

SCHMIDT, E., 1968. Über die Massenvermehrung der Zwergmaus *Micromys minutus* (Pallas 1771) in Ungarn am Hand von Untersuchungen von Waldohreulengewöllen. Säugetierk. Mitt 16. pp. 30-34.

SLEPTSOV, M.M., 1947. The biology of *Micromys minutus* ussuricus Bar. Ham. Fauna i. Ekologiya Gryzunov 2 pp. 69-100.

SOUTHWICK, C.H., 1956. The abundance and distribution of Harvest mice (*Micromys minutus*) in corn ricks near Oxford. Proc. Zool. Soc. London 126 pp. 449-452.

SPARREBOOM, M. (red), 1981. De amfibieën en reptielen van Nederland, België en Luxemburg,

Balkema Rotterdam.

STEEGHS, M., 1986. Muizeninventarisatie Herkenboscher Ohé 4 t/m 7 oktober 1985. Med. ZWG. Zoogdierenwerkgroep Natuurhist. Gen. Limb., Maastricht pp. 14-23.

SZUNYOGHY, J., 1953. The Harvest Mouse in Hungary. Part I Ann. Hist. Nat. pp. 245-249.

TROUT, R., 1977. Harvest mouse (In: "The Handbook of British Mammals. G.B. CORBET and H.N. SOUTHERN. Blackwell Scientific Publ. Oxford pp. 220-227.

TROUT, R.C., 1978. A review of studies on populations of wild harvest mice (*Micromys minutus* Pallas) Mammal Review 8(4) pp. 143-185.

VERGOOSSEN, W., 1985. Muizeninventarisatie in het S.B.B.-reservaat De Meinweg (gem. Herkenbosch - 15 t/m 17 oktober 1984. Mededelingen van de ZWG 2(1).

VERGOOSSEN, W. W. VAN DER COELEN, 1986. Zoogdieren in Limburg - een voorlopig verslag - Zoogdierenwerkgroep Natuurhist. Gen. Limb., Maastricht.

WAMMES, D., 1986. Zoogdieren in een veranderend landschap. Landschap nr. 1 pp. 4-17.

WEBER, B., 1960. Zwergmäuse auf einen Rübenacker. Zeitschr. Säugetierk 25 pp. 177.

Oecofysiologische aspecten ten aanzien van kalkminnende en kalkmijdende planten: een theoretische beschouwing

JOOP SCHAMINÉE, Johannes Vijghstraat 70, Nijmegen
STEPHAN HENNEKENS, Graadt van Roggenstraat 30, Nijmegen

De Zuidlimburgse krijthellinggraslanden genieten de laatste jaren terecht een grote belangstelling. Ten aanzien van de publicaties kunnen onder andere genoemd worden: de heruitgave van "De Sint-Pietersberg" door Ir. D.C. van Schaik met een aanvullend gedeelte over de periode 1938-1983, de bundel "Kalkgraslanden: beheren voor de toekomst", verslag van een symposium gehouden te Maastricht op 23 april 1983, "De Bemelerberg", een reeks artikelen over de natuur- en cultuurhistorische betekenis van dit schraallandreservaat, en de dissertaties "Limestone grasslands in North-West Europe" door Jo Willems en "On the ecology of short-lived forbes in chalk grasslands" door Bram Schenkeveld en Dick Verkaar. Alleen al in het Natuurhistorisch Maandblad verschenen sinds 1980 meer dan 50 artikelen die "onze" kalkgraslanden tot onderwerp hadden.

Het is opmerkelijk dat binnen al deze beschouwingen weinig aandacht besteed wordt aan de vraag, waarom de vegetatie van kalkgraslanden floristisch gekenmerkt wordt door juist die soorten die er voorkomen, of de vraag anders geformuleerd, welke factoren ten grondslag liggen aan de voorkeur die bepaalde plantesoorten vertonen voor kalkbodems. In het hiernavolgende willen we trachten dit hiaat enigszins aan te vullen, en wel aan de hand van een theoretische beschouwing over de oecofysiologische aspecten betreffende kalkminnende en kalkmijdende planten *).

Als voornaamste bronnen hebben de recente literatuurstudie van KINZEL (1982) en een aantal Engelse onderzoekingen (o.a. GRIME, 1965) gediend. Het mag duidelijk zijn dat wanneer men inzicht wil verkrijgen in de processen die de relatie van de plant met het substraat bepalen zowel plantenfysiologisch als bodemkundig onderzoek noodzakelijk zijn. De bodem

schept condities waaraan de plant zich evolutionair gezien heeft aangepast; vanuit een benadering van de plant kan gesteld worden dat deze uit een scala aan mogelijkheden die de bodem haar aanbiedt een keuze maakt.

Allereerst zal beknopt de geschiedenis worden belicht die betrekking heeft op het onderzoek dat aan de

kwestie "kalkminnend - kalkmijdend" is gewijd. Vervolgens zal voor een aantal bodemfactoren ingegaan worden op de verschillen in fysiologische mechanismen waarmee planten die op kalkrijke (basische) en planten die op kalkarme (zure) bodems voorkomen uitgerust zijn. Tenslotte zal de vraagstelling waarom bepaalde planten wel en andere niet op kalkbodems groeien toegespitst worden op het fytopathologisch verschijnsel kalkchlorose, de gevolgen voor de plant en de oecologische betekenis hiervan.

Historisch overzicht

Reeds in 1789 stelde LINK vast, dat op droge kalkbodems andere plantesoorten voorkomen dan op vochtige kleihoudende bodems. Wat betreft de werkelijke vraagstelling over kalkarme en kalkrijke bodems was het UNGER (1836), die als eerste zich met uitgebreid onderzoek heeft beziggehouden. Hij concludeerde, dat de chemische eigenschappen van calciumcarbonaat bepalend waren en dat deze verbinding een onontbeerlijke voedingsstof was voor kalkminnende

planten; bij de silicaatgesteenten zouden juist de fysische eigenschappen de plant beïnvloeden. In dezelfde tijd waren er echter ook onderzoekers (o.a. THURMANN, 1849), die de verschillen volledig toeschreven aan de fysische eigenschappen van de bodem: bodems op kalksteen zijn droger en warmer dan bodems op silicaatgesteenten, zodat planten op kalkhoudende bodems altijd xerofiele en/of thermofiele planten zouden zijn. Dit denkbeeld hield echter niet lang stand, en ook de hypothese dat kalkminnende planten veel kalk nodig hebben en kalkmijdende planten veel silicium werd verworpen. JOHNSON & SENDTNER (1854) ontdekten bij asanalyses, dat een kalkmijdende variant van *Pinus mugo* op kalkrijke bodems letterlijk met het element calcium overspoeld werd. Uit deze en analoge resultaten trok men de belangrijke conclusie, dat een plant (die niet altijd de mogelijkheid heeft die bodem op te zoeken waar hij optimaal kan groeien) zich niet kan handhaven op een bodem waar hij schade oploopt. Als schadelijke factor beschouwde men de kalk zelf. Vanuit deze beschouwing zijn de begrippen calcicole (kalkminnend) en calcifuge (kalkmijdend) ontstaan. De gedachte dat niet het element calcium naar het calciumcarbonaat schadelijk werkte werd bevestigd door experimenten die werden uitgevoerd met diverse soorten *Sphagnum*, waaruit bleek dat calciumcarbonaat wel maar calciumsulfaat niet schadelijk was voor de planten (KINZEL, 1982).

Aan het begin van deze eeuw werd het begrip zuurgraad (pH) ingevoerd en werden ook methoden ontwikkeld om deze eenvoudig te meten. Ten aanzien van de invloed van kalk op hogere planten was CHRISTENSEN (1909) een van de eerste onderzoekers die van mening was, dat niet de kalk zelf maar diens invloed op de pH-waarde van de bodem doorslaggevend is. Middels experimenten is deze mening later door een aantal onderzoekers bevestigd. In 1923 maakte OLSEN een uitvoerige studie naar de relatie tussen de pH-waarde van de bodem en de verspreiding van planten. Zijn vele navolgers hebben de

planten ingedeeld naar zuurgraad of minder gedetailleerd in acidofiele en basifiele planten (o.a. ELLENBERG, 1974).

Meer recent is de opvatting, dat aan gaande de relatie plant-bodem het idee dat één bepaalde bodemfactor als zijnde de belangrijkste aangewezen kan worden verworpen dient te worden. Onderzoek heeft aangetoond dat dergelijke monocausale verbanden, zo ze al voorkomen, uiterst uitzonderlijk zijn. De verschillende factoren blijken met elkaar te interfereren, zowel in de bodem als in de plant (KINZEL, 1982). Thans wordt ten aanzien van de relatie plant-bodem dan ook veel meer een multicausale samengang verondersteld.

Bodemfactoren en fysiologie van de plant

In de hiernavolgende bespreking zullen de volgende factoren aan de orde komen: zuurgraad en opname van voedingsstoffen, bicarbonaat, calcium, magnesium, kalium, aluminium, ijzer, mangaan en enkele andere sporenelementen, stikstof en fosfaat.

Zuurgraad en opname van voedingsstoffen: De zuurgraad van de bodem heeft een directe en een indirecte invloed op de bodemeigenschappen en daarmee op de in de bodem wortelende planten. Van de directe werkingen is de pH-afhankelijkheid van ionenopname het best onderzocht; de opname van anionen wordt in basisch, die van kationen in zuur milieu geremd. Indirect heeft de pH bijvoorbeeld invloed op de oplosbaarheid van fosfaat, ijzer en aluminium, op de stikstofmineralisatie en op het bicarbonaatgehalte (KINZEL, 1982).

Een goed onderzochte invloed van de pH is de in basisch milieu optredende competitieve remming tussen nitraat-ionen en bicarbonaat-ionen, zoals onder andere aangetoond is in een experiment van OLSEN (1953) met roggeplanten, waarbij de nitraatopname gemeten werd bij verschillende pH-waarden. De bicarbonaat-ionen ont-

staan als gevolg van koolzuurafscheiding van de plant in de wortelzone, waarbij de concentratie ervan zal toenemen naarmate de pH stijgt. De bicarbonaat-ionen bezetten de actieve centra van het enzymatisch transportsysteem dat de ionenopname regelt, waardoor dus minder nitraat-ionen opgenomen kunnen worden.

Bicarbonaat: Het gehalte aan bicarbonaat van een kalkrijke bodem is gewoonlijk veel hoger dan dat van een kalkarme bodem. Een overmaat aan bicarbonaat in de bodem veroorzaakt een vergelijkbare reactie in planten als welke optreedt bij opname van een overmaat kationen: er worden organische zuren gesynthetiseerd.

Calcifuge planten reageren hierop met een sterke remming van de wortelgroei, welke plaatsvindt in de celstrekingszone. Bij calcicole planten treedt deze remming niet op. Zij worden vaak door een kleine verhoging van het bicarbonaatgehalte zelfs in de groei bevorderd; bij hoge concentraties treedt slechts een zwakke remming op (LEE & WOOLHOUSE, 1969).

De producten die ontstaan na het fixeren van carbonaat zijn, zoals gezegd, organische zuren. Zowel bij calcicole als calcifuge planten stijgt het gehalte aan malaat; in calcicole planten stijgt bovendien het gehalte aan citraat. Dit duidt erop dat bij calcicole planten het gevormde malaat opgenomen wordt in de celstofwisseling, aangezien citraat na malaat de volgende stap in de citroenzuurcyclus is. In calcifuge planten gebeurt dit niet; het malaat wordt opgeslagen in aparte "pools", waardoor (op een nog onbekende manier) de celstrekking negatief wordt beïnvloed (KINZEL, 1982).

Calcium: Het calciumgehalte van de bodem is afhankelijk van het calciumgehalte van het moedergesteente. Bodems op kalkgesteenten bevatten gewoonlijk veel calcium; silicaatgesteenten zijn meestal arm aan calcium. Het element calcium is voor planten onontbeerlijk, onder andere voor het goed functioneren van de membraansystemen. Hoewel er verschillen in behoeften kunnen bestaan, is de behoef-

te aan calcium ook bij een veeleisende plant toch gering. Calciumgebrek treedt dan ook alleen maar op onder tamelijk specifieke omstandigheden, zoals bijvoorbeeld in kalkarme bodems tijdens natte en koude weersperiodes (KINZEL, 1982). Een overvloed aan calcium komt vaker voor. De reacties die planten hierop vertonen zijn fysiologisch in te delen in drie categorieën (KINZEL, 1982): De eerste groep planten, de zogenaamde calcifobe planten, zijn die van het "oxalaatty-pe". Zij vormen bij een overmaat aan calcium als tegenion oxaalazijnzuur. Calcium slaat tezamen met het oxaalazijnzuur neer, zodat deze stoffen niet meer werkzaam zijn. Omdat oxaalazijnzuur echter een onderdeel is van de citroenzuurcyclus en noodzakelijk is voor het in balans houden van de pH en het op peil houden van de osmotische waarde, dient de plant extra arbeid te verrichten om er voor te zorgen dat de pH en de osmotische waarde niet veranderen. Dit houdt in dat deze planten op kalkbodems een relatief zwakke concurrentiepositie bezitten, zodat ze ecologisch gezien dan ook gerekend moeten worden tot de calcifuge planten. Een tweede groep van planten, de zogenaamde calcitrofe planten, vormt als tegenionen voor calcium appelzuur, citroenzuur en iso-



Figuur 1. De Burren, West-Ierland: extreem voorbeeld van een kalklandschap. De bloeiende struikjes op de voorgrond betreffen *Potentilla fruticosa*.

citroenzuur. Deze zuren blijven met het calcium in oplossing en kunnen daardoor hun fysiologische werking blijven uitoefenen. Hierdoor heeft deze groep van planten, vooral op de vaak drogere kalkgronden, waar de osmotische waarde van de planten extra belangrijk is, een voordeel. Tot deze groep behoren dan ook veel kalkminnende planten. De derde groep

van planten zijn de zogenaamde graminoiden (Poaceae, Cyperaceae, Juncaceae). Deze hebben de gemeenschappelijke eigenschap dat ze in staat zijn hun ionengehalte in hoge mate onafhankelijk van de omgeving te houden. Dit zou kunnen liggen aan een efficiënte waterhuishouding; het is echter waarschijnlijker dat het te maken heeft met een bijzonder hoge selectiviteit van het opnamesysteem.



Figuur 2. Connemara, West-Ierland: extreem voorbeeld van een veenlandschap. Als een deken overdekt het veen het onderliggende gesteente, slechts doorbroken door uitstekende granietrotsen en (tientallen) meertjes.

Magnesium: Kalkbodems bevatten meestal meer magnesium dan kalkarme bodems. Met betrekking tot het vraagstuk van de calcicole en calcifuge planten is echter wat betreft magnesium tot nu toe nog maar weinig onderzoek verricht (KINZEL, 1982). COOPER & ETHERINGTON (1974) hebben als eerste (vegetatiekundig) vastgesteld, dat de soorten *Helianthemum nummularium*, *Plantago media* en *Koeleria cristata* wel op zuivere kalkbodems groeien, maar niet op gedolomitiseerd kalkgesteente, dat magnesiumcarbonaat-houdend is. Uit laboratoriumexperimenten bleek dat deze planten door toevoeging van magnesium aan de voedingsoplossingen sterk beschadigd werden en symptomen van calciumgebrek vertoonden. KINZEL (1982) veronderstelt blijkens experimenten van COOPER (1976), dat het wel of niet

gevoelig zijn voor magnesium te wijten is aan het verschil in gevoeligheid van enzym- en membraansystemen voor dit element. Het magnesium-ion lijkt veel op het calcium-ion en kan daardoor plaatsen op het membraan bezetten die gewoonlijk door calcium worden ingenomen, welk ion zoals eerder vermeld onontbeerlijk is voor het goed functioneren van de (semi-permeabele) membranen.

Kalium: Kalkgesteenten bevatten relatief weinig kalium, silicaatgesteenten daarentegen relatief veel kalium. Door de hoge zuurgraad van de bodems op silicaatgesteenten kunnen kalium-ionen uit het bodemcomplex verdreven worden en gemakkelijk uitspoelen, waardoor het uiteindelijke kaliumgehalte van bodems op kalk- en silicaatgesteenten echter niet zoveel verschilt (KINZEL, 1982). De kaliumverzorging van een plant hangt derhalve vooral af van de bodemfactoren die het opnamesysteem beïnvloeden. Een belangrijke factor is het calciumgehalte. Bij een overmaat van calcium kan het zogenaamde Ehrenberg-effect optreden, dat gekenmerkt wordt door een daling van het kaliumgehalte (EPSTEIN, 1972). Bij een gebrek aan calcium gaan de membranen lekken en zal de plant eveneens kalium verliezen. De gevoeligheid van planten

hiervoor wordt verhoogd door een lage pH. Bij een laag calciumgehalte en een lage pH verliezen planten volledig de controle over de kaliumopname, waarbij de kritische grens door calcicole planten veel eerder bereikt wordt dan door calcifuge planten. GHORBAL et al. (1978) en GHORBAL & SALSAC (1979) concluderen hieruit dat de wijze waarop calcium aan de membranen gebonden is bij calcicole planten gevoeliger is voor zuur dan bij calcifuge planten; ecologisch is dit van belang omdat een laag calciumgehalte meestal samengaat met een lage pH.

Aluminium: Het gehalte aan aluminium in de bodem is gewoonlijk groter naarmate de bodem zuurder is (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL, 1979). De schadelijke werking van zure bodems op calcicole planten berust veelal op de toxische werking van aluminium (welk element dergelijke planten blijkbaar niet onwerkzaam kunnen maken) en bijvoorbeeld niet op de gevoeligheid voor waterstof-ionen, zoals door onderzoek is aangetoond. RORISON (1960a en 1960b) bijvoorbeeld constateerde dat de calcicole plant *Scabiosa columbaria* (fig. 3) in een voedingsoplossing met een pH-waarde van 4,8 even goed gedijde als in een oplossing met een pH-waarde van 7,6. Een extract van een zure bodem bleek echter wel schadelijke gevolgen te hebben voor de planten. Hij schreef dit toe aan de toxische werking van het aluminium-ion, dat in het extract wel maar in de voedingsoplossingen niet aanwezig was.

Uit experimenten van CLACKSON (1969) met *Allium cepa* bleek dat aluminium een remmende werking had op de ontwikkeling van de worteltop. Verdere onderzoeken wezen uit dat de aanwezigheid van aluminium-ionen een daling van het aantal mitosen tot gevolg had, als gevolg van de remmende werking op de nucleïnezuursynthese.

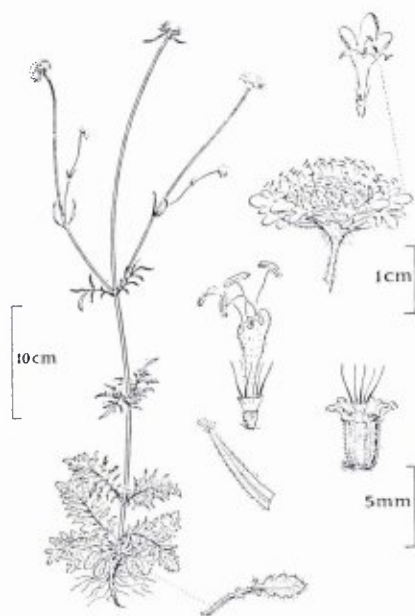
RANDALL & VOSE (1963) constateerden dat aluminium ook de opname van fosfor kan beïnvloeden. Bij experimenten met *Lolium perenne* bleek dat de fosfaatopname toenam in de wortels bij planten die met aluminiumfosfaat waren behandeld. Het transport

van de wortels naar de scheuten toe werd echter geremd. Het is waarschijnlijk dat het fosfaat dat in de wortels wordt opgenomen op de een of andere manier gefixeerd wordt, waardoor een fosfaatgebrek ontstaat in de scheuten.

In de literatuur worden verschillende mogelijkheden geopperd ten aanzien van de resistentie van planten tegen aluminiumvergiftiging, waarbij ook combinaties van de verschillende mogelijkheden voorkomen (KINZEL, 1982): het opslaan van aluminium-ionen in de vacuole waardoor deze ionen afgeschermd worden van de stofwisseling van de plant, het produceren van stoffen die aluminium inbouwen in een grotere verbinding (chelateren), het verhogen van de pH in de directe omgeving van de wortel waardoor aluminium-ionen buiten de wortel neerslaan in de vorm van bijvoorbeeld aluminium-hydroxiden, het hydrolyseren van aluminium-ionen aan de buitenkant van de wortel door middel van hydroxylgroepen aan het worteloppervlak, en het binden van aluminium-ionen aan een complexeringsmechanisme.

IJzer: Het voorkomen van ijzer in de bodem is niet alleen afhankelijk van de zuurgraad, maar ook van de redox-potentiaal van de bodem. In tegenstelling tot bijvoorbeeld aluminium is ijzer een onontbeerlijke voedingsstof voor de plant. Een toxische werking van ijzer komt weinig voor; ijzergebrek daarentegen is wel een veel voorkomend verschijnsel.

Wat betreft de behoefte aan ijzer bestaan grote verschillen tussen planten, evenals ten aanzien van de mogelijkheid om ijzer op te nemen. In basische bodems blijkt ijzer om een aantal redenen moeilijk voor de plant verkrijgbaar te zijn. Men onderscheidt gewoonlijk twee groepen van planten, namelijk de ijzer-efficiënte en de ijzer-inefficiënte planten (KINZEL, 1982). De ijzer-efficiëntie betreft twee aspecten, namelijk de efficiëntie van de opname en de efficiëntie van de stofwisseling. Omtrent de opname van ijzer is zowel het functioneren van een transportsysteem in de celmembraan van belang als ook het gunstig beïnvloeden



Figuur 3. *Scabiosa columbaria*: een kalkminnende plant (Uit CLAPHAM et al., 1963).

van de ijzeropname door het uitscheiden van stoffen door de wortels, die het ijzer beschikbaar maken voor de plant. Ten aanzien van het verdere transport van ijzer in de plant wordt door Kinzel (1982) vermeld, dat bij ijzer-inefficiënte planten het ijzer in de vorm van een nog onbekende chemische verbinding blijft "steken" in de wortels.

Bij onderzoek aan calcifuge planten, die op kalkbodems ijzergebrek (chlorose; zie verderop) vertoonden, bleek dat ze in veel gevallen niet minder ijzer bevatten dan de op dezelfde standplaats groeiende calcicole planten.

Mangaan en andere sporenelementen: De vorm waarin mangaan in de bodem voorkomt is evenals bij ijzer afhankelijk van de zuurgraad en de redoxpotential van de bodem. In zure bodems komt het als gemakkelijk oplosbaar tweewaardig mangaan-ion voor, terwijl het in neutrale en basische bodems in moeilijk oplosbare vormen aanwezig is. Ook mangaan is onontbeerlijk voor planten, maar kan daarnaast ook teveel voorkomen.

De gevoeligheid van planten voor een te hoge concentratie aan mangaan-ionen wordt versterkt bij gebrek aan calcium en magnesium. Resistentie tegen mangaan-vergiftiging komt waarschijnlijk niet tot stand door verminderde opname van dit element, maar doordat sommige planten in staat zijn mangaan in de cel te isoleren van plaatsen die gevoelig zijn voor dit element; resistente planten bezitten namelijk in verhouding evenveel mangaan als op dezelfde bodem groeiende niet-resistente planten (TURNER, 1969). Gebrek aan mangaan komt alleen voor in basische bodems. TURNER vermeldt ten aanzien hiervan dat er grote verschillen bestaan in mangaan-behoeften van afzonderlijke planten. Omtrent de mechanismen die de plant ter beschikking staan om mangaan uit de bodem vrij te maken is vooralsnog weinig bekend.

Van de sporenelementen koper, zink, molybdeen en boor kan gezegd worden dat ze, evenals mangaan, giftig zijn wanneer ze in overmaat voorkomen in de bodem. De gevoeligheid

van planten ten aanzien van deze elementen verschilt aanzienlijk; planten die resistentie vertonen zijn waarschijnlijk in staat om deze elementen op eenzelfde wijze te isoleren als dat bij mangaan gebeurt (TURNER, 1969).

Stikstof: Stikstof kan in verschillende vormen in de bodem voorkomen; de voor de plant op te nemen verbindingen zijn nitraat en ammonium. Het verschil tussen kalkrijke en kalkarme bodems is vooral gelegen in de omzetting van ammonium via nitriet naar nitraat, die wordt uitgevoerd door een aantal soorten autotrofe bacteriën. In cultuur blijken deze organismen alleen onder neutrale tot zwak basische omstandigheden te kunnen functioneren. In zure bodems zou derhalve geen nitrificatie kunnen plaatsvinden en zou voor de plant vrijwel uitsluitend ammonium beschikbaar zijn (KINZEL, 1982). Onderzoek van KRIEBITZSCH (1976) heeft echter uitgewezen de pH-waarden en nitrificatie nauwelijks met elkaar samenhangen. Nitraatvorming treedt volgens hem wel degelijk op in zure bodems, alleen wordt hier de nitrificatie uitgevoerd door heterotrofe micro-organismen, waarbij wel als voorwaarde geldt dat het voedingsstoffengehalte van de bodem niet te laag is; in tegelijkertijd zure en voedselarme bodems komt stikstof alleen voor in de vorm van ammonium (zie ook KINZEL, 1982).

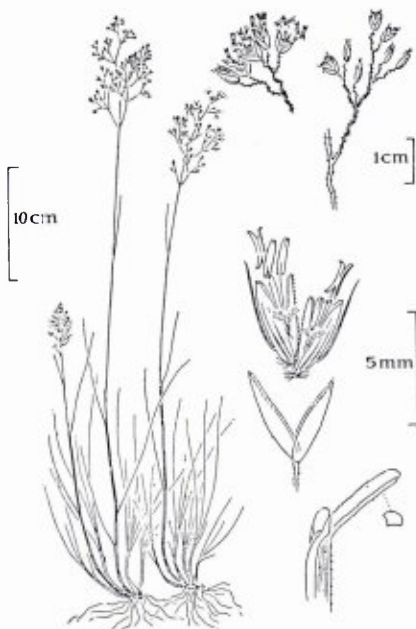
Ten aanzien van de vraagstelling van de calcicole en calcifuge planten is van belang, dat nitraat en ammonium verschillende fysiologische processen veroorzaken bij de opname door de wortels en de verdere verwerking in de stofwisseling. Deze verschillen zijn het gevolg van verschil in oxidatietoestand en elektrische lading tussen beide ionen (KINZEL, 1982). Het oxidatiegetal van stikstof bedraagt in nitraat +5, in ammonium -3. Planten hebben stikstof vooral nodig voor de synthese van aminozuren; hierin heeft stikstof het oxidatiegetal -3. Planten die ammonium als stikstofbron gebruiken hoeven dus niet meer te reduceren. Wordt nitraat als stikstofbron gebruikt, dan dient dit eerst te worden omgezet in ammonium. Bij deze omzetting komen hydroxide-ionen vrij.

Een pH-stijging wordt in dicotyle planten voorkomen, doordat als compensatie organische zuren gesynthetiseerd worden; bij monocotyle planten wordt waarschijnlijk een gedeelte van de hydroxide-ionen door de wortels uitgescheiden (KIRKBY & KNIGHT, 1977).

Wat betreft de verschillen in elektrische lading tussen nitraat en ammonium zijn vooral de gevolgen voor de opname van andere ionen van belang, omdat de totale lading van de opgenomen ionen nul moet zijn. In dit geval levert ammonium meer problemen op dan nitraat, aangezien er in een oplossing van de belangrijkste voedingsstoffen met ammonium een minder evenwichtige verhouding bestaat dan in een oplossing van de belangrijkste voedingsstoffen met nitraat (KINZEL, 1982).

Fosfaat: Het fosfaat-ion onderscheidt zich in een aantal opzichten van alle andere ionen. Zo kan fosforzuur als zwak zuur in verschillende ionenvormen voorkomen, afhankelijk van de zuurgraad. Een ander onderscheid is dat fosfaat in de bodem allerlei moeilijk oplosbare verbindingen kan vormen: in zuur milieu met aluminium en ijzer, in basisch milieu met calcium. Dit alles brengt met zich mee dat fosfaat in het neutrale bereik het meest beschikbaar is voor de plant (KINZEL, 1982).

Voor de fosfaatopname bestaat een actief transportsysteem dat op zeer geringe concentraties in het bodemvocht is ingesteld. Dit systeem functioneert optimaal in het zwak zure tot neutrale bereik. In basische bodems hangt dit waarschijnlijk samen met het feit dat de opname van fosfaat-ionen gekoppeld is aan de uitwisseling van hydroxide-ionen. Bij een hoge bodempH (dus een hoge concentratie aan hydroxide-ionen in het milieu) wordt de uitscheiding van hydroxide-ionen bemoeilijkt en daarmee ook de opname van fosfaat (LIN, 1979). Daartegenover staat, blijkens onderzoeken van NASSERY & HARLEY (1969), dat de fosfaatopname onder invloed van calcium-ionen verhoogd kan worden. In zure bodems wordt de fosfaatopname geremd (onder andere) door de



Figuur 4. *Deschampsia flexuosa*: een kalkmijden-
de plant (Uit CLAPHAM et al., 1965).

aanwezigheid van aluminium-ionen. Het vermoeden bestaat dat niet de eigenlijke opname, maar de verdere verwerking in de stofwisseling geblokkeerd wordt, doordat in de wortels een neerslag van aluminiumfosfaat gevormd wordt (KINZEL, 1982).

Ten aanzien van het lage gehalte plantenbeschikbaar fosfaat wordt door KINZEL (1982) opgemerkt dat, vanwege de verschillende fosfaatbehoeften van afzonderlijke planten, hierin een belangrijke ecologische factor schuilt. Diverse onderzoekingen hebben aangetoond dat planten die voorkomen op fosfaat-arme bodems in staat zijn deze voedingsstof veel efficiënter op te nemen dan planten die van nature groeien op rijkere bodems. Uit onderzoek van RORISON (1968) blijkt bijvoorbeeld dat de calcifuge (acidofiele) soort *Deschampsia flexuosa* (fig. 4) nog bij zeer lage fosfaatconcentraties kan groeien. *Urtica dioica* daarentegen kwijnt bij lage concentraties aan fosfaat, maar kan bij steeds groter wordend fosfaat-aanbod zeer fors in productie toenemen. Op deze wijze is *Deschampsia flexuosa* op zure, voedselarme bodems in het voordeel, *Urtica dioica* daarentegen op neutrale, voedselrijke bodems.

Kalkchlorose

Het ziektebeeld dat als kalkchlorose ("lime-induced chlorosis") bekend staat wordt regelmatig waargenomen wanneer calcifuge planten op bodems groeien die aanzienlijke hoeveelheden calciumcarbonaat bevatten. De ziekte wordt gekenmerkt door een verstoring van de chlorophylsynthese, die in meer of mindere mate leidt tot vergeling van de bladeren. Gezien het grote landbouwkundige belang (kalkchlorosis veroorzaakt veel schade met name in de fruitteelt) is vooral in de jaren vijftig veel onderzoek gedaan naar de mogelijke oorzaken van deze ziekte. Tekorten of overmaat aan een groot aantal voedingsstoffen, maar ook toxische werkingen van zware metalen en zelfs virussen bleken chlorotisch te werken.

Eensgezindheid bestond en bestaat hierover dat ijzer een belangrijke factor in het geheel is. Men kwam tot deze overweging doordat de ziekte zich goed laat bestrijden door het besproeien van de onder chlorose lijdende planten met ijzeroplossingen. Ijzer is noodzakelijk voor de plant, enerzijds voor de synthese van chlorophyl, anderzijds voor het laten functioneren van chlorophyl bij de fotosynthese. De verstoring van de chlorophylsynthese zou derhalve terug te voeren zijn op een tekort aan fysiologisch werkzaam ijzer in de plant (KINZEL, 1982). Uit onderzoekingen van onder andere MENGEL (1979) bleek, dat niet het totale gehalte aan ijzer maar inderdaad het gehalte aan fysiologisch werkzaam ijzer bij chlorose-inducerende omstandigheden sterk vermindert. Met andere woorden, ijzer wordt op de een of andere wijze inactief gemaakt in de plant, hetgeen ook bevestigd werd door experimenten van RORISON (1968). Hierbij bleek dat het ijzeregebrek niet ontstond door een tekort bij de opname: individuen van *Deschampsia flexuosa* (kalkmijndend) en *Scabiosa columbaria* (kalkminnend) werden gedurende zeven weken op een rendzina-bodem gekweekt; na analyse bleken beide soorten ongeveer evenveel ijzer te bevatten.

De verminderde beschikbaarheid van ijzer-ionen in de plant blijkt samen te hangen met een aantal factoren. Waarschijnlijk wordt onder invloed van een verhoogd bicarbonaat-, fosfaat- en eventueel ook calciumgehalte een verbinding gevormd die in staat is ijzer te inactiveren. Omtrent de chemische structuur van deze inactivator bestaat vooralsnog geen duidelijkheid (KINZEL, 1982). Bij een verhoogde fosfaatconcentratie ontstaat een verhoogd ijzergehalte in de stengels en de wortels, en een verlaagd ijzergehalte in de bladeren. TUBAIL (1974) schrijft dit toe aan het ontstaan van onoplosbare ijzerfosfaatverbindingen. OSERKOWSKI heeft echter al in 1933 aangetoond dat ijzerfosfaat goed oplost in organische zuren, waaruit geconcludeerd mag worden dat de immobilisering van ijzer berust op de vorming van andere verbindingen (KINZEL, 1982). Ook bicarbonaat speelt met zekerheid een rol in het tot stand komen van ijzertekorten. Aanvankelijk dacht men zelfs dat het optreden van chlorose direct terug te voeren was op de werking van het bicarbonaat-ion (KINZEL, 1982). BROWN ET AL. (1959) hebben echter aangetoond dat er altijd meer factoren in het geding zijn. Uit een door hen uitgevoerd experiment, waarbij de invloed van natriumchloride en natriumbicarbonaat op de opname van ijzer en fosfaat werd gemeten, bleek dat toevoeging van bicarbonaat aan de oplossing van fosfaat een verlaagde ijzeropname en een verhoogde fosfaatopname tot gevolg had. Een oplossing met bicarbonaat maar zonder fosfaat kon geen chlorose induceren.

GRIME & HODGSON (1969) vermoeden dat de verbinding die ijzer inactieveert in de plant tevens verantwoordelijk is voor de resistentie van calcifuge planten voor aluminium. Dit zou volgens hen een verklaring kunnen zijn voor het feit dat *Scabiosa columbaria*, die deze stof niet bevat (of niet kan vormen), zeer gevoelig is voor aluminiumvergiftiging en daardoor niet op kalkarme, zure bodems kan groeien. GRIME & HODGSON stellen dat kalkchlorose gezien moet worden als een expressie van fysiologische adaptatie aan zure bodems, alsmede een belang-

rijke ecologische factor bij het uitsluiten van bepaalde planten van kalkbodems.

*) Het verschijnsel dat bepaalde planten als gevolg van morfologische aanpassingen in staat zijn te groeien op periodiek uitdrogende (kalk-)bodems, zal niet besproken worden. SMITH (1980; naar SALISBURY, 1921) maakt in dit kader onderscheid tussen zogenaamde "physical calcicoles" en "chemical calcicoles"; de "physical calcicoles" betreft die soorten die morfologisch aangepast zijn, de "chemical calcicoles" betreft die soorten die fysiologisch aangepast zijn.

Summary

Ecophysiological aspects with respect to calcicole and calcifuge plants: a theoretical discussion.

Chalk grasslands of the alliance Mesobromion in the South of Limburg receive much attention; from 1980 on more than 50 papers on this ecosystem have been published in "Natuurhistorisch Maandblad" only. Nevertheless it is remarkable that in all these studies little or no attention has been paid to the questions why floristically the vegetation of chalk grasslands is characterized by those very species that occur, and which underlying factors determine the preference of specific species for calcareous soils.

In the article a theoretical discussion on the ecophysiological aspects regarding calcicole and calcifuge plants is presented. The literature study by Kinzel (1982) and several English papers proved to be of great interest. Both plant physiological and pedological investigations are necessary to elucidate the processes that determine the relation between plant and substrate. On the one hand the soil creates conditions to which the plant has adapted evolutionary, on the other hand the plant makes a choice from a range of possibilities offered by the soil.

In the first place a historical overview regarding the research that has been devoted to the question "calcicole-calcifuge" is given. Next, the differences in physiological mechanisms existing between plants growing on basic or acid soils are discussed for a number of soil factors, viz. acidity and absorption of nutritious substances, bicarbonate, calcium, magnesium, potassium, aluminium, iron, manganese and other trace elements, nitrogen, and finally phosphate. Lastly, the subject "calcicole-calcifuge" focuses on the phytopathological phenomenon lime-chlorosis. The consequences of limechlorosis for the plant and its ecological impact are considered.

Literatuur

BROWN, J.C., HOLMES, R.S. en L.O. TIFFIN, 1959. Hypothesis concerning iron chlorosis. *Proc. Amer. Soc. Soil Sci.*, 23, pg. 231-234.

- CHRISTENSEN, H.R., HARDER, P. en F.K. RAVN, 1909. Undersøgelser over Forholdet mellem Jordbundens Beskaffenhed og Kaalbroksvanpens Optraeden i Egnen mellem Aarhus og Silkeborg. *Tidsskr. f. Landbrugets Planteavl.*, 16. 430 pg.
- CLAPHAM, A.R., T.G. TUTIN & E.F. WARBURG, 1963. *Flora of the British Isles. Illustrations, Part II.*
- CLAPHAM, A.R., T.G. TUTIN & E.F. WARBURG, 1965. *Flora of the British Isles. Illustrations, Part III.*
- CLARKSON, D.T., 1969. Metabolic aspects of aluminium toxicity and some possible mechanisms for resistance. In: I.H. RORISON (ed.): "Ecological aspects of the nutrition of the plants". Oxford and Edinburgh. pg. 381-397.
- COOPER, A., 1976. The vegetation of the carboniferous limestone in South Wales. II. Ecotopic adaptation in response to calcium and magnesium. *J. Ecol.*, 64. pg. 147-155.
- ELLENBERG, H., 1974. *Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Scripta Geobotanica, Band 9. Göttingen.*
- EPSTEIN, E., 1972. *Mineral nutrition of plants. Principles and perspectives.* New York.
- GHORBAL, M.H., SALSAC, L. & C. GRIGNON, 1978. Action du calcium sur l'absorption du potassium en milieu acide par des racines excisées de plantes calcicoles ou calcifuges. *Physiol. Vég.*, 16. pg. 491-503.
- GHORBAL, M.H. & L. SALSAC, 1979. Localisation cellulaire du calcium dans les racines de plant calcicoles ou calcifuge: influence de la concentration en Ca^{++} du milieu de culture. *Physiol. Vég.*, 17. pg. 183-195.
- GRIME, J.P., 1965. The ecological significance of lime-chlorosis. An experiment with two species of *Lathyrus*. *New Phytol.*, 64. pg. 477-487.
- GRIME, J.P. & J.G. HOGSON, 1969. An investigation of the ecological significance of lime-chlorosis by means of large-scale comparative experiments. In: I.H. RORISON (Ed.): "Ecological aspects of the mineral nutrition of plants". Oxford and Edinburgh. pg. 67-99.
- JOHNSON, H.S. & O. SENDTNER, 1854. *Chemische Untersuchungen verschiedener Pflanzenaschen, Bodenarten und Gewässer und ihre Beziehungen zu gewissen Vegetationsverhältnissen in Bayern. Wöhler's, Liebig's und Kopp's Annalen d. Chemie und Pharm.*, 95. pg. 226-242.
- HENNEKENS, S. & J. SCHAMINEE, 1983. Een onderzoek naar de positie van de Wylré-akkers in een ontwikkeling van bemest bouwland naar eventueel krijthellinggrasland: De bodem. Doctoraalsverslag K.U. Nijmegen. 86 pg.
- KINZEL, H., 1982. *Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel.* Stuttgart. 534 pg.
- KIRKBY, E.A. & A.H. KNIGHT, 1977. Influence of the level of nitrate nutrition on ion uptake and assimilation, organic acid accumulation and cation-anion balance in whole tomato plants. *Plant Physiol.*, 60. pg. 349-353.
- KRIEBITZSCH, W.U., 1976. Bedingungen der Stickstoffmineralisation und der Nitratabbildung in sauren Waldböden Nordwestdeutschlands. Dissertation Universität Göttingen.
- LEE, J.A. & H.W. WOOLHOUSE, 1969. Root growth and dark fixation of carbon dioxide in calcicoles and calcifuges. *New Phytol.*, 68. pg. 247-255.
- LIN, W., 1979. Potassium and phosphate uptake in corn roots. Further evidence for an electrogenic H^{+}/K^{+} exchanger and an OH^{-}/P antiporter. *Plant Physiol.*, 63. pg. 952-955.
- LINK, H.F., 1789. *Florae Goettingensis specimen sistens vegetabilia saxo calcareo propria.* Dissertation Universität Göttingen.
- MENGEL, K., 1979. *Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze.* Stuttgart.
- NASSERY, H. & J.L. HARLEY (1969). Phosphate adsorption by plants from habitats of different phosphate status. I. Absorption and incorporation of phosphate by excised roots. *New Phytol.*, 68. pg. 13-20.
- OLSEN, C., 1923. Studies on the hydrogen ion concentration of the soil and its significance to the vegetation, especially to the natural distribution of plants. *Compt. Rend. Trav. Lab. Carlsberg*, 15. pg. 1-164.
- OLSEN, C., 1953. The significance of concentration for the rate of ion absorption by higher plants in water culture. IV. The influence of hydrogen ion concentration. *Plant Physiol.*, 6. pg. 848-858.
- OSERKOWSKY, J., 1933. Quantitative relation between chlorophyll and iron in green chlorotic pear leaves. *Plant Physiol.*, 8. pg. 449-468.
- RANDALL, P.J. & P.B. VOSE, 1963. Effects of aluminium on uptake and translocation of phosphorus by perennial ryegrass. *Plant Physiol.*, 38. pg. 403-413.
- RORISON, I.H., 1960a. Some experimental aspects of the calcicole-calcifuge problem. I. The effects of competition and mineral nutrition upon seedlings growth in the field. *J. Ecol.*, 48. pg. 585-599.
- RORISON, I.H., 1960b. The calcicole-calcifuge problem. II. The effects of mineral nutrition on seedlings growth in solution culture. *J. Ecol.*, 48. pg. 679-688.
- RORISON, I.H., 1968. The response to phosphorus of some ecologically distinct plant species. I. Growth rates and phosphorus absorption. *New Phytol.*, 67. pg. 913-923.
- SALISBURY, E.J., 1921. The significance of the calcicolous habit. *J. Ecol.*, 8. pg. 202-215.
- SCHAEFFER, F. & P. SCHACHTSCHABEL, 1979. *Lehrbuch der Bodenkunde.* Stuttgart. 394 pg.
- SMITH, C.J., 1980. *Ecology of the English Chalk.* London. 573 pg.
- THURMANN, J., 1849. *Essai phytostatique appliqué à la chaîne du Jura.* Bern.
- TUBAIL, K.M., 1974. Defektverbindungen und Fremdionen-Dotierung bei der Ausfällung von Eisen(II)- und Eisen(III)-Phosphaten. Dissertation Universität Göttingen.
- TURNER, R.G., 1969. Heavy metal tolerance in plants. In: I.H. Rorison (ed.): "Ecological aspects of the mineral nutrition of plants". Oxford and Edinburgh. pg. 399-410.
- UNGER, F., 1836. Über den Einfluss des Bodens auf die Verteilung der Gewächse, nachgewiesen in der Vegetation des nordöstlichen Tirol. Wien.