen een verhoogde N-opname en een verlaagde P- en K-opname tot gevolg, terwijl bij selderij aangetoond is, dat de gehalten Ca, Mg en Mn toenemen en de gehalten P, B en Mo afnemen (2).

ad (d): Onder normale omstandigheden maar vooral bij stress omstandigheden vindt translocatie van ionen in de plant plaats (14). Mineralenverplaatsing in de plant is een verschijnsel, dat beïnvloed wordt door vele factoren, zoals temperatuur, watervoorziening, daglengte en groeistadia. Deze factoren zijn niet los van elkaar te zien, omdat ze elkaar beïnvloeden en in combinatie met elkaar optreden. De meeste factoren hebben een seizoensgebonden invloed; hoge temperaturen en watertekorten komen bijvoorbeeld voornamelijk 's zomers voor, bloei in voorjaar en zomer, korte dagen en lage temperaturen 's winters, etc.

Om een globaal beeld over mineralenverplaatsing in planten te geven kan dus het gemiddelde seizoensbeeld gevolgd worden. Een algemene gang van zaken in een seizoen is de volgende: het nutriëntengehalte van het bodemvocht varieert, en daardoor de absorptie. In natuurlijke situaties is er veelal een verhoging in de lente en in sommige gebieden ook in herfst en winter (in verband met afbraak van verse humus). Meerjarige planten reageren op deze fluctuaties door opslag van mineralen en koolwaterstoffen in niet-fotosynthetiserende weefsels. Hun snelle groei in de lente wordt meer gesteund door uit 'pools' herverdeelde nutriënten dan door nieuw opgenomene. De lente-toename van bladnutriënten gaat samen met vermindering hiervan in stengels en wortels. In deze laatste worden de pools weer aangevuld tijdens de zomer vanuit de bodem en tijdens de herfst vanuit afstervende bladeren (11, 22). De eigenschap van groeiende organen om nutriënten te accumuleren ten koste van niet groeiende organen is een bekend verschijnsel. Dit is noodzakelijk, omdat de aanvoer via het xyleem niet voldoende is, vanwege de steeds lager wordende concentratie nutriënten naar boven toe in de plant door onttrekking van voedingsstoffen door onderliggende bladeren. Via het floëemstelsel krijgen groeiende organen extra aanvoer vanuit andere plantendelen (23). Het gemak waarmee de diverse mineralen geredistribueerd worden is variabel (14):

- . Ca en in mindere mate Mg zijn niet richting wortels te vervoeren.
- . K en Na zijn gemakkelijk beide kanten uit te vervoeren (= via xyleem en floëem).
- . N, P en S zijn goed beweeglijk, basipetaal hoofdzakelijk als organische verbindingen (7, 8, 23, 24).

Zo komen Bukovac en Wittmer tot het volgende staatje:

<u>goed beweeglijk</u>	<u>matig beweeglijk</u>	<u>slecht beweeglijk</u>
Pb	Zn	Ca
Na	Cu	Sr (= aardalkali- metalen)
K	Mn	Ba
P	Fe	Mg
S	Mo	
Cl		

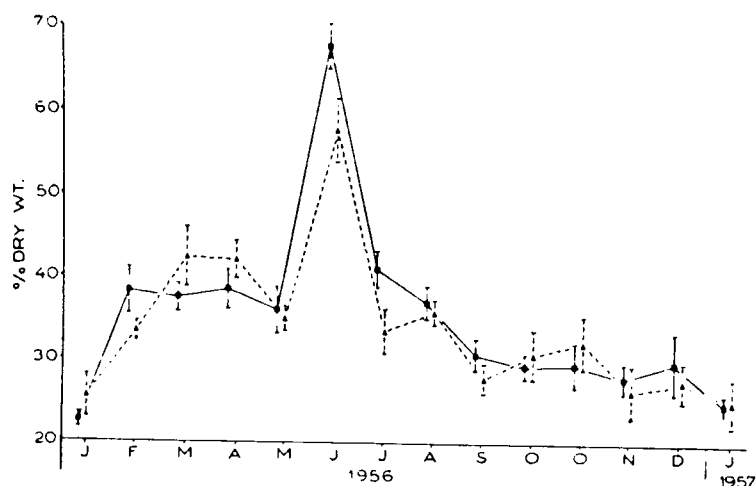
(15)

Het milieu van een plant kan dus dagelijks, seizoensgebonden, horizontaal en verticaal variëren. De mate waarin deze variaties plaatsvinden is onder andere afhankelijk van het vegetatietype. De mate van fluctuatie in het fysische milieu, en daardoor veelal ook in de plant zelf, is afhankelijk van de hoeveelheid energie die het bodemoppervlak bereikt. Maximumfluctuaties in temperatuur, bodemvochtigheid, etc. variëren daarom het sterkst bij open habitats (13). Om een indruk te geven van de mate waarin fluctuaties in de plant plaatsvinden in diverse habitats volgt een bespreking van planten uit diverse vegetatietypen, te weten grassen en kruiden, heide, heesters en bomen.

Grassen en kruiden.

Bij de behandeling van deze twee groepen planten zal onderscheid gemaakt worden tussen het voorkomen van deze planten in graslanden en als grondvegetatie in bossen.

Uit analyses van de grondvegetaties in twee loofbossen in een gematigd klimaat (1, 10) zijn zeer duidelijke fluctuaties waargenomen in mineralengehalte van Na, N en P, en van het percentage drooggewicht van het versgewicht (respectievelijk afbeelding 3 en afbeelding 2). Opvallend is de grote stijging van het percentage drooggewicht ten opzichte van het versgewicht in de maand juni,



Afbeelding 3. % drooggewicht ten opzichte van versgewicht van twee loofbosvegetaties (voornamelijk grassen).

een fluctuatie die de gehalten N en P vrijwel onberoerd laat, doch het gehalte aan Na overeenkomstig beïnvloed; de daling van het vochtgehalte van de plant lijkt een stijging van het Na-gehalte met zich mee te brengen.

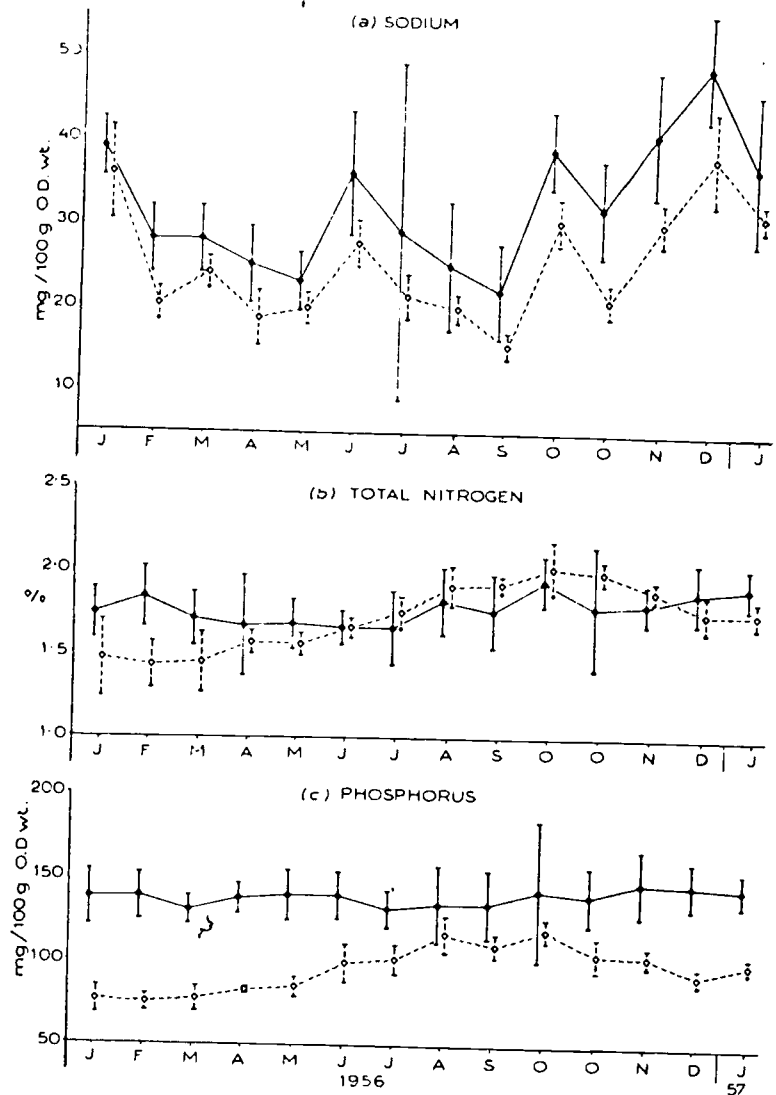
Verder is er stijging van het Na-gehalte in herfst en winter waargenomen. Deze gehaltestijging kan verklaard worden door het meevoeren van natrium door regen, met name als het via boomvegetatie de grond bereikt (1).

Bij meerjarige kruiden in een loofbosvegetatie werd veelal een hoger N-gehalte in de spruit gevonden dan in de wortels. Bij sommige planten waren deze echter ongeveer even hoog, hetgeen duidt op een opslag onder de grond, welke door herverdeling in bepaalde jaargetijden een tekort elders op kan vangen (10).

Meerjarige kruiden in een graslandvegetatie vertonen een overeenkomstig beeld voor de gehalten N, P en K: meestal zijn de gehalten van deze mineralen hoger in de spruit dan in de wortel.

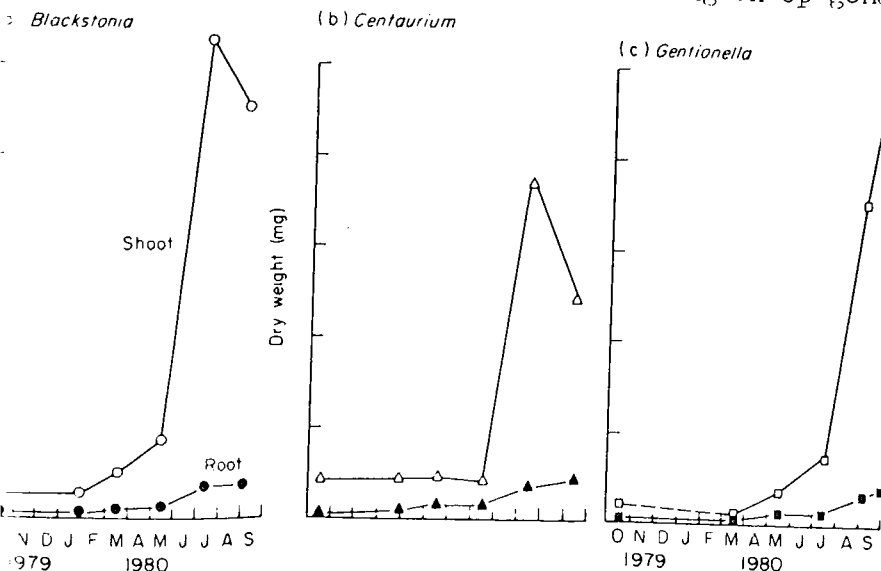
De vertoonde fluctuaties in de spruit kwamen overeen met ontwikkelingsfasen als vegetatieve groei,

bloei en vruchtzetting. Aan het eind van het seizoen kwamen de meeste nutriënten weer in de bodem terecht (3). Bij tweejarigen in een graslandvegetatie lag dit beeld heel anders: drie leden van de Gentianaceae werden onderzocht op spruit- en wortelontwikkeling en op gehalten aan N, P en K.



The contents of sodium, total nitrogen and phosphorus of the ground vegetation (◆) and litter (◻) at Roudsea.

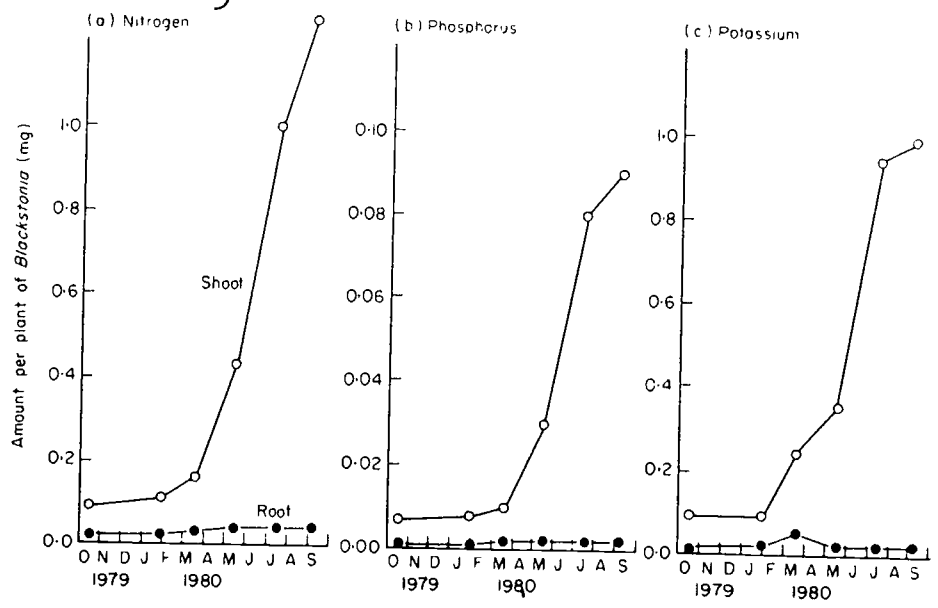
Afbeelding 2



De veranderingen in drooggewicht gedurende de ontwikkeling van de drie tweejarigen is gegeven in afbeelding 4

←
Wat betreft dit verloop is er zeer weinig groei van de kiemplantjes in het eerste jaar, gepaard gaande met een

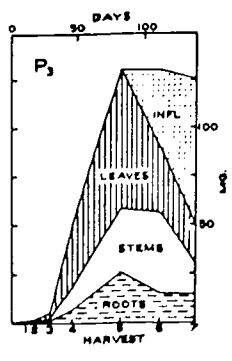
laag gehalte aan N, P en K. Pas in het tweede jaar vindt sterke groei en verhoogde opname plaats, met name in de maanden van de bloemzetting. De gehalten N, P en K nemen in de spruit sterk toe, terwijl die van de wortels ongeveer gelijk blijven. De gehalten N, P en K tijdens het overwinteren bij tweejarigen zijn ongeveer even hoog als die van jonge bladeren van meer-



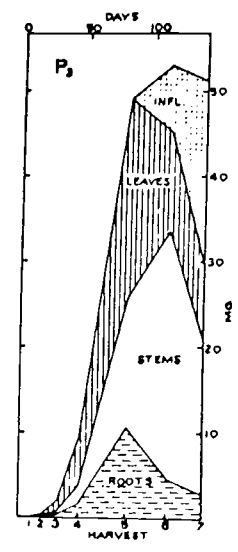
Afbeelding 5. Veranderingen in gehalten N, P en K per plant in de ontwikkeling van één tweejarige plant (*Blackstonia perfoliata*).

jarigen. Hier blijkt een sterk verschil tussen beide groepen: meerjarigen geven tijdens de winter bijna alle nutriënten terug aan de bodem, terwijl tweejarigen een vrij hoog gehalte opslaan in hun rozetten en wortels (3). De gehalten N, P en K van tweejarige kruiden zijn gegeven in afbeelding 5.

Voor haver tenslotte is aangetoond, dat meer dan 90 % van de N en P dat door een zich ontwikkelende haverplant opgenomen wordt al opgenomen is als het drooggewicht van de plant slechts 25 % is van het uiteindelijke maximale drooggewicht. Een belangrijk proces bij deze plant is dan ook die van de redistributie (zie afbeelding 6). Deze redistributie is ook voor K (meer dan 70 % van de opgenomen K werd geredistribueerd) en diverse spore-elementen aangetoond (4).



Afbeelding 6. Patroon van distributie en redistributie in een haverplant van stikstof (links) en fosfor (rechts).



Heide.

Gezien over een periode van twee jaar gaf bij analyses van groene delen van acht heidesoorten het gehalte P, Ca en Mg een positieve correlatie met een hogere gemiddelde jaartemperatuur, terwijl er sprake was van verminderde neerslag tijdens de spruitelongatie. K reageerde net andersom. In één seizoen bleken de gehalten van N

en K hoog in winter en zomer en laag in herfst (redistributie naar wortel en hout) en lente (verdunningseffect) te zijn. Na en Mg gehalten zijn hoger in de stilstaande fase dan in de groeifase, Ca reageert net andersom. Voor illustratie zie afbeelding 7. (16).

Een nadeel van deze gegevens is wel, dat de resultaten alleen verkregen zijn uit groene spruiten (op zich goed vanwege de fysiologische leeftijd (2, 8, 7)) waardoor translocatie-effecten niet na te gaan zijn.

Tevens wordt hierdoor

het gevonden parallelle verloop van de gehalten N, Mg en Na in de plant en in de bodem onzeker, mede door het feit dat voor K en P dit verband niet gevonden is.

Heesters.

Bij vergelijking van heestervegetaties in Californië, waarbij onderscheid gemaakt werd tussen bladverliezende (Coastal sage scrub met vnl. *Artemisia californica* en *Salvia leucophylla*) en groenblijvende (Chaparral, *Ceanothus megacarpus*) vegetaties, kwamen enkele duidelijke gegevens over nutriënten-

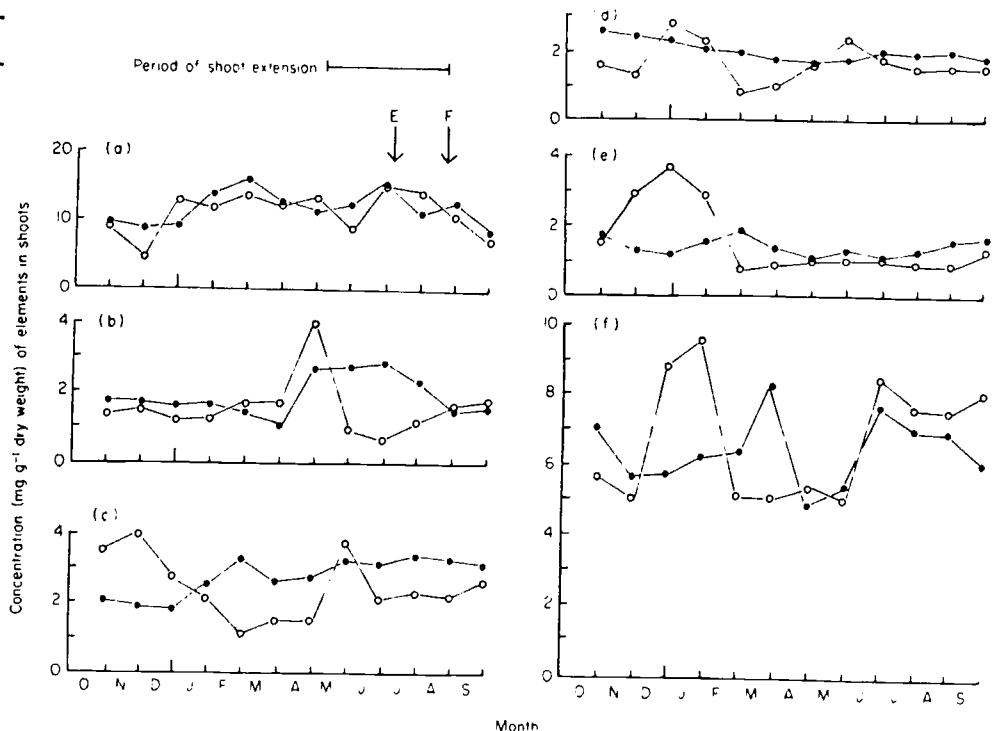


FIG. 1 Seasonal changes in mineral element concentrations of shoots of *Erica cinerea* (a) nitrogen, (b) phosphorus, (c) calcium, (d) magnesium, (e) sodium, (f) potassium: open circles 1974 S; filled circles, 1975 6 E maximum shoot extension rate (calculated from the point of inflexion of a logistic curve fitted to shoot extension data); F, date of first flowering. Phenological data were abstracted from Bannister (1978). Mean values of three replicate analyses are given, to aid clarity standard errors are not presented, but were usually lower than 10% of the mean.

Afbeelding 7.

	N	P	K	Ca	Mg
Foliage concentration/wood concentration					
Chaparral	2.69	1.68	1.57	1.65	3.14
Coastal sage scrub	5.16	5.58	5.58	6.45	5.59

Afbeelding 10. Quotiënten van bladconcentratie en houtconcentratie van diverse elementen bij groenblijvende (Chaparral) en bladverliezende vegetatie.

pools en hun fluctuaties naar voren, met name de verschillen die verwacht kunnen worden tussen groenblijvende heesters en bladverliezende heesters (5, 6).

De bladverliezende planten vertoonden over het algemeen een heftiger reaktie in een seizoen dan de groenblijvende planten. Deze laatste heeft in de plant zelf een grotere nutriëntenopslag, hoge redistributiepercentages (met name voor N en P), meer hergebruik van nutriënten, een lage jaarlijkse nutriëntenturnover en weinig uitspoeling van nutriënten.

	Dry matter	N	P	K	Ca	Mg
	Chaparral					
Live above-ground biomass						
Leaves*	553	8.20	0.38	2.07	4.50	0.98
Wood	5929	32.60	2.43	13.93	28.99	3.20
Inflorescences†	81	0.92	0.08	0.47	0.32	0.06
Subtotal	6563	41.72	2.89	16.47	33.81	4.24
Leaves (%)	8	20	13	12	13	23
Dead wood	1142	6.28	0.46	2.68	5.58	0.61
Litter	2027	20.50	0.60	4.70	26.10	6.70
Total	9732	68.50	3.95	23.85	65.49	11.55
Litter (%)	21	30	15	19	39	58
	Coastal sage scrub					
Live above-ground biomass						
<i>Artemisia and Salvia</i>						
Leaves*	111	2.14	0.27	2.24	1.73	0.37
Wood	781	2.89	0.33	2.84	1.91	0.46
Inflorescences†	33	0.47	0.08	0.50	0.41	0.12
Subtotal	925	5.50	0.68	5.58	4.05	0.95
Leaves (%)	12	39	39	40	42	39
Live above-ground biomass of other species						
Leaves	65	0.62	0.23	0.65	0.52	0.23
Wood	173	0.44	0.12	0.50	0.79	0.63
Inflorescences	12	0.10	0.02	0.03	0.01	0.01
Subtotal	250	1.16	0.37	1.18	1.32	0.87
Dead Wood	242	1.13	0.08	0.63	0.75	0.15
Litter	616	4.70	0.40	1.80	8.90	3.10
Total	2034	12.49	1.53	9.19	15.02	5.07
Litter (%)	30	37	26	20	60	60

* Includes summer complement of leaves for chaparral and peak spring foliage for coastal sage scrub.
 † Includes all reproductive structures.

Peak standing biomass and nutrient pools in the above-ground vegetation and litter in chaparral and coastal sage scrub on the research site in southern California. All values are $g\ m^{-2}$. The biomass values are from Gray (1982a).

Afbeelding 8.

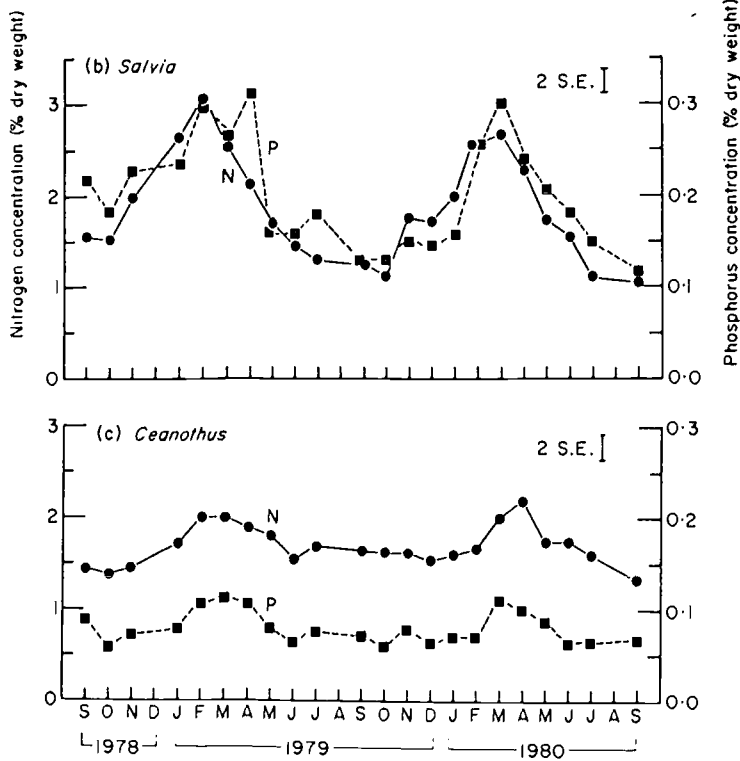
nutriëntenpools, lagere

redistributie en hergebruik van nutriënten, een hoge nutriëntenturnover en een hoge uitspoelingsnelheid vanuit de bladeren.

Illustratie van de heftiger reaktie op seizoensinvloeden van bepaalde nutriënten bij bladverliezende planten ten opzichte van groenblijvende planten is te vinden in afbeelding 11; illustratie van de grootte en de plaats van nutriëntenpools is te vinden in afbeelding 8; illustratie van de grootte van ophoping van nutriënten en drooggewicht in de verschillende plantendelen is te vinden in afbeelding 9; en een duidelijke aanduiding dat groenblijvende planten een relatief grote hoeveelheid nutriënten opslaan in nutriëntenpools in hun houtige delen is te vinden in afbeelding 10.

Afbeelding 9. Ophoping en teruggaven van nutriënten bij de twee beschouwde vegetaties, met onderscheid in de diverse fracties waarin ophoping c.q. teruggave plaatsvindt. De waarden zijn gegeven in gram per vierkante meter per jaar en zijn de gemiddelde waarden van twee jaren.

	Dry matter	N	P	K	Ca	Mg
Chaparral						
Accumulation						
Leaves	553	9.35	0.482	2.81	4.89	1.04
Canopy twigs	120	1.18	0.056	0.62	0.71	0.11
Flowers and fruits	81	0.92	0.080	0.47	0.32	0.07
Wood increment	302	1.66	0.123	0.71	1.47	0.16
Total	1056	13.11	0.741	4.61	7.39	1.38
Return						
Litterfall	727	6.65	0.315	2.10	8.01	1.41
Branch mortality	74	0.22	0.011	0.15	0.44	0.02
Throughfall	-	0.19	0	0.94	0.31	0.09
Stemflow	-	0.24	0	0.87	0.78	0.25
Total	801	7.30	0.326	4.06	9.54	1.77
Coastal sage scrub						
Accumulation						
Leaves	112	2.03	0.261	2.18	1.49	0.31
Canopy twigs	61	0.39	0.046	0.60	0.29	0.05
Flowers and fruits	33	0.46	0.082	0.50	0.41	0.11
Wood	85	0.31	0.036	0.30	0.20	0.04
Total	291	3.19	0.425	3.58	2.39	0.51
Return						
Litterfall	179	1.75	0.173	1.07	3.04	0.72
Branch mortality	20	0.11	0.007	0.05	0.07	0.01
Throughfall	-	0.09	0	1.14	0.47	0.13
Stemflow	-	0.06	0	0.88	0.29	0.13
Total	199	2.01	0.180	3.14	3.87	0.99



Afbeelding 11. Maandelijks stikstof- en fosforconcentraties (als % van het drooggewicht) in de bladeren van *Salvia* en *Ceanothus* gemeten over een periode van twee jaar.

- ● - stikstof
- ■ - fosfor

Aantal monsters = 8.

Door genoemde verschijnselen is de groei van groenblijvende planten onafhankelijker van bodemgesteldheid en fluctuaties in nutriëntenaanbod dan de groei van bladverliezende planten. Samengevat komt dit dus voornamelijk door de in de houtige delen van de groenblijvende planten aanwezige nutriëntenpools en door het niet verliezen van aanzienlijke hoeveelheden nutriënten bij bladafval, zoals wel het geval is bij bladverliezende planten.

Bomen.

Analyse van de diverse onderdelen van bomen geeft een beeld van de concentraties van de diverse nutriënten zoals die te vinden zijn in een beukenbos.

Hieruit blijkt, dat het hout en de bast van beuken grote nutriëntenpools bezitten (9) (zie afbeelding 12)

Distribution of elements in fractions of the three beech forests. The *Mercurialis* (M) and the *Deschampsia* (D) types were analysed on samples from October 1967, the *Lamium* (L) type on samples from July 1967.

Fraction	Forest type	Weight (tonne ha ⁻¹)		C (tonne ha ⁻¹)	N	Si	Na	K	Ca (kg ha ⁻¹)	Mg	Fe	Mn	S	P
Stem wood	M	234	115	0.27	40	13.5	256	206	68.3	2.2	0.1	31.6	16.6	
	L	212	102	0.21	47	16.1	182	111	51.5	3.6	34.9	23.8	17.7	
	D	158	81	0.16	31	10.2	191	88	48.3	1.2	15.6	13.7	16.6	
Stem bark	M	11	5.6	0.07	22	0.8	27.1	275	6.0	0.7	0.4	2.9	4.4	
	L	9.0	4.5	0.08	29	1.0	19.0	90	5.5	1.8	9.4	4.9	4.7	
	D	8.0	4.0	0.06	27	0.6	16.6	112	5.2	0.7	7.0	3.3	3.4	
Branch wood and bark	M	64	32	0.33	38	7.8	138	385	34.2	2.3	0.7	18.6	26.6	
	L	99	50.5	0.66	122	13.4	228	381	40.9	9.4	59.8	34.9	55.2	
	D	56	28.6	0.35	50	5.1	94	258	26.9	2.5	1.9	21.6	35.8	
Current twigs and leaves	M	4.8	2.5	0.13	10	1.7	37	42	9.7	0.7	0.3	5.0	5.2	
	L	4.0	2.0	0.10	13	1.6	23	20	6.8	0.6	6.6	4.4	6.2	
	D	3.3	1.7	0.07	17	1.1	16	20	4.7	0.3	4.5	3.5	6.1	

Afbeelding 12.

Voor de afzonderlijke nutriënten vindt redistributie van N en P uit de bast naar elders plaats, is Ca immobiel, hopen Ca, Mn, Fe en Si zich op in ouder wordende bladeren en vindt daarentegen tot 90 % transport vanuit af te vallen bladeren plaats van N, P, K en Mg (4).

Een jaarbeeld van invoer en kringloop van nutriënten in een Eucalyptusbos op onvruchtbaar, gepodzolideerd zand in subtropisch Australië laat zien, dat input van nutriënten via regen, zout neerslag, fixatie, mest en stof niet voldoende is om de jaarlijks behoefte te dekken (17). Noodzaak voor redistributie in de vegetatie zelf en recycling via de bodem is dus noodzakelijk (zie afbeelding 13). Uit afbeelding 13 blijkt verder, dat de bomenlaag veruit de grootste opslagplaats is voor minerale nutriënten in verhouding tot de lagere vegetatie en de strooisellaag. Een uitzondering hierop vormt koper, dat accumuleert in de strooisellaag.

Na, Cl en N zijn elementen, die veruit het meest via regen aangevoerd worden in het systeem. Na en Cl verdwijnen hieruit echter weer even snel via uitspoeling. Verdere bespreking van gegevens is niet erg zinvol, in de meeste gevallen spreekt afbeelding 13 voor zich.

Samenvatting.

Seizoensfluctuaties van minerale nutriëntengehaltes in planten zijn afhankelijk van plantensoort, vegetatiesoort, ontwikkelingscyclus van de plant, aanvoer en beschikbaarheid van nutriënten en onderlinge beïnvloedingen. In deze scriptie is getracht een beeld van deze fluctuaties te geven door enkele vegetatie- en

plantensoorten nader te bespreken. De bedoeling hiervan is niet, om vaste regels te geven van nutriëntenverschuivingen in een plant, maar om een indicatie te geven over de complexiteit en variabiliteit van deze verschuivingen en hun veroorzakende factoren.

	N	P	K	Ca	Mg	Na	Fe	Cu	Mn	Zn	Cl
Total stock in living vegetation (kg ha ⁻¹)	456	17.6	192	344	77.2	169	31.7	0.54	3.02	1.65	142
Distribution of mineral elements in the ecosystem (as percentage of that in the living vegetation, given to two significant figures)											
Tree stratum	91	87	89	97	94	98	99	96	93	91	93
Understorey vegetation (<2.5 m high)	9.5	13	11	2.6	6.5	2.1	1.2	3.7	7.3	9.1	6.6
Litter mass	43	39	12	41	44	4.6	32	270	39	20	-
Soil: A horizon	670	24	12	29	56	44	44	32	70	21	66
B ₁ horizon	3300	120	73	62	340	490	110	280	500	184	990
B ₂₀ horizon	3300	310	54	56	290	690	55	260	4.6	96	1400
Annual imports†											
Rainfall	13	<0.1	1.8	0.93	7.6	30	0.53	trace	22	8.1	60
Annual transfers											
Uptake into vegetation‡											
Trees	18	21	19	15	22	16	17	15	16	20	
Understorey	4.0	5.6	4.8	0.86	2.3	0.74	0.40	1.4	3.0	3.8	
Leachate from surfaces of:											
Leaves	7.7	trace	4.4	4.0	9.3	26	0.35	trace	-1.3	0	60
Branches and stems	-0.002	trace	0.46	0.23	1.4	4.8	0.04	trace	-1.3	0.10	12
Litterfall	8.7	12	3.1	11	15	4.5	1.6	16	11	4.4	
Root decay	3.9	3.7	1.6	2.6	1.7	2.2	11	5.6	1.5	4.5	
Net transfer‡,§	1.7	11	14	1.9	3.1	21	4.4	5.2	21	15	
Annual exports											
Soil water drainage	0.098	-	1.0	<0.14	14	40	trace				59
Annual flux rates											
Forest turnover rate*	0.20	0.16	0.10	0.18	0.27	0.38	0.13	0.22	-0.010	0.090	
Forest floor turnover rate**	0.69	0.31	0.83	0.38	0.74	14	0.079	0.059	0.50	0.63	
Net annual imports† ‡‡	13	-	0.74	>0.79	-5.9	-9.9					1.5

* Data on nutrient stocks in vegetation and soil from Westman & Rogers (1977b); those for litter from Rogers & Westman (1977).

† Excludes inputs from nitrogen-fixation and dry precipitation (salt spray, dust, guano).

‡ Uptake before transfer to herbivores.

§ Net transfer = uptake to vegetation before transfer to herbivores, less (litterfall + root decay + leachate from surfaces).

* Forest turnover rate = (litterfall + root decay + leachate from surfaces) stocks in vegetation

** Forest floor turnover rate = (litterfall + rainfall + leachate from surfaces) litter standing crop.

†† Net annual imports = those in rainfall less those in soil water drainage, as percentage of stocks in living plants.

‡‡ Mean excludes sodium values. With sodium, turnover rates are: for forest, 0.17; for forest floor, 1.2.

Stock of mineral elements in living vegetation, stocks and flows of nutrients in ecosystem components as a percentage of the stock in live vegetation, and flux rates at the study site*

Afbeelding 13.

Literatuur.

- (1) Frankland J. C., Ovington J. D., Macrae C. (1963) Spatial and seasonal variations in soil, litter and ground vegetation in some lake district woodlands. *J. Ecol.* 51:97-112.
- (2) Bates T. E. (1971) Factors affecting critical nutrient concentrations in plants and their evaluation. A review. *Soil Science* Vol 112, no 2.
- (3) Gay P. E., Grubb P. J., Hudson H. J. (1982) Seasonal changes in the concentrations of nitrogen, phosphorus and potassium, and in the density of mycorrhiza in biennial and matrix-forming perennial species of closes chalkland turf. *J. Ecol.* 70:571-93.
- (4) Williams F. F. Fedistribution of mineral elements during development. *Ann. Rev. Pl. Phys.* (1955) 6:25-42.
- (5) Gray J. T. (1983) Nutrient use by evergreen and deciduous shrubs in southern California. *J. Ecol.* 71:21-41.
- (6) Gray J. T., Schlesinger W. H. (1983) Nutrient use by evergreen and deciduous shrubs in southern California. *J. Ecol.* 71:43-56.
- (7) Smith P. F. (1962) Mineral analyses of plant tissues. *Ann. Rev. Pl. Phys.* 13:81-108.
- (8) Loneragan J. F. (1968) Nutrient requirements of plants. *Nature*, vol 220.
- (9) Nihlgard B., Lindgren L. (1977) Plant biomass, primary production and bioelements of three mature beach forests in south Sweden. *Oikos* 28, Kopenhagen.
- (10) Bücking W. (1983) Kulturversuche an azidophytischen Waldbodenpflanzen mit variierter Stickstoff-menge und Stickstoff-form. Sonderdruck aus 'Mitteilungen des Vereins für Forstliche Standortskunde und Forstpflanzenzüchtung, Heft 30, maart 1983.
- (11) Ingestad T. (1977) Nitrogen and plant growth; maximum efficiency of nitrogen fertilizers. *Ambio* Vol 6 no 2-3.
- (12) Mengel K. (1974) Nutrient availability and yield formation. *Neth. J. Agric. Sci.* 22:283-94.
- (13) Bazzaz F. A. The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. of Ecology and Systematics* (1979) 10:351-71.
- (14) Clarkson D. T., Hanson J. B. (1980) The mineral nutrition of higher plants. *Ann. Rev. Pl. Phys.* 31:239-98.
- (15) Pegtel D. M. (1976) On the ecology of two varieties of *Sonchus Arvensis* L. Dissertatie, Rijks Universiteit Groningen.
- (16) Marrs F. H. (1979) Seasonal changes and multivariate studies of the mineral element status of several members of the Ericaceae. *J. Ecol.* 66:33-45.

- (17) Westman W. F. (1978) Inputs and cycling of mineral nutrients in a coastal subtropical Eucalypt forest. *J. Ecol.* 66:513-31.
- (18) Both de M. T. J., Muinck Keizer de M., Wouda A. (1983) Seizoensfluctuaties in de bodem. Doctoraalverslag Bodemkunde, Rijks Universiteit Groningen.
- (19) Treshow M. (1970) Environment and plant response. McGraw-Hill Book Company.
- (20) Black C. A. (1957) Soil - plant relationships. John Wiley and Sons, Inc.
- (21) Johnston P. F., Frank P. W., Michener C. D. (1980)
Ann. Rev. of Ecology and Systematics 11:233-60.
- (22) Baron W. M. M. (1967) Organization in plants. Edward Arnold Ltd.
- (23) Sutcliffe J. F. (1962) Mineral salts absorption in plants. Pergamon Press.
- (24) Mengel K. (1961) Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- (25) Bukovac, Wittner. (1959) Absorption and mobility of foliar applied nutrients. *Pl. Phys.* 32:428.