

1984

Waterbeheer Natuur Bos en Landschap

13/64

1

Standplaats en plant

---

## **Bepaling belangrijkste standplaatsfactoren**

Door:  
drs. G. van Wirdum  
ir. D. van Dam



**Studiecommissie Waterbeheer Natuur, Bos en Landschap**

---



1 **Standplaats en plant**

---

**Bepaling belangrijkste standplaatsfactoren**

Uitgevoerd door:  
Rijksinstituut voor Natuurbeheer

M.m.v.:  
Instituut voor Cultuurtechniek en Waterhuishouding, en Rijksuniversiteit Groningen

Door:  
drs. G. van Wirdum  
ir. D. van Dam



INHOUD

|                                                                                                                                       | <u>Blz.</u> |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------|
| VOORWOORD                                                                                                                             |             |
| INLEIDING EN ALGEHELE SAMENVATTING                                                                                                    | 1           |
| 1. <u>Beïnvloeding van de stikstofhuishouding door hydrologische factoren</u>                                                         | 5           |
| 1.1. Inleiding                                                                                                                        | 5           |
| 1.2. De stikstofkringloop                                                                                                             | 5           |
| 1.3. Beïnvloeding van de stikstofkringloop door redoxverhoudingen in de standplaats                                                   | 7           |
| 1.4. Beïnvloeding van de stikstofmineralisatie door de waterhuishouding                                                               | 9           |
| 1.5. Invloed van de waterhuishouding op stikstof-fixatie en denitrificatie en enkele studies van de stikstofhuishouding van hoogvenen | 13          |
| 1.6. Samenvatting                                                                                                                     | 14          |
| 1.7. Bibliografie                                                                                                                     | 15          |
| 2. <u>Redoxpotentiaal en zuurstofdiffusiesnelheid als ecologische factor</u>                                                          | 18          |
| 2.1. Inleiding                                                                                                                        | 18          |
| 2.2. Theoretische achtergrond bij redoxreacties                                                                                       | 18          |
| 2.3. Beïnvloeding van redoxprocessen door bodemwater                                                                                  | 20          |
| 2.4. Volgorde van oxidatie-reductieprocessen in de bodem                                                                              | 20          |
| 2.5. Invloed van redoxreacties op pH en ionengehalten in de bodem                                                                     | 24          |
| 2.6. Fysiologische verschijnselen onder invloed van geringe mogelijkheden voor zuurstofdiffusie                                       | 26          |
| 2.7. Fytotoxische verbindingen onder gereduceerde omstandigheden                                                                      | 27          |
| 2.8. Samenvatting                                                                                                                     | 28          |
| 2.9. Bibliografie                                                                                                                     | 29          |
| 3. <u>Beïnvloeding van de protonen-neutralisatie-capaciteit van ecosystemen door hydrologische factoren</u>                           | 34          |
| 3.1. Inleiding                                                                                                                        | 34          |
| 3.2. Definiëring van de protonen-neutralisatie-capaciteit                                                                             | 34          |

|      |                                                                             |    |
|------|-----------------------------------------------------------------------------|----|
| 3.3. | Processen die de P.N.C. beïnvloeden                                         | 35 |
| 3.4. | Invloed van de hydrologie op veranderingen van P.N.C.                       | 37 |
| 3.5. | Bibliografie                                                                | 39 |
| 4.   | <u>Chemische kenmerken van het grondwater in relatie tot de standplaats</u> | 40 |
| 4.1. | Inleiding                                                                   | 40 |
| 4.2. | Acquisitie van ionen door het grondwater                                    | 40 |
| 4.3. | Een eenvoudige typologie van grondwater                                     | 42 |
| 4.4. | Relatie tussen grondwaterchemie, bodemtypen en vegetatie                    | 45 |
| 4.5. | Samenvatting                                                                | 49 |
| 4.6. | Bibliografie                                                                | 49 |

## LIJST VAN VERSCHENEN RAPPORTEN

## VOORWOORD

Dit rapport maakt deel uit van de verslaglegging van de Studiecommissie Waterbeheer Natuur, Bos en Landschap (SWNBL).

De SWNBL is op 7 oktober 1982 ingesteld door de minister van Cultuur, Recreatie en Maatschappelijk Werk in overeenstemming met zijn ambtgenoten van Verkeer en Waterstaat en Landbouw en Visserij. De SWNBL heeft de opdracht een studie te verrichten naar de betekenis van het water, de waterhuishouding en het waterbeheer voor natuur, bos en landschap. Daarnaast zullen er aanbevelingen worden opgesteld voor inrichtings- en beheersmaatregelen op het gebied van natuur, bos en landschap in relatie tot de waterhuishouding. De duur van de gehele studie is bepaald op vijf jaar, ingaande 1 januari 1983.

Het studieveld van de SWNBL is breed en geschakeerd. De studie is daarom verdeeld in onderwerpen, die als afzonderlijke projecten worden uitgevoerd in opdracht van of in samenwerking met de commissie.

De studie wordt uitgevoerd in fasen, waarin steeds een samenhangend pakket van projecten behandeld wordt.

Deelrapporten leggen verslag van de afzonderlijke projecten. De verantwoordelijkheid voor de inhoud van deze rapporten berust bij de uitvoerende instanties.

Iedere fase van de studie wordt afgesloten met een interimrapport van de commissie, waarin de resultaten worden samengevat, de lijnen voor het vervolg van de studie worden uitgezet en waarin voor zover nodig de volgende fase van de studie wordt geprogrammeerd. De commissie is verantwoordelijk voor de tussentijdse rapportages, de interimrapporten en voor het eindrapport van de totale studie. Deelrapporten en interimrapporten worden als twee doorlopende series genummerd. Een overzicht van de reeds verschenen rapporten is als bijlage aan dit deelrapport toegevoegd.



## INLEIDING EN ALGHELE SAMENVATTING

In de vraagstelling van project 1 van de SWNBL speelt het begrip "standplaats" een belangrijke rol als denkbeeldig knooppunt in het relatienetwerk regionale waterhuishouding-bescherming van bedreigde plantesoorten. Het begrip standplaats staat voor een praktisch concept dat in de plaats treedt van moeilijk technisch operationeel te maken begrippen als "milieu", "fysiologisch werkzame factor" etc. Het is de kleinste in een bepaald verband daadwerkelijk als eenheid beschouwde omgeving van de plant(ewortels). De concrete grootte en omgrenzing van een standplaats hangen derhalve af van in een gegeven verband gemaakte keuzen met betrekking tot de beschouwingswijze en beschikbare meettechnieken en -gegevens. Met het begrip standplaatsfactor wordt vervolgens een variabele eigenschap van de standplaats bedoeld, waaraan een statistisch verklarend kenmerk ontleend kan worden met betrekking tot de bestaansvoorwaarden van deelorganismen, i.e. planten. Dit wil derhalve zeggen dat het extern fysiologisch milieu van de planten (mede) bepaald wordt door deze standplaatsfactoren.

Ten aanzien van de rol van de standplaats als knooppunt in het eerdergenoemde relatienetwerk, is de doelstelling in project 1 geweest standplaatsfactoren te noemen, waarvan de waarde in hoge mate (mede) wordt bepaald door de waterhuishouding. Enerzijds is hierbij gedacht aan een verdere feitelijke invulling van een door Van Wirdum in enige publikaties beschreven conceptueel model, anderzijds werd nadrukkelijk aandacht gevraagd voor een fysische en chemische beschouwing van de processen waardoor de waterhuishouding in verband staat met mineralen-, vocht- en luchthuishouding van de bodem, en daardoor met complexen van standplaatsfactoren.

Volgens het conceptuele model van Van Wirdum kunnen de meeste voor de natuurbescherming belangrijke planten, de "doelorganismen", ruwweg als groep worden onderscheiden door een zekere behoefte en tolerantie t.o.v. water en voedingsstoffen, alsmede een slechts beperkte verdraagzaamheid voor sterke fluctuaties in de beschikbare hoeveelheden hiervan, te vertalen als een behoefte aan bufferend vermogen in de standplaats. Volgens zijn argumenten zou er in veel gevallen een overeenkomstige reactiehiërarchie bestaan, in die zin dat:

- kleine veranderingen in de waterhuishouding in een relatief kalkrijke omgeving reeds zeer ernstige gevolgen kunnen hebben voor de natuurbescherming door de gevoeligheid van de meest bedreigde plantesoorten voor veranderingen in het bufferend vermogen van de standplaats. Dat effect zou vertraagd kunnen optreden;
- wat grotere veranderingen in de waterhuishouding in een organisch-stofrijke omgeving grote gevolgen kunnen hebben voor de natuurbescherming door de vergroting van de beschikbaarheid van minerale voeding, die, in combinatie met een goede vochtvoorziening, leidt tot dominantie van weinige, algemene en niet bedreigde plantesoorten en het verdwijnen van overige

- soorten. Dit is een tijdelijk, maar langdurig effect en de oorspronkelijke waarde wordt niet hersteld;
- ten slotte waterhuishoudkundige veranderingen, die zo groot zijn, dat aan de gemiddelde vochtbehoefte van planten niet meer volledig kan worden voldaan in het algemeen zouden leiden tot het verdwijnen van eventueel nog aanwezige vochtindicatoren.

In een effectvoorspellingsstudie van het RIN is dit conceptuele model uitgewerkt tot een operationeel model met beslissingsregels en dosis-effect-formules. Dit operationele model is in hoofdzaak bedoeld om de mogelijkheid van toepassing aan te geven. De keuze van regels en formules is zeer voorlopig. Van Wirdum geeft zelf aan dat voor de laatste twee aspecten, voedingsstoffen en water, in principe bruikbare rekenmodellen bestaan met een goede fysische en chemische achtergrond.

Een hiaat lijkt te bestaan met betrekking tot het aspect "bufferend vermogen", dat nu juist zo'n belangrijke rol zou spelen in relatie tot de meest bedreigde plantesoorten.

In het conceptuele model wordt, tegen de achtergrond van veel maar niet volledig behandelde gegevens, aannemelijk gemaakt dat dit bufferend vermogen samenhangt met de chemische karakteristiek van de waterige oplossing waarmee de standplaats wordt of werd gevoed. Bovendien zou deze karakteristiek goed zijn te beschrijven door een ordening van watertypen op grond van hun verwantschap, voor wat betreft de ionencompositie, met drie hoofdtypen van het water in de zgn. "kringloop van water", nl. regenwaterachtig, grondwaterachtig en zeewaterachtig. Hierdoor zou in een eventueel hydrologisch modelgedeelte niet per se de chemische samenstelling berekend behoeven te worden, doch eventueel volstaan kunnen worden met het aandeel van de hoofdwatertypen in de waterbalans van de standplaats. Een praktische en meettechnische versimpeling kan worden aangebracht doordat de genoemde verwantschappen reeds vrij betrouwbaar kunnen worden afgeleid met behulp van de soortelijke elektrische geleiding van het water en de concentraties van calcium en chloride daarin, gecombineerd tot een ionenratio, IR, ook wel omschreven als "relatief calciumgehalte". Er zijn aanwijzingen dat de meest bedreigde soorten gebonden zijn aan plaatsen waar dit relatieve calciumgehalte hoog is en daardoor een verwantschap met het chemische type "grondwaterachtig" aangeeft, en nog meer in het bijzonder waar dit water zich kan mengen met water van een regenwaterachtig type. Hierdoor zou de term bufferend vermogen in het eerdere deel van deze tekst kunnen worden vertaald als "mate van beïnvloeding door relatief kalkrijk grondwater". Behalve bij onderzoek vanuit het RIN is vooral bij onderzoek vanuit het ICW en de RUG onder leiding van resp. Kemmers en Grootjans veel feitenmateriaal verzameld dat verbanden demonstreert tussen het voorkomen van verschillende plantesoorten en de aangeduide watertypen, terwijl in hun onderzoek ook wordt ingegaan op processen in de standplaats die voor de gevonden relaties bepalend zijn. Het bleek nog niet goed mogelijk de resultaten van die onderzoeken reeds in de eerste fase van de SWNBL in een samenvattend

overzicht te rapporteren. In het nu gepresenteerde rapport ontbreekt deze inbreng dan ook nog grotendeels. De ontsluiting van dit onderzoek is echter in volle gang.

De overige onderdelen van het onderzoek zijn uitgevoerd als een bureaustudie, waartoe ir. D. van Dam vijf maanden bij het RIN werd aangesteld onder leiding van drs. G. van Wirdum. Zijn werk valt uiteen in een bodemchemisch gedeelte en in een bespreking van de chemische kenmerken van grondwater. Over deze onderdelen is in vier hoofdstukken in dit rapport verslag gedaan. Elk hoofdstuk is afzonderlijk voorzien van een inleiding, een samenvatting in een bibliografie met betrekking tot het besproken onderwerp.

In het meer bodemchemische onderzoekdeel is in drie hoofdstukken een bespreking gegeven van de verbanden tussen de waterhuishouding enerzijds en redoxcondities, protonenneutralisatie en stikstofhuishouding anderzijds, waarbij in algemene zin de voor planten belangrijke factoren zijn genoemd. Deze bespreking onderstreept vooral de complexiteit van de standplaats en grote divergentie die het gevolg is van een "fysische" analyse van de invloed van de waterhuishouding. Voor echte effectvoorspellingen bij verandering zijn dan ook zowel over de bodem als over de fysiologie van de planten veel, meestal niet bekende, gegevens vereist om een gedetailleerde berekening toe te staan. Toch bieden juist deze fysische en chemische gegevens een min of meer onafhankelijke mogelijkheid na te gaan of de impliciet veronderstelde mechanismen van het gegeneraliseerde model ook "werkelijk" bestaan. Een dergelijke benadering leidt tot een bevestigend antwoord, hoewel over de verhouding van belangrijkheid weinig nauwkeurige uitspraken te doen zijn. Met betrekking tot de chemische kenmerken van het grondwater komt Van Dam tot de conclusie dat reeds met een beperkt aantal kenmerken een betrekkelijk grote spreiding die ecologisch relevant lijkt, kan worden beschreven. In zijn argumentatie gaat hij uit van een theoretische beschouwing over de acquisitie van ionen in grondwater. Er blijkt nog slechts weinig literatuur te bestaan waarin de samenhang van grondwatertypen met de vegetatie op een enigszins gedetailleerde wijze is geïnterpreteerd en besproken. Voor het vervolg van de SWNBL-studie bestaan op het terrein van project 1 verscheidene lacunes, waarvan aan enkele zeker nadere aandacht zal moeten worden besteed. Dit betreft:

- het op één lijn brengen van de gebruikte watertypologieën en vervolgens uitvoeren van een literatuurstudie naar het verband tussen het voorkomen van verschillende plantesoorten en verschillende watertypen;
- het uitwerken van een praktische maat om vast te stellen wanneer met elk van de drie in deze inleiding genoemde reacties rekening gehouden moet worden;
- het verzamelen van bruibare rekenmodellen ter beschrijving van de processen in de standplaats, voor het geval dat een causaal-analytische benadering wordt voorgestaan;
- het geven van een overzicht, waarin voor een beperkte selectie van natuurgebieden een beschrijving wordt gegeven van alle kenmerken die nodig zijn om de afhankelijkheid van de gebruikerswaarde voor de natuurbescherming ten opzichte van

(veranderingen in) de waterhuishouding vast te stellen volgens een geprefereerde modelbenadering. Hierdoor zal het mogelijk zijn in concreto na te gaan hoe bij de kartering resp. in project 4 kan worden ingehaakt op de resultaten van project 1.

## 1. BEÏNVLOEDING VAN DE STIKSTOFHUISHOUDING DOOR HYDROLOGISCHE FACTOREN

### 1.1. Inleiding

Een belangrijk aspect van de invloed van veranderingen in de waterhuishouding op vegetaties hangt samen met beïnvloeding van de stikstofhuishouding van ecosystemen. Voordat de beschikbaarheid van water voor de vegetatie noemenswaardig wordt beïnvloed, treden er grote veranderingen op in de zuurstofhuishouding en de oxidatie-reductie-omstandigheden.

Stikstoftransformaties hangen zeer nauw samen met redoxcondities en ook de input en output van stikstofverbindingen worden hierdoor sterk beïnvloed. Naast de koolstofhuishouding, die over het algemeen de grootste rol speelt bij het tot stand komen van de pH van de bodem, speelt in tweede instantie de stikstofhuishouding hierbij een belangrijke rol. Zonder in te gaan op factoren die de waterhuishouding bepalen, wordt in het volgende een kort overzicht gegeven van de beïnvloeding door hydrologische factoren van de stikstofhuishouding in de bodem en de betekenis hiervan voor de vegetatie.

### 1.2. De stikstofkringloop

De stikstofkringloop in ecosystemen is uitermate complex. Een schematische weergave van stikstoftransformaties is weergegeven in figuur 1 (naar Ellenberg 1977).

De grootste hoeveelheden N bevinden zich in humus en in de atmosfeer. Wat levende organismen betreft zijn vooral groene planten en bodem-micro-organismen belangrijk, die nitraat- en ammoniumionen uit de bodemoplossing opnemen. In de bodemoplossing is weliswaar meestal slechts weinig minerale stikstof aanwezig, maar de voorraad kan steeds aangevuld worden door mineralisatie van organische stof.

Atmosferische  $N_2$  kan door micro-organismen gereduceerd worden tot  $NH_4^+$  ( $N_2$ -fixatie), eventueel in symbiose met hogere planten. Zonder symbiontische stikstofbinding zijn hogere planten voor het overgrote deel aangewezen op nitraat- en ammoniumionen voor hun eiwitsynthese.

Bij mineralisatie (eiwit-decompositie) van organische stof ontstaan ammoniumionen, die bij nitrificatie worden geoxideerd tot nitriet en verder tot nitraat. Bij denitrificatie kan nitraat weer worden omgezet in  $N_2$ .

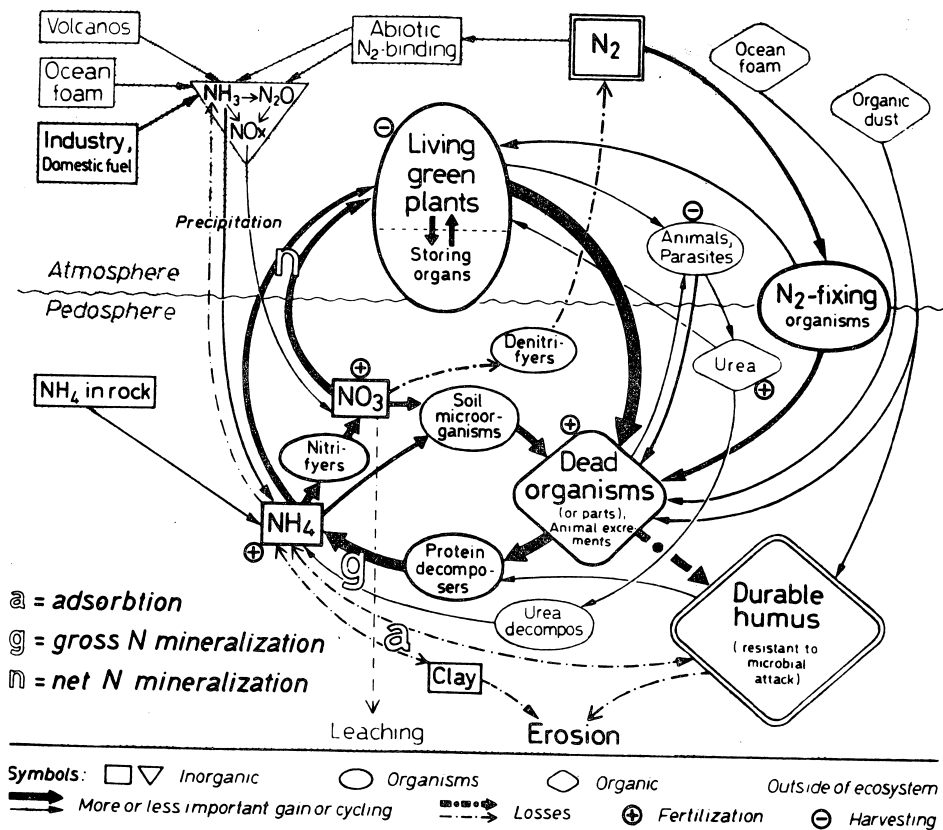


Fig. 1. Nitrogen cycling and flow in a terrestrial ecosystem dominated by green plants. The "plant-internal" N cycling is not represented in detail. The "ecosystem-internal" N cycling mainly comprises ammonification (protein decomposition), nitrification and uptake by plants or soil micro-organisms. The latter are superior to higher plants concerning  $\text{NH}_4$  and  $\text{NO}_3$  consumption. Therefore, the net N mineralisation (n) which can be evaluated by the "incubation method" is lower than the gross N mineralisation (g). Detritivorous animals, sometimes important by accelerating the breakdown of proteins, are not especially mentioned in the graph. Herbivorous and carnivorous animals, as well as parasites, usually play a small part in the ecosystem-internal N cycling. 8-12 times more nitrogen than that cycling in living and dead organisms is bound as an ingredient of the durable humus in the soil. This "ecosystem internal N loss" normally is more than balanced by inputs from outside. The input of fixed N into the ecosystem is most effectively done by free-living or symbiotic bacteria, by ocean spray, and by the weathering of rocks or clay containing  $\text{NH}_4$  instead of K. The abiotic  $\text{N}_2$ -binding (e.g. by lightning) and other inorganic sources are of nearly no importance. Industry and domestic fuel contribute more and more to the natural input. Manure

and chemical fertilizers normally replace the N removed from the ecosystem by harvesting, but sometimes exceed the balance. The output is mainly effected by denitrification and by erosion of humus or clay.  $\text{NO}_3$  may be lost through leaching, whereas  $\text{NH}_4$  is absorbed by humus or other soil colloids. During protein decomposition, some  $\text{NH}_4$  may escape into the air.

### 1.3. Beïnvloeding van de stikstofkringloop door redox-verhoudingen in de standplaats

De input en output van stikstof en de onderlinge transformaties van verschillende stikstofverbindingen in ecosystemen zijn sterk afhankelijk van de oxidatie-reductietoestand en daardoor van de waterhuishouding van de bodem (Isirimah & Keeney 1973, Miller & Johnson 1964, Van Schreven 1967, Tusneem & Patrick 1971, Zimenko & Misnik 1970, Clark & Rosswall 1981).

Oxidatie van stikstofverbindingen gaat in het algemeen gepaard met verzuring en reductie van stikstofverbindingen met consumptie van  $\text{H}^+$ -ionen. Onder natte, gereduceerde omstandigheden zal de minerale stikstof voornamelijk aanwezig zijn als  $\text{NH}_4^+$ , en in goed geaëreerde bodems als  $\text{NO}_3^-$ .

Redoxreacties in waterige systemen zijn echter behalve van de redoxpotentiaal ook afhankelijk van de pH en hierdoor zal bij een dalende redoxpotentiaal in zure bodems eerder evenwicht met  $\text{NH}_4^+$  optreden dan bij bodems met een hogere pH, waar langer evenwicht met  $\text{NO}_3^-$  gehandhaafd kan blijven. Bij hoge pH zal onder sterk gereduceerde omstandigheden toch  $\text{NH}_4^+$  voorkomen, maar er bestaat dan een grote kans op output van stikstof in de vorm van  $\text{NH}_3$ :

$$\text{NH}_4^+ \rightleftharpoons \text{NH}_3(\text{g}) + \text{H}^+ \quad \log K = -11.04.$$

Hoewel bovenstaande reactie (bij verloop naar rechts) een dalende pH veroorzaakt, wordt de protonen-neutralisatie-capaciteit (P.N.C.) meestal verhoogd, nl. in die gevallen waarin stikstof het systeem is binnengekomen in een minder gereduceerde vorm dan  $\text{NH}_3$ . De P.N.C. van een systeem wordt hierbij gedefinieerd als de hoeveelheid protonen (toegevoegd met de conjugate base van een sterk zuur) die nodig is om de pH van het systeem in evenwicht te brengen met pH 3 en met een hoge standaard oxidatie-reductietoestand (zie hoofdstuk over P.N.C.). Als het systeem bijvoorbeeld door overstroming tijdelijk is onderworpen aan omstandigheden met een lage redoxpotentiaal, kan nitraat gereduceerd worden, waarbij stikstof als  $\text{NH}_3$  of  $\text{N}_2$  en  $\text{N}_2\text{O}$  kan ontwijken. Na afloop van de overstroming, na terugkeer naar redoxcondities waarbij de minerale stikstof weer aanwezig is als nitraat, zal de P.N.C. zijn gestegen. Een gedeelte van de gereduceerde stikstofverbindingen kan immers niet meer in het systeem worden geoxideerd, omdat deze stikstof inmiddels in gasvormige, meer gereduceerde vorm is ontweken.

In goed geaëreerde bodems zal de minerale stikstof voornamelijk voorkomen als nitraat, wat met het percolatiewater kan uitspoelen. Onder dergelijke omstandigheden kan de stikstofkringloop gemakkelijk aanleiding geven tot verzuring en daling van de P.N.C., nl.

in die gevallen waarin stikstof het systeem is binnengekomen in een minder geoxideerde vorm dan nitraat. De invloed van redox-potentiaal en pH op de evenwichtsconcentratie van o.a.  $\text{NH}_4^+$  en  $\text{NO}_3^-$  wordt gegeven in figuur 2 (Lindsay 1979). Uit NO kunnen de thermodynamisch meer stabiele verbindingen  $\text{N}_2\text{O}$  en  $\text{N}_2$  ontstaan. Chemische denitrificatie kan dan ook hoofdzakelijk optreden in het traject waar  $\text{pe}+\text{pH}$  ligt tussen 13 en 15, vooral bij een niet te hoge pH. Wisselende redoxpotentiala, waarbij  $\text{pe}+\text{pH}$  in het traject 13-15 komt, kan aanleiding geven tot een verhoogde denitrificatie. In de bodem is trouwens van plek tot plek de mogelijkheid tot handhaving van verschillende redoxpotentialen aanwezig, zoals in scheuren en in het binnenste van structuurelementen.

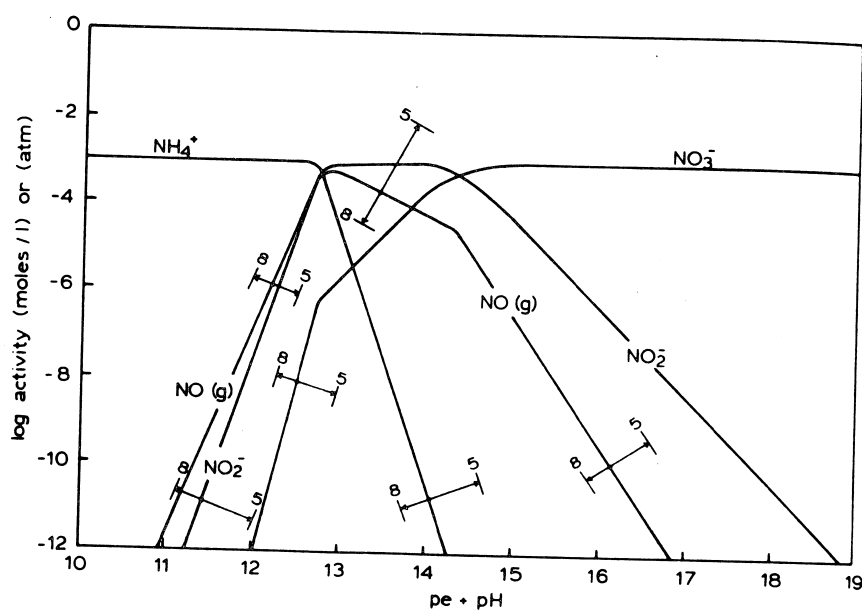
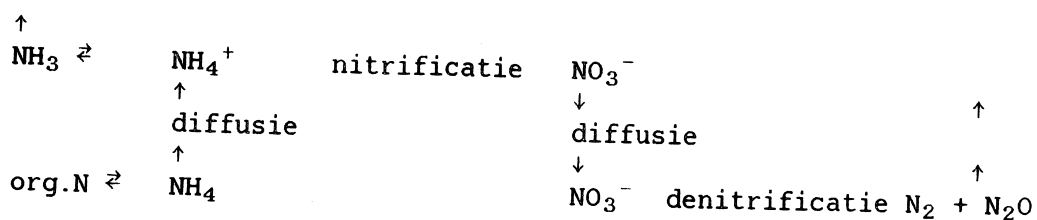


Fig. 2. The effect of redox on the nitrogen species in equilibrium with total nitrogen at  $10^{-3}\text{M}$  when nonequilibrium with  $\text{N}_2(\text{g})$ ,  $\text{N}_2\text{O}^\circ$  and  $\text{N}_3^-$  are recognized. Drawn at pH 7 with modifications for pH 5 and 8.

Door diffusie, samen met ruimtelijke verschillen in redoxpotentiala, kunnen oxidatie-reductieprocessen verlopen die anders snel beëindigd zouden zijn, zoals denitrificatie (Reddy e.a., 1976, 1980). In onderstaand schema geeft de stippellijn de scheiding aan tussen hogere (boven) en lagere (beneden) redoxpotentiala.



#### 1.4. Beïnvloeding van de stikstofmineralisatie door de waterhuishouding

De mineralisatie van organische stof, waarbij naast  $\text{CO}_2$ , water en metaalkationen ook minerale stikstof- en fosfaatverbindingen ontstaan, is sterk afhankelijk van de vochtspanning in de bodem. Miller & Johnson (1964) vonden dat de mineralisatie bij de pF-waarden hoger dan 3.5 sterk verminderde en boven pF 2.5 was vrijwel alleen  $\text{NO}_3^-$  aanwezig en bijna geen  $\text{NH}_4^+$ . Bij pF0, dus bij verzadiging van de grond met water, vond nog een sterke mineralisatie plaats en was de  $\text{CO}_2$ -produktie nog niet verminderd vergeleken met beter geaëreerde omstandigheden. Onder natte, anaërobe omstandigheden verloopt de mineralisatie van organische stof meestal minder snel dan in vochtige bodems met een betere zuurstofvoorziening; anaërobe condities zijn karakteristiek voor veenvorming. De netto-stikstofmineralisatie wordt sterk beïnvloed door het grondwaterregime. Metingen aan stikstofmineralisatie kunnen geschieden met methoden zoals omschreven door Eno (1960) en Gerlach (1973). Hierbij worden polyethyleen zakjes gevuld met grond, waardoor gevormde  $\text{NO}_3^-$ -ionen en  $\text{NH}_4^+$ -ionen niet meer opgenomen kunnen worden door de vegetatie. De zakjes kunnen naar believen onder standaardomstandigheden of in het veld worden geïncubeerd. Het verschil tussen de hoeveelheid minerale stikstof voor en na de incubatie is een maat voor de netto-stikstofmineralisatie. Gerlach (1978) vergeleek de netto-stikstofmineralisatie van een bodem bij grondwaterstanden van 0-3 cm, 20 cm en 180 cm. Het stikstofaanbod, bepaald d.m.v. incubatie-experimenten in situ, bedroeg resp. 6.0, 15.3 en 97.7 kg N/ha in een periode van 10 weken en kwam goed overeen met de opname van stikstof door *Bromus racemosus*.

De netto-stikstofmineralisatie is in natte Alnetum-vegetaties met *Carex acutiformis* veel geringer dan in iets beter ontwaterde Alnetum-standplaatsen (Janiesch 1978, 1980). Bovendien ontstaat bij de mineralisatie in het eerste geval vrijwel alleen  $\text{NH}_4^+$  en in het tweede geval voornamelijk  $\text{NO}_3^-$ . Janiesch (1980) onderzocht enkele soorten uit Alnetum-vegetaties op hun mogelijkheden voor maximale groei bij verschillende  $\text{NO}_3^-$ - en  $\text{NH}_4^+$ -concentraties, waarvan de resultaten zijn weergegeven in onderstaande tabel.

Grootjans (1979) bepaalde de netto-stikstofmineralisatie in graslanden met een *Cirsio-Molinietum*- en een *Lolio-Cynosuretum*-vegetatie bij kunstmatige verlaging van de grondwaterstand. *Parnassia palustris* en *Carex dioica* bleken hierbij uit het *Cirsio-Molinietum* te verdwijnen. Door de grondwaterstands daling trad een sterk verhoogde netto-stikstofmineralisatie op (onder natte omstandigheden 20-50 kg N.ha<sup>-1</sup>.a<sup>-1</sup>, bij grondwaterstands verlaging oplopend tot 250 resp. 500 N.ha<sup>-1</sup>.a<sup>-1</sup> voor de *Cirsio-Molinietum* en *Lolio-Cynosuretum* standplaats). Meer detailinformatie over de invloed van de waterhuishouding op de stikstofmineralisatie bij *Cirsio-Molinietum*- en *Calthion*-vegetaties is ten behoeve van deze studie door Grootjans samengevat.

| Soort                      | Concentratie in<br>mmol/l |                 | Maximale activiteit<br>van nitraatreductase<br>$\mu\text{mol/h. g}$ vers gewicht |
|----------------------------|---------------------------|-----------------|----------------------------------------------------------------------------------|
|                            | $\text{NO}_3^-$           | $\text{NH}_4^+$ |                                                                                  |
| <i>Carex pseudocyperus</i> | -                         | 3.0             | 0.15                                                                             |
| <i>Carex hudsonii</i>      | 0.5                       | 5.0             | 0.35                                                                             |
| <i>Carex acutiformis</i>   | 1.0                       | 3.5             | 0.98                                                                             |
| <i>Cirsium palustre</i>    | 1.0                       | 1.5             | 0.87                                                                             |
| <i>Carex elongata</i>      | 2.5                       | 2.0             | 2.13                                                                             |
| <i>Carex remota</i>        | 5.0                       | 1.0             | 5.39                                                                             |
| <i>Ribes sylvestris</i>    | 7.5                       | 1.0             | 6.89                                                                             |
| <i>Lamium galeobdolon</i>  | 7.5                       | -               | 10.15                                                                            |
| <i>Urtica dioica</i>       | 15.0                      | -               | 16.38                                                                            |

Tabel 1. Maximale groei van 9 soorten bij de door Janiesch (1980) gebruikte concentraties van  $\text{NO}_3^-$  en  $\text{NH}_4^+$  en de hierbij geconstateerde maximale activiteit van nitraatreductase.

De stikstofhuishouding van Mesobrometum, Molinietum, Caricetum davallianae en Schoenetum nigricantis vegetaties is bestudeerd door Léon (1968), terwijl Williams (1968) ook Arrhenatheretum en overgangen daarvan naar Calthion-vegetaties onderzocht op de relaties tussen water- en stikstofhuishouding. Uhlelova e.a. (1969) bestudeerden ook hoogproductieve vegetaties met Glyceria maxima. Ook Meyer (1957), die de stikstofhuishouding van rietlanden en natte weilanden bestudeerde en Yerly (1970), die ook kleine-zeggevegetaties bestudeerde, bespreken de invloed van de waterhuishouding op de stikstofmineralisatie. Ellenberg (1977) heeft een overzicht gegeven van de door middel van mineralisatie-experimenten bepaalde beschikbaarheid van stikstof in verschillende vegetatietypen. De netto N-mineralisatie blijkt volgens dit overzicht uiteen te lopen van 0-5 kg N.ha<sup>-1</sup>.a<sup>-1</sup> in hoogvenen en kleine-zeggevegetaties, tot maximaal ongeveer 40 kg N.ha<sup>-1</sup>.a<sup>-1</sup> in Molinietum-vegetaties en tot meer dan 200 kg N.ha<sup>-1</sup>.a<sup>-1</sup> in Calthion-vegetaties met Cirsium oleraceum. Ook over de vorm ( $\text{NO}_3^-$  of  $\text{NH}_4^+$ ) waarin stikstof ter beschikking komt worden door Ellenberg in dit overzicht indicaties gegeven.

Dit is een belangrijk aspect van de stikstofhuishouding, omdat opname van  $\text{NO}_3^-$  dan wel  $\text{NH}_4^+$  grote ecofysiologische consequenties zou kunnen hebben (Raven & Smith 1976, Kirkby 1981).

Uit het door Ellenberg (1977) gegeven overzicht komt duidelijk naar voren dat er bij hoge waarden voor de netto N-mineralisatie vooral sprake is van nitraat en bij lage waarden van ammonium. De figuren 3a en 3b geven de door Williams (1968) bepaalde netto-stikstofmineralisatie weer, waarbij aërobe omstandigheden (3a) zijn vergeleken met overstroming van de bodem (3b). In beide gevallen zijn een controle en toevoeging van 30 mg N als ammoniumsulfaat, als asparagine en als kaliumnitraat vergeleken.

In al deze gevallen komt duidelijk naar voren dat onder de meer aërobe condities veel meer  $\text{NO}_3^-$  ontstaat. Vooral omdat de lucht- en waterhuishouding en ook de warmtehuishouding seizoenfluctuaties vertonen, is dit ook bij de stikstofmineralisatie en -beschikbaarheid het geval (o.a. Davy & Taylor 1974).

In figuur 4 wordt een illustratie gegeven van het verloop van de stikstofmineralisatie en stikstofgehalten gedurende een jaar in 3 meer of minder goed ontwaterde Alnetum standplaatsen (Janiesch 1978).

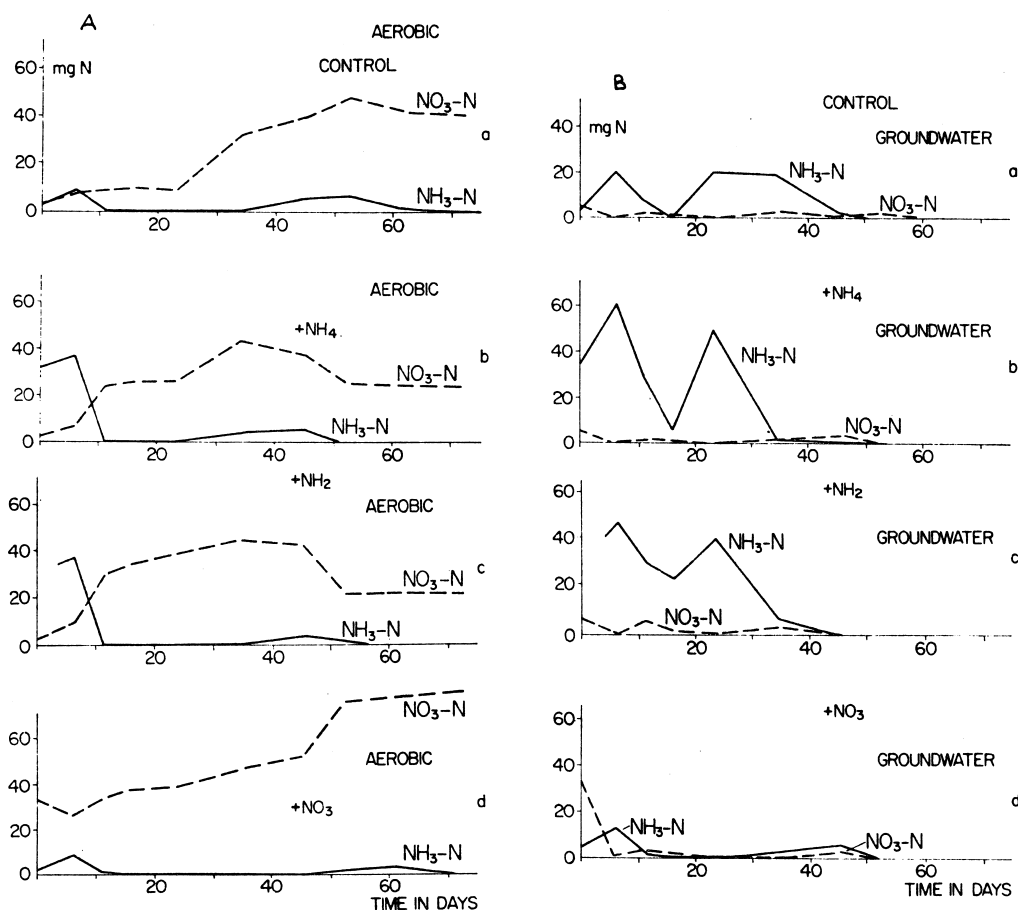


Fig. 3a. The wet soil, nitrogen relations when flooded.

Fig. 3b. The wet soil, nitrogen relations in aerobic conditions.

Bij het bepalen van de stikstofmineralisatie d.m.v. incubatie-experimenten verstoort men in ernstige mate de structuur van de bodem, waardoor grote veranderingen in luchthuishouding en redoxpotentiaal kunnen optreden. De nitrificatie zal hierdoor in het algemeen worden bevorderd. Bij het bestuderen van de effecten van de waterhuishouding op de beschikbaarheid van stikstof voor de vegetatie en de hiermee samenhangende verschillen in botanische samenstelling zullen betere methoden dan de tot nu toe veelal gebruikte incubatiemethoden ontwikkeld moeten worden. Zo is uit de figuren 4a en 4b al zonder meer te constateren dat de actuele nitraat- en ammoniumgehalten en de gegeven netto nitraat- en ammoniummineralisatie op vele punten tegenstrijdig zijn; terwijl voor sommige perioden een negatieve mineralisatie is bepaald, blijkt het actuele ammoniumgehalte sterk te zijn gestegen. Ondanks deze kritiek zijn met de traditionele incubatiemethoden veel gegevens verkregen die onderling vergelijkbaar zijn en het inzicht in de stikstofhuishouding van natuurlijke standplaatsen van planten zeer verdiept hebben.

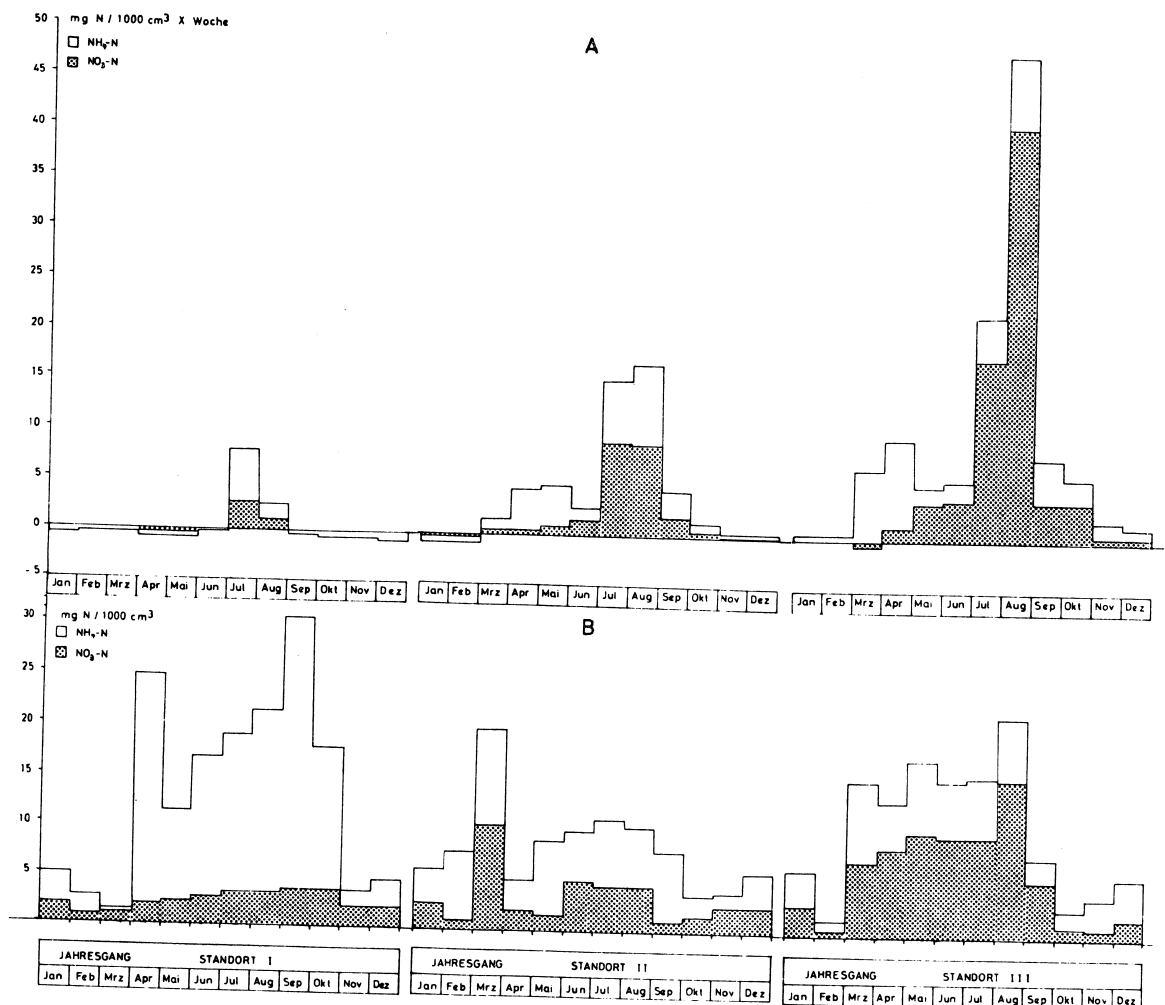


Fig. 4. A. Netto Stickstoffmineralisationsraten der Böden eines *Carici elongatae*-*Alnetum* an drei verschiedenen Standorten im Verlauf eines Jahres.  
 B. Aktueller Mineralstickstoffgehalt der Böden eines *Carici elongatae*-*Alnetum* an drei verschiedenen Standorten im Verlauf eines Jahres.

1.5. Invloed van de waterhuishouding op stikstoffixatie en denitrificatie en enkele studies van de stikstofhuishouding van hoogvenen

Niet alleen de stikstofmineralisatie en nitrificatie c.q. ammoniëfixatie is afhankelijk van de waterhuishouding, ook de stikstof-fixatie hangt samen met hydrologische factoren. Sprent (1972) vond dat symbiontische stikstoffixatie duidelijk vermindert bij hoge vochtspanningen. Waughman & Bellamy (1972a+b) onderzochten de acetyleen-reductieactiviteit (die een maat is voor de  $N_2$ -fixatie; Rice & Paul 1971) in een traject van het ombrotrofe centrum van een hoogveengebied naar de minerotrofe randen en constateerden hierbij een toename van de  $N_2$ -fixatie met een factor 20 (ongeveer van 0,5 naar 10 kg  $N \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$ ). In het minerotrofe gebied waren o.a. aanwezig *Scorpidium scorpioides*, *Drepanocladus revolvens*, *Carex lasiocarpa* en *Carex echinata*, in het ombrotrofe centrum van het gebied o.a. *Rhynchospora alba*, *Drosera rotundifolia*, *Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum pulchrum* en *Sph. rubellum*, terwijl *Sph. papillosum* over de gehele sequentie voorkwam.

Basilier e.a. (1978) constateerden onder minerotrofe omstandigheden een grote stikstoffixatie in een veengebied. Waughman & Bellamy (1980) onderzochten een groot aantal veengebieden met betrekking tot de acetyleenreductie-activiteit en komen tot een stikstoffixatie in ombrotroof veen van gemiddeld 7 kg  $N \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$  en tot 21 kg  $N \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$  in rijkere venen.

In fig. 5 worden resultaten van het onderzoek van Waughman & Bellamy (1980) geïllustreerd. Hieruit blijkt ook dat de in het algemeen lage stikstoffixatie in hoogvenen niet in belangrijke mate door opname van  $NH_4^+$  gecompenseerd wordt. De hoge  $NH_4^+$ -concentraties in de armste venen gaan gepaard met een naar verhouding geringe opname door de vegetatie.

Het is erg moeilijk een volledige stikstofbalans van door grondwater beïnvloede ecosystemen op te stellen, omdat veel verschillende stikstofverbindingen en transportwegen van belang kunnen zijn. Hemond (1983) stelde een stikstofbalans op voor een hoogveen en bepaalde consequenties van input en output van verschillende stikstofverbindingen voor de  $H^+$ -ionenbalans.

De denitrificatie-flux kan hierbij gemakkelijker gemeten worden als de reductie van nitraat door toevoeging van acetyleen gestopt wordt bij de vorming van  $N_2O$  (Yoshinari e.a. 1977), zodat er geen  $N_2$  ontstaat.

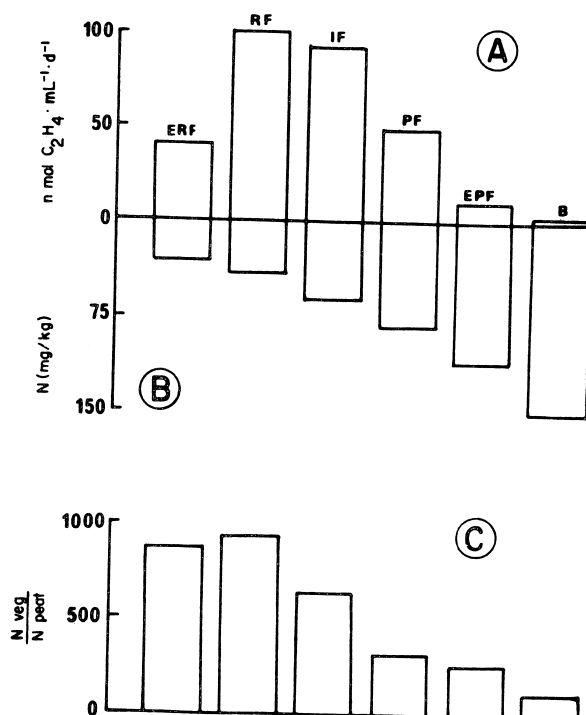


Fig. 5. Summary of the nitrogen balance in different mire types along the fen-bog ecocline:

- A: nitrogenase activity in peat;
- B:  $\text{NH}_4^+$ -N concentration in peat;
- C: the ratio of total nitrogen in vegetation to the soluble  $\text{NH}_4^+$ -N in peat;
- ERF: extreme rich fen;
- RF: rich fen;
- IF: intermediate fen;
- PF: poor fen;
- EPF: extremely poor fen;
- B: bog.

#### 1.6. Samenvatting

Grondwaterstands dalingen beïnvloeden de stikstofkringloop in een ecosysteem zeer ingrijpend. De input via N-fixatie en output in de vorm van  $\text{NH}_3$ ,  $\text{N}_2\text{O}$  en  $\text{NO}_3$  van stikstof worden beïnvloed, waardoor permanente veranderingen in het  $\text{H}^+$ -ionenbudget van het systeem ontstaan. Bij de eenmalige aanpassing aan de nieuwe redoxcondities zal eerst ook al in belangrijke mate oxidatie van N-verbindingen zijn opgetreden. Niet alleen de tijdelijk grotere beschikbaarheid van stikstof bij ontwatering, maar ook de verandering van overwegend voorkomen van  $\text{NH}_4^+$  onder natte omstandigheden, naar  $\text{NO}_3^-$  bij goed geaëreerde bodems zal aanleiding geven tot verschuivingen in botanische samenstelling, omdat verschillende plantesoorten beter aan nitraat of juist aan ammoniumvoeding zijn aangepast. De beschikbaarheid van nitraat voor planten kan beter met methoden worden bepaald, waarbij gebruik wordt gemaakt van de nitraat-

reductase-activiteit dan van incubatie-experimenten. Zoals door Morton (1977) voor *Molinia* is aangetoond, zal in veel gevallen bovendien nadrukkelijk rekening moeten worden gehouden met interne kringlopen van voedingsstoffen, waardoor een extra aspect wordt toegevoegd aan regulatiemechanismen die een rol spelen bij de totstandkoming van de botanische samenstelling onder zekere abiotische condities. Het probleem hoe nitrificatie bij (half)-natuurlijke ecosystemen wordt gereguleerd moet nader worden onderzocht. Er bestaan hierover verschillende hypothesen, waaronder allelochemische onderdrukking van de nitrificatie en een hypothese die de vaak lage nitraatconcentraties in de bodemoplossing verklaart door efficiënte en snelle opname door de vegetatie. Bovendien is de beschikbaarheid van veel andere voedingselementen, waaronder P en Ca, van grote invloed op de activiteit van nitrificerende micro-organismen; niet alleen de beschikbaarheid van  $\text{NH}_4^+$  en van te verademen organische stof spelen hierbij een rol.

#### 1.7. Bibliografie

- Basilier, K., U. Granhall & T.A. Stenström, 1978.  
Nitrogen fixation in wet minerotrophic moss communities of a subarctic mire. *Oikos* 31: 236-246.
- Clark, F.E. & T. Rosswall (eds), 1981.  
Terrestrial nitrogen cycles. Processes, ecosystem strategies and management impacts. *Ecological Bulletins* (Stockholm) 33.
- Cleemput, O. van & W.H. Patrick, 1974.  
Nitrate and nitrite reduction in flooded, gamma-irradiated soil under controlled pH and redox potential condition. *Soil Biol. Bioch.* 6: 85-88.
- Davy, A.J. & K. Taylor, 1974.  
Seasonal patterns of nitrogen availability in contrasting soils in Chiltern Hills. *J. Ecol.* 62 (3): 793-807.
- Ellenberg, H., 1963.  
Stickstoff als Standortsfactor. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 77 (3): 82-92.
- Ellenberg, H. ed., 1968.  
Stickstoff und Wasserversorgung von Feuchtwiesen. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich, 41.
- Ellenberg, H., 1977.  
Stickstoff als Standortsfactor, ins besondere für mitteleuropäische Pflanzengesellschaften. *Oecol. Plant.* 12 (1): 1-22.
- Freney, J.R. & J.R. Simpson, 1981.  
Ammonia volatilization. In: F.E. Clark & T. Rosswall (eds.) 1981: *Terrestrial Nitrogen Cycles*. *Ecol. Bull.* (Stockholm) 33: 291-302.
- Gerlach, A., 1973.  
Methodische Untersuchungen zur Bestimmung der Stickstoff-Nettomineralisation. *Scripta Geobotanica* 5: 1-115.

- Gerlach, A., 1978.  
Zur Bestimmung der Stickstoff-Nettomineralisation in mehr oder minder nassen Böden. *Oecol. Plant.* 13 (2): 163-164.
- Grootjans, A.P., 1979.  
Some remarks on the relation between groundwater-level, nitrogen mineralisation and standing crop. *Acta Bot. Neerl.* 28 (2/3): 234-235.
- Hemond, H.F., 1983.  
The nitrogen budget of Thoreau's bog. *Ecology* 64 (1): 99-109.
- Isirimah, N.O., & D.R. Keeney, 1973.  
Nitrogen transformations in aerobic and waterlogged histosols. *Soil Sc.* 115: 123-129.
- Janiesch, P. 1978.  
Oekophysiologische Untersuchungen von Erlenwäldern I. Die edaphische Faktoren. *Oecol. Plant.* 13: 43-57.
- Janiesch, P. 1980.  
Standortfaktoren in Quellerlenwäldern und Pflanzensoziologische Gliederung. In: Willmanns, O. & R. Tüxen (1980). *Epharmonie* p. 265-274.
- Leon, R., 1968.  
Balance d'eau et d'azote dans les prairies à litière des alentours de Zürich. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stftg.* Rübel, Zürich, 41: 3-67.
- Lindsay, W.L., 1979.  
Chemical equilibria in soils. New York etc., 449 pp.
- Meyer, F.H., 1957.  
Über Wasser- und Stickstoffhaushalt der Röhrichte und Wiesen im Elballuvium bei Hamburg. *Mitt. Stat. Inst. Allg. Bot.* (Hamburg) 11: 137-203.
- Miller, R.D., & D.D. Johnson, 1964.  
The effect of soil moisture tension on carbon dioxide evolution, nitrification and nitrogen mineralisation. *Soil Science Soc. Amer. Proc.*: 644-646.
- Morton, A.J., 1977.  
Mineral nutrient pathways in a Molinietum in autumn and winter. *J. Ecol.* 65: 993-999.
- Patrick, W.H., & R. Wyatt, 1964.  
Soil nitrogen loss from alternate submergence and drying. *Proc. Soil. Sc. Soc. Amer.* 28: 647-653.
- Reddy, K.R., W.H. Patrick, & R.E. Phillips, 1976.  
Ammonium diffusion as a factor in nitrogen loss from flooded soils. *Soil Sci. Amer. J.* 40: 538-553.
- Reddy, K.R., W.H. Patrick, & R.E. Phillips, 1980.  
Evaluation of selected processes controlling nitrogen loss in a flooded soil. *Soil Sci. Soc. Amer. J.* 44.
- Rice, W.A. & E.A. Paul, 1971.  
The acetylene reduction essay for measuring nitrogen fixation in waterlogged soil. *Can. J. Microbiol* 17: 1049-1056.
- Rosswall, T. & U. Granhall, 1980.  
Nitrogen cycling in a subarctic ombrotrophic mire. In: Sonesson, M. (ed): *Ecology of a subarctic mire.* *Ecol. Bull.* (Stockholm) 30: 209-234.

- Schreven, D.A. van, 1967.  
The effect of intermittent drying and wetting of a calcareous soil on carbon and nitrogen mineralization. *Plant Soil* 26: 14-32.
- Sprent, J.I., 1972.  
The effect of water stress on nitrogen fixation by root nodules. *New Phytol.* 71: 104-108.
- Tusneem, M.E. & W.H. Patrick, 1971.  
Nitrogen transformations in waterlogged soils. *Bull. Louisian. Agric. Expt. Stn. No. 657*, 75 pp.
- Uhelova, B., M. Tesarova & I. Ostry, 1970.  
Immobilization and mineralization of nitrogen in the soils of certain alluvial meadow ecosystems. *Oecol. Plant.* 5: 147-178.
- Waughman, G.J., 1976.  
Investigations of nitrogenase activity in rheotrophic peat. *Can. J. Microbiol.* 22: 1561-1566.
- Waughman, G.J. & D.L. Bellamy, 1972.  
Acetylene reduction in surface peat. *Oikos* 23: 353-358.
- Waughman, G.J. & P.J. Bellamy, 1972.  
Potential nitrogen fixation in some European peatlands. 4th *Int. Peat Congress Proc.* 1: 309-317.
- Waughman, G.J. & D.J. Bellamy, 1980.  
Nitrogen fixation and the nitrogen balance in peatland. *Ecology* 6: 1185-1198.
- Williams, J.T., 1968.  
The nitrogen relations and other ecological investigations on wet fertilized meadows. *Veröff. Geobot. Inst. ETH. Stiftg. Rübel, Zürich*, 41: 69-193.
- Williams, J.T., 1969.  
Mineral nitrogen in British grassland soils. I. Seasonal patterns in simple models. *Oecologia Pl.* 4: 307-320.
- Woldendorp, J.P., 1963.  
The influence of living plants on denitrification. *Meded. Landb. Hogesch. Wageningen* 63 (13).
- Yerly, M., 1980.  
*Ecologie comparée des prairies marécageuses dans les Préalpes de la Suisse occidentale. Veröff. Geobot. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich*, 44: 1-119.
- Yoshinari, T., R. Hynes & R. Knowles, 1977.  
Acetylene inhibition of nitrous oxide reduction and measurement of denitrification and nitrogen fixation in soil. *Soil Biol. & Biochemistry* 9: 177-183.
- Zimenko, T.G. & A.G. Misnik, 1970.  
Effect of ground-water level on ammonification and nitrification in peat bog soils. *Microbiol.* 39: 522-526.

## 2. REDOXPOTENTIALAAL EN ZUURSTOFDIFFUSIESNELHEID ALS ECOLOGISCHE FACTOREN

### 2.1. Inleiding

Vloeibare fase en gasfase zijn in de bodem meestal vrijwel complementair in volume, behalve bij fysisch ongerijpte bodems. Veranderingen in de waterhuishouding van de bodem zullen daarom ook consequenties hebben voor de gashuishouding en daarmee voor oxidatiereductieomstandigheden. Vooral het grote verschil in diffusiesnelheden van gassen in water en in lucht heeft tot gevolg dat fysische en chemische factoren die van belang zijn voor organismen sterk beïnvloed worden door het vochtgehalte van de bodem. In het navolgende wordt een kort overzicht gegeven van de betekenis van de redoxpotentialaal en van aanpassingen van planten aan omstandigheden met een geringe zuurstofvoorziening.

### 2.2. Theoretische achtergrond bij redoxreacties

In de thermodynamica wordt het verband beschreven tussen de verandering in standaard vrije vormingsenergie  $\Delta G$  en de evenwichtsconstante van een reactie:  $\Delta G = -RT \ln K$  of  $\log K = -\Delta G/1.364$ . Hierbij is  $\Delta G$  gelijk aan het verschil tussen de standaard vrije vormingsenergie van reactieproducten en reagerende stoffen (reagentia), zoals die in tabellen opgegeven wordt (o.a. Lindsay 1979). Op deze manier kunnen gemakkelijk evenwichtsconstanten voor reacties worden berekend. Zo geldt bijvoorbeeld voor de reactie  $H^+ + e^- + \frac{1}{4}O_2(g) \rightleftharpoons \frac{1}{2}H_2O$ :

$$\begin{aligned}\Delta G &= \frac{1}{2}(-56.69) - 0 - 0 - 0 = -28.345 \\ \log K &= 28.345/1.364 = 20.78\end{aligned}$$

Als de concentraties van protonen, elektronen en zuurstof in een systeem met water niet gelijk zijn aan standaardconcentraties van 1 mol/l of 1 atm geldt:

$$-\log(H^+) - \log(e^-) - \frac{1}{4}\log(O_2) = 20.78, \text{ ofwel} \\ pH + pe = 20.78 + \frac{1}{4}\log(O_2).$$

Onder sterk geoxideerde omstandigheden met een evenwichtsconcentratie van 1 atm  $O_2$  geldt dus:  $pH + pe = 20.78$ .

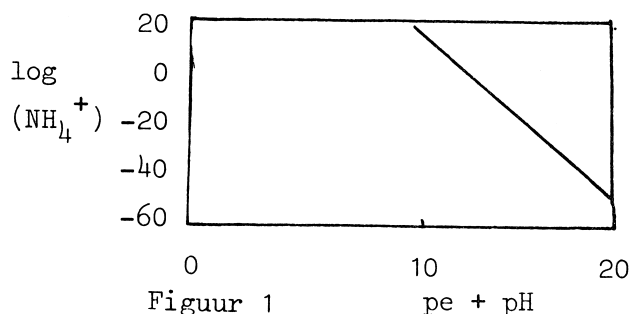
Voor de reactie  $H^+ + e^- \rightleftharpoons \frac{1}{2}H_2$  geldt  $pH + pe = 0$  als  $(H_2) = 1$  atm.

De activiteit van elektronen wordt hierbij gelijk gesteld aan 1 in het geval van de standaard waterstofelektrode. Voor de omrekening van  $pe$  naar de veel gebruikte standaard redoxpotentialaal  $E_h$  geldt:  $E_h$  (millivolt) = 59.2  $pe$ .

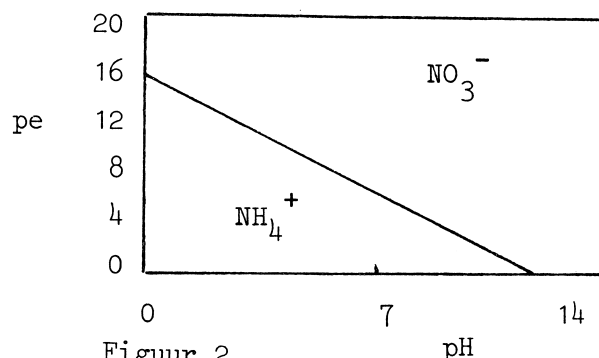
Voor een reactie  $OX + mH^+ + ne^- \rightleftharpoons RED + aH_2O$ ,  
bijv.  $NO_3^- + 10H^+ + 8e^- \rightleftharpoons NH_4^+ + 3H_2O$  geldt:

$$\begin{aligned}
 K &= (\text{RED})/(\text{OX.}) \cdot (\text{H}^+)^m \cdot (\text{e}^-)^n \\
 119.1 = \log K &= \log(\text{NH}_4^+) - \log(\text{NO}_3^-) - 10 \log(\text{H}^+) - 8 \log(\text{e}^-) \\
 &= \log(\text{NH}_4^+) - \log(\text{NO}_3^-) + 2 \text{ pH} + 8 (\text{pe} + \text{pH})
 \end{aligned}$$

De evenwichtsconcentratie van  $\text{NH}_4^+$  bij een bepaalde pH en nitraatconcentratie kan nu in een diagram worden weergegeven tussen de evenwichtsconcentratie van  $\text{NH}_4^+$  en  $\text{pe} + \text{pH}$ . Een alternatieve manier om dergelijke evenwichtsrelaties weer te geven is het aangeven in een diagram bij welke pH en  $\text{pe}$  de concentraties van (OX) en (RED) gelijk zijn aan elkaar (fig. 2).



Figuur 1



Figuur 2

Fig. 1. De evenwichtsconcentratie van  $\text{NH}_4^+$  bij  $\text{pH} = 6$  en  $(\text{NO}_3^-) = 10^{-3}\text{M}$ .

Fig. 2. De voorwaarden waarvoor geldt  $(\text{NO}_3^-) = (\text{NH}_4^+)$   
 $119.1 = \log K = 10 \text{ pH} + 8 \text{ pe}$ .

Bij de bepaling van de zuurstofdiffusiesnelheid met hiervoor geschikte elektroden (Lemon & Erickson 1952, 1955, Poel 1960, Van Doren & Erickson 1966) hebben we te maken met de reactie  $4\text{H}^+ + 4\text{e}^- + \text{O}_2(\text{g}) \rightleftharpoons 2\text{H}_2\text{O}$ .

De diffusiesnelheid van  $\text{O}_2$ , samen met het aantal elektronen om 1 molecule  $\text{O}_2$  te reduceren, bepaalt de elektrische stroomsterkte die bij zuurstofdiffusiebepalingen wordt gemeten. De zuurstofdiffusiesnelheid (ODR) en redoxpotentiaal hangen nauw met elkaar samen. Terwijl de ODR de snelheid van bovenstaande reactie aangeeft, heeft de redoxpotentiaal te maken met de concentratie (activiteit) van de elektronen. Hoe lang het systeem elektronen kan blijven leveren bij een bepaalde geringe verandering in redoxpotentiaal hangt af van de capaciteit van het systeem voor het leveren van elektronen (redox poise). Sterk gereduceerde omstandigheden in een bodem kunnen niet met behulp van ODR-metingen gekarakteriseerd worden.

Beneden waarden van  $\text{pe} + \text{pH}$  van 12 komen namelijk zulke geringe diffusiesnelheden voor, dat de meetmethoden voor bepaling van de ODR niet gevoelig genoeg zijn.

Redoxpotentiaalmetingen zijn juist bij beter geaëreerde omstandigheden minder betrouwbaar, omdat dan een te geringe, door reversibele redoxreacties gefourneerde redox poise aanwezig is.

### 2.3. Beïnvloeding van redoxprocessen door bodemwater

De poriën in de bodem die niet door water worden ingenomen, bevatten gassen. Bij toenemende gehalten aan bodemwater, waarbij de grootste poriën meestal het laatst met water gevuld worden, treedt een sterk gereduceerde gasuitwisseling met de atmosfeer op. Dit wordt vooral veroorzaakt door het feit dat de gasdiffusie in water vele malen geringer is dan de diffusie in lucht. Zo is de diffusieconstante voor zuurstof in water een factor  $10^4$  kleiner dan die in lucht. Bovendien is zuurstof in water bij verzadiging slechts in een ongeveer 30-voudige lagere concentratie aanwezig dan in lucht. Bij de overgang van aërobe naar anaërobe omstandigheden in de bodem treden grote veranderingen op in vele fysisch-chemische factoren. Planten zijn genoodzaakt speciale regulatiemechanismen te bezitten, om met hun wortels in anaërobe omstandigheden te kunnen functioneren. Naast de respiratie door plantewortels consumeren vooral bodemmicro-organismen bij de afbraak van organische stof zuurstof. Greenwood (1961) constateerde dat de afbraak van organische stof aëroob blijft verlopen totdat de zuurstofspanning in de bodem is gedaald tot  $7 \times 10^{-5}$  atm. Volgens Griffin (1968) kan de zuurstofspanning bij bodemorganismen op de plaatsen van de oxidase dalen tot  $1 \times 10^{-6}$  tot  $1 \times 10^{-7}$  atm, voordat er anaërobe afbraak optreedt.

### 2.4. Volgorde van oxidatie-reductieprocessen in de bodem

Als de zuurstofdiffusie in de bodem door waterverzadiging is beperkt, wordt de aanwezige zuurstof snel verbruikt door aerobe organismen. Binnen enkele uren tot hoogstens twee dagen daalt de zuurstofspanning praktisch tot nul door aerobe afbraak van organische stof. Hierna treden facultatief en obligaat anaerobe micro-organismen op de voorgrond. Ook deze organismen gebruiken de organische stof in de bodem als substraat en geoxideerde verbindingen als elektronenacceptors. Hiervoor kunnen bijvoorbeeld  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$  of dissimilatieprodukten van de organische stofafbraak functioneren.

De reductie van verschillende verbindingen in de bodem vindt in een bepaalde volgorde plaats, die goed overeenkomt met thermodynamische voorspellingen. Zuurstof is hierbij de eerste verbinding die gereduceerd wordt:  $\text{O}_2 + 4\text{H}^+ + 4\text{e}^- \rightleftharpoons 2\text{H}_2\text{O}$ . Hier blijkt nog eens dat de oxidatie-reductietoestand in systemen met water samenhangt met de pH. Nadat de zuurstofspanning sterk is gedaald begint de reductie van mangaanverbindingen en vervolgens van driewaardig ijzer. Uiteindelijk kan ook sulfaat gereduceerd worden en onder de meest gereduceerde omstandigheden vindt de vorming van methaan plaats en zelfs  $\text{H}^+$  kan uiteindelijk gereduceerd worden tot  $\text{H}_2$ .

Het verloop, de snelheid en de mate van reductie worden beïnvloed door de aard en hoeveelheid organische stof, de temperatuur en de concentratie van verschillende elektronenacceptors, waaronder  $\text{H}^+$  (Ponnamperuma 1972). Er kan niet precies aangegeven worden bij

welke redoxpotentiaal het ene oxidatie-reductiebuffersysteem opereert en overgaat in een ander systeem. Wel zijn hier ruwe indicaties over te geven (zie tabel 1). In een goed geaëreerde bodem ligt de waarde voor  $p_e + pH$  boven de 15. Er kunnen aanmerkelijke verschillen bestaan tussen de redoxpotentiaal gemeten in de bodem en de redoxpotentiaal in de aan de bodem onttrokken bodemoplossing.

|                               | Evenwicht<br>met H <sub>2</sub> O | Begin<br>reductie | Geheel<br>gereduceerd |
|-------------------------------|-----------------------------------|-------------------|-----------------------|
| O <sub>2</sub> (0-2 atm)      | 20.6                              |                   | 12.5                  |
| NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>  |                                   | 16 - 14.5         | 11                    |
| Mn <sup>4+</sup>              |                                   | 14.5 - 13         | 10                    |
| Fe <sup>3+</sup>              |                                   | 12                | 9                     |
| SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> |                                   | 7                 | 4                     |
| CO <sub>2</sub>               |                                   | 5                 | 3                     |
| H <sub>2</sub> (1 atm)        | 0                                 |                   |                       |

Tabel 1. Ruwe indicatie voor waarden van  $p_e + pH$  (bij  $pH = 7$ ), waarbij verschillende verbindingen worden gereduceerd.

Welke verbindingen als elektronenacceptors worden gebruikt bij een geleidelijk steeds verder dalende redoxpotentiaal, indien wel te oxideren organische stof aanwezig is, maar de zuurstofdiffusie sterk beperkt is, komt duidelijk tot uiting in figuur 3 (Scheffer & Schachtschabel 1976) en in fig. 4.

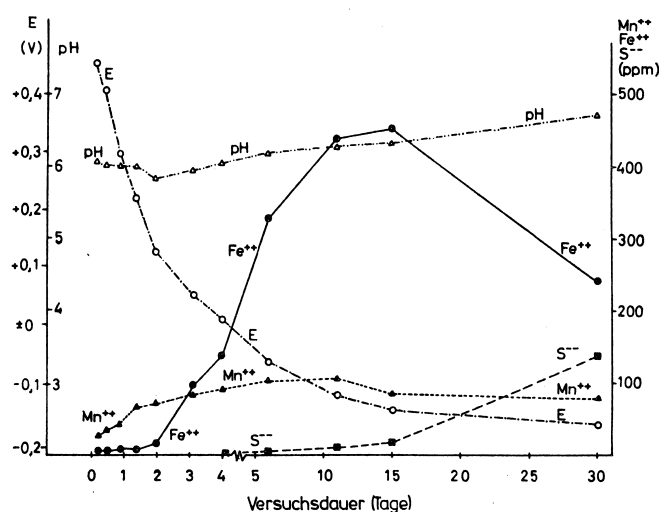


Fig. 3. Redoxpotentiale, pH-Werte, Gehalte an wasserlöslichen und austauschbaren Mn<sup>2+</sup>- und Fe<sup>2+</sup>-Ionen und Monosulfidgehalte eines mit Meerwasser gesättigten Bodens in Abhängigkeit von der Versuchsdauer.

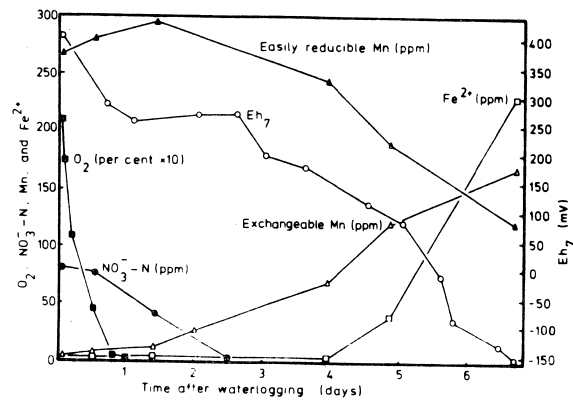


Fig. 4. Changes in oxygen, nitrate, manganese, iron, and redox potential of a silty clay after waterlogging (after Turner and Patrick 1968).

Het verloop van de redoxpotentiaal en de grondwaterstand gedurende een jaar in een bodem met een schraalgraslandvegetatie wordt getoond in figuur 5 (Kemmers & Jansen 1982).

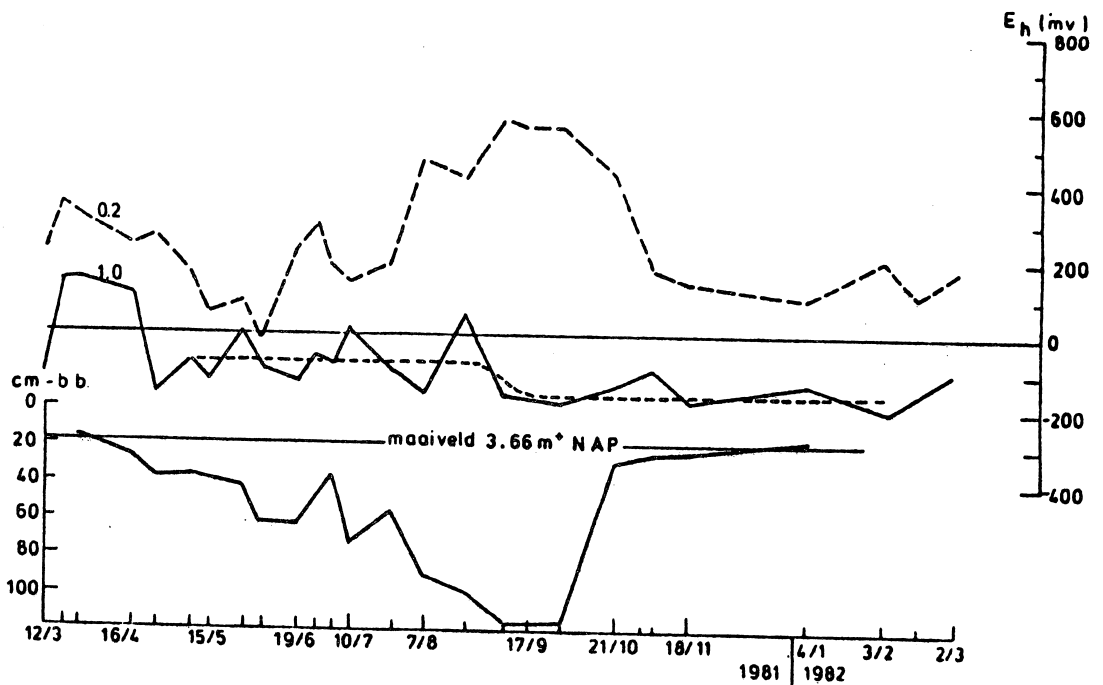


Fig. 5. Het verloop van de grondwaterstand en de redoxpotentiaal op een diepte van 0.2 en 1.0 m in een bodem met een schraalgraslandvegetatie (Kemmers & Jansen, 1982).

Niet alleen in de loop van de tijd kunnen er veranderingen optreden in de redoxpotentiaal, ook op verschillende diepten in de bodem

zijn verschillende redoxpotentialen aanwezig, waarbij de redox-potentiaal boven in de bodem uiteraard meestal hoger is dan op grotere diepte (fig. 6). Dit komt door betere mogelijkheden voor zuurstofdiffusie boven in het profiel, maar hier bestaat ook een hoge vraag naar elektronenacceptors, nodig bij de oxidatie van organische stof. Omdat de produktie en afbraak van organische stof op grotere diepte in de bodem geringer is, kan hier, ondanks vaak zeer geringe mogelijkheden voor zuurstofdiffusie, toch een iets hogere redoxpotentiaal optreden. Dit is ook bij de voorbeelden in figuur 6 het geval. Een illustratie van de zuurstofdiffusiesnelheid op verschillende diepten in een natte bodem wordt gegeven in figuur 7 (Armstrong 1981).

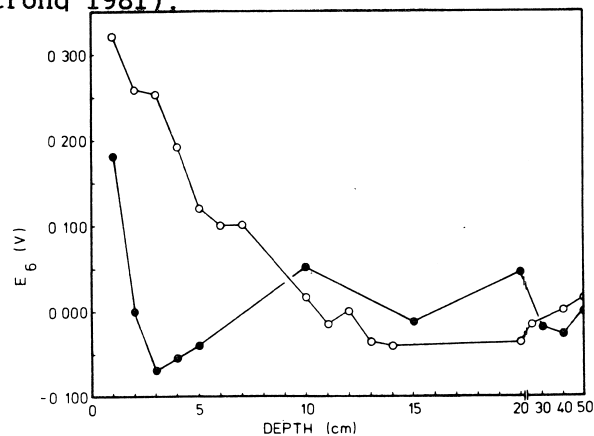


Fig. 6. Redox profiles in a saturated valley-bog soil (after Armstrong and Boatman, 1967).  $E_6$  is the oxidation reduction potential adjusted to a pH of 6.

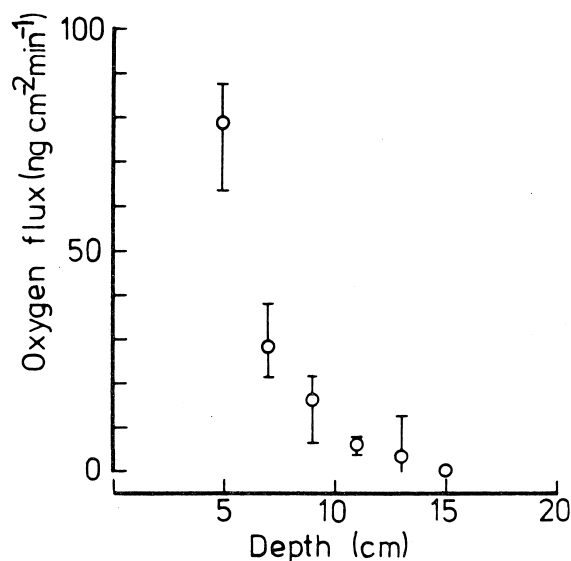


Fig. 7. A typical oxygen profile in an afforested (formerly *Molinia-Calluna* heathland) peaty-gley soil in northern Britain during winter waterlogging. In summer oxygen may be detected to 60 cm and below.

### 2.5. Invloed van redoxreacties op pH en ionengehalten in de bodem

Als bodems plotseling blootgesteld worden aan anaërobe omstandigheden, daalt de pH in eerste instantie meestal (zie fig. 3). Daarna vindt een geleidelijke stijging van de pH plaats. De oorspronkelijke daling van de pH hangt samen met een toegenomen  $\text{CO}_2$ -spanning onder condities met een geringe gasdiffusie. Omdat bijna alle reductiereacties gepaard gaan met consumptie van  $\text{H}^+$ -ionen, neemt de pH in oorspronkelijk zure situaties bij langduriger anaërobe omstandigheden toe. Ook de PNC (zie hoofdstuk 3) van de bodem neemt onder gereduceerde omstandigheden meestal toe, door het ontwijken van gasvormige, gereduceerde stikstof-, zwavel- en koolstofverbindingen. De consumptie van  $\text{H}^+$ -ionen kan bijvoorbeeld veroorzaakt worden door reactie  $\text{Fe}(\text{OH})_3 + 3\text{H}^+ + \text{e}^- \rightarrow \text{Fe}^{2+} + 3\text{H}_2\text{O}$ . De verhouding tussen het aantal geconsumeerde protonen en elektronen is bij redoxreacties waarbij ijzerverbindingen betrokken zijn meestal niet 3 : 1, omdat er nieuwvorming van veel verschillende vaste-fase-verbindingen mogelijk is. In ieder geval zal de pH bij reductie van ferri-verbindingen gaan stijgen. Beïnvloeding van de pH betekent eveneens verandering in evenwichten met hydroxiden, carbonaten, sulfiden, fosfaten en silicaten. Deze evenwichten beheersen het neerslaan en oplossen van vaste-fase-verbindingen, de adsorptie en desorptie van ionen en de concentratie van  $\text{Al}^{3+}$ ,  $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{Mn}^{2+}$  enz.

Bij de reductie van ferri-verbindingen ontstaat niet alleen een hoge concentratie van ferro-ionen in de bodemoplossing, ook aan het adsorptiecomplex van de bodem treden omwisselingsreacties op, waarbij ferro-ionen worden geadsorbeerd en oorspronkelijk geadsorbeerde ionen in de bodemoplossing verschijnen. Ponnamperuma (1972) geeft voorbeelden van de variatie in samenstelling van de bodemoplossing na overstroming (fig. 8). Een goede indruk van de kinetiek van de optredende reacties kan hierbij verkregen worden door het meten van het elektrisch geleidingsvermogen van de bodemoplossing. In het voorbeeld van figuur 8 blijkt het E.G.V. sterk toe te nemen en na 4 weken treedt weer een geleidelijke daling op. Door de invloed van oxidatie-reductieprocessen op de pH en op de oplosbaarheid van Fe-, Al- en Mn-verbindingen hebben redoxcondities ook een grote invloed op de oplosbaarheid van fosfaatverbindingen. Figuur 9 geeft een illustratie van het verloop van het in water oplosbare orthofosfaatgehalte na overstroming van bodems met verschillende pH en verschillende gehalten aan ijzer en organische stof. Bij sterk wisselende oxidatie-reductie-omstandigheden komen steeds opnieuw  $\text{Fe}^{2+}$ -,  $\text{Mn}^{2+}$ - en ook orthofosfaationen in oplossing. Uiteindelijk kunnen deze ionen onder zulke omstandigheden de bodem gemakkelijk verlaten via afvoer met de bodemoplossing. Natte podzolen zijn dan ook vrijwel geheel ontijzerd en bevatten geen mangaan meer.

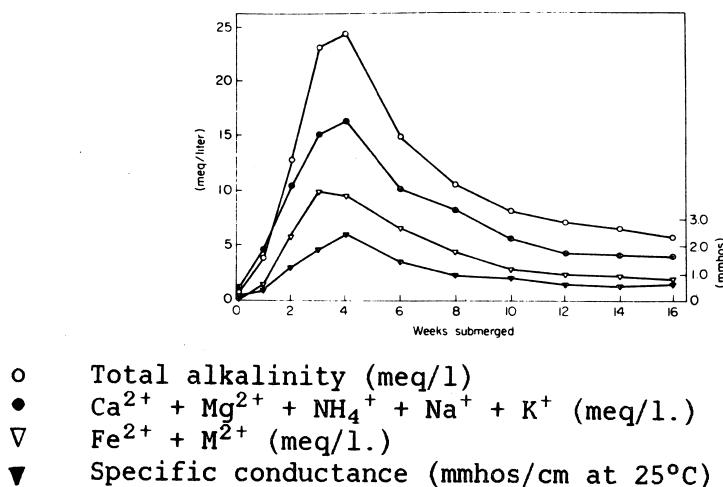
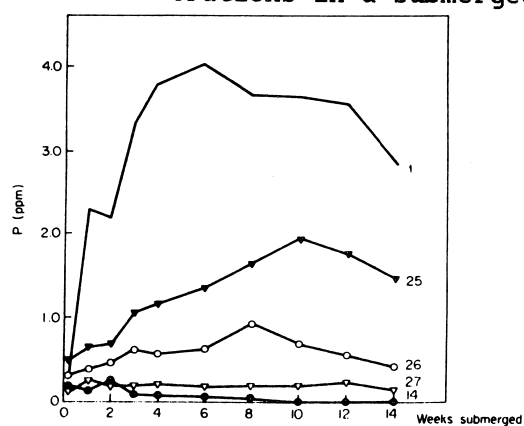


Fig. 8. Kinetics of specific conductance and cation concentrations in a submerged ferrallitic soil



| Soil No. | Texture    | pH  | O.M. % | Fe % |
|----------|------------|-----|--------|------|
| 1        | Sandy loam | 7.6 | 2.3    | 0.18 |
| 14       | Clay       | 4.6 | 2.8    | 2.13 |
| 25       | Sandy loam | 4.8 | 4.4    | 0.18 |
| 26       | Clay loam  | 7.6 | 1.5    | 0.30 |
| 27       | Clay       | 6.6 | 2.0    | 1.60 |

Fig. 9. Kinetics of water-soluble P in some submerged soils.

## 2.6. Fysiologische verschijnselen onder invloed van geringe mogelijkheden voor zuurstofdiffusie

De meeste soorten hogere planten bezitten een met gassen gevuld ventilatiesysteem tussen wortel, stengel en bladeren. Het transport van gassen hierdoor vindt vooral plaats door diffusie. In niet met water verzadigde bodems speelt het interne gastransport van boven- naar ondergrondse delen een onbelangrijke rol. Als de bodem met water verzadigd raakt, wordt het interne transport van gassen door de plant van uitermate groot belang. Wortels van water- en moerasplanten kunnen slechts anaërobe omstandigheden verdragen en bij de meeste soorten is ten behoeve van de gasuitwisseling aërenchym aanwezig. De mate van aërenchymontwikkeling blijkt bij sommige soorten o.a. van de mogelijkheden tot gasuitwisseling in de bodem af te hangen.

De zuurstofspanning in de cortex mag dalen tot à 3% voordat er gebrek aan zuurstof ontstaat (Armstrong 1981).

De porositeit en het zuurstofverbruik te zamen bepalen het verband tussen de lengte van wortels en het zuurstofgehalte aan het worteluiteinde. Bij een geringe porositeit (1 à 2%), zoals bij vele niet aan anaërobe condities aangepaste soorten, is bij een wortellengte van slechts 5 cm al niet meer een voldoende zuurstofvoorziening te handhaven (Coutts & Armstrong 1976).

Bovendien treedt er een flux van zuurstof vanuit de wortels naar de anaërobe bodem op. Onder omstandigheden met goede aeratiemogelijkheden in de bodem is dit juist omgekeerd. Dit heeft voor de plant zowel een interne (fysiologische) betekenis als een externe. Het geoxideerd raken van anaërobe bodems als gevolg van zuurstoftransport door wortels wordt fraai geïllustreerd door een figuur in een publikatie van Armstrong (1967c) (figuur 10). De geoxideerde ijzerverbindingen rondom de wortels kunnen aanleiding geven tot een verminderde mobiliteit van fosfaationen.

Niet alleen het aanwezig zijn en het induceerbaar zijn van het ontstaan van aërenchym bij planten van natte standplaatsen zijn belangrijke aanpassingen, ook de gehele morfologie van het wortelstelsel en het ontstaan van adventiefwortels boven de grondwaterstand helpen mee bij het kunnen functioneren van planten onder natte omstandigheden. Zowel *Salix repens* als *Myrica gale* kunnen bij waterverzadiging van de bodem gemakkelijk adventiefwortels ontwikkelen boven de grondwaterstand (Armstrong 1968).

Als de zuurstofvoorziening van de wortels ondanks een aantal aanpassingen niet langer voldoende gewaarborgd is, kan een aantal soorten een alternatief, anaëroob metabolisme onderhouden. Bij de dan optredende fermentatie ontstaat onder meer ethanol en ook carbonzuren, zoals melkzuur. Bij het anaërobe metabolisme van *Alnus* is glycerol aangetoond (Crawford, 1972a). De betekenis van een anaëroob metabolisme als aanpassing aan omstandigheden met een slechte zuurstofdiffusie naar de wortels is nog niet in alle details duidelijk. Ook over de betekenis van xeromorfie, zoals die vaak aangetroffen wordt bij planten van zeer natte standplaatsen (o.a. *Erica*, *Andromeda*, *Oxycoccus*, *Juncus*) is nog onvoldoende bekend. Wel is dikwijls vastgesteld dat bij waterverzadiging van de wortelzone de verdamping afneemt (Van Doorn 1982).



Key: Roots, ■; Hydrated ferric oxide light deposit ■; heavy deposit ■; Soil remaining in a reduced state □

Fig. 10. Ferric iron deposition around the roots of *Eriophorum angustifolium* in waterlogged soil - pH 6.2/6.4. (Reproduced to scale from a colour transparency). The diameters of the main roots are in the range 0.06-0.10 cm. Reproduced with permission from W. Armstrong, *Physiol. Pl.*, 20, 924, Figure 1 (1967).

## 2.7. Fytotoxische verbindingen onder gereduceerde omstandigheden

Juist onder gereduceerde omstandigheden kan een aantal stoffen in de bodem in zulke hoge concentraties aanwezig zijn, dat ze fytotoxisch werken.

Hoge ijzer- en mangaanconcentraties beïnvloeden de verbreiding van vele planten van natte standplaatsen en het ontbreken van sommige soorten mesofyten kan hiermee samenhangen. Martin (1968) stelde een lijst samen van de ferro-concentratie die door een aantal bosplanten verdragen kan worden. Hierbij bleken soorten van natte standplaatsen, zoals *Carex sylvatica* en *Deschampsia caespitosa* gehalten van 30-50 p.p.m.  $\text{Fe}^{2+}$  te kunnen verdragen,

terwijl soorten van vochtige standplaatsen, zoals *Mercurialis perennis* en *Scilla non-scripta*, concentraties van slechts 2-5 p.p.m. bleken te kunnen verdragen. Jones & Etherington (1970) en Jones (1971a, 1971b) bestudeerden de respons van *Erica cinerea* en *Erica tetralix* op waterverzadiging en kwamen tot de conclusie dat hoge ferro-concentraties niet verdragen konden worden door *Erica cinerea*. *Erica tetralix* was wel tegen de waterverzadigde, gereduceerde omstandigheden met hoge ferro-concentraties opgewassen en bleek minder ferro-ionen op te nemen dan *Erica cinerea*. Jones (1972) vergeleek het effect van  $Mn^{2+}$  op de groei van enerzijds *Festuca rubra*, een soort van vrij droge standplaatsen, en anderzijds *Agrostis stolonifera* en *Carex nigra*, soorten van vochtige tot natte standplaatsen. Alleen de laatste twee soorten bleken hoge (200 mg/l)  $Mn^{2+}$ -concentraties te kunnen verdragen. Van de overige fytotoxinen die vooral onder gereduceerde omstandigheden belangrijk kunnen zijn, moeten genoemd worden  $H_2S$  en sulfiden, monocarbonzuren, zoals boterzuur (Wang e.a., 1976) en ethyleen (Smith & Scott-Rossell 1969, Smith & Restall, 1971). Armstrong & Boatman (1967) constateerden de afwezigheid van *Molinia caerulea* bij een concentratie van 8 mg/l sulfide in de bodemoplossing. *Menyanthes trifoliata* bleek goed te kunnen groeien bij concentraties van 2 mg/l, maar een gedeelte van de wortels die doorgedrongen waren tot diepere, meer gereduceerde omstandigheden met een sulfideconcentratie van 7-8 mg/l, bleek zeer slecht gegroeid te zijn of te zijn afgestorven.

## 2.8. Samenvatting

Als bodems steeds verder met water verzadigd raken, nemen de mogelijkheden voor gasdiffusie zeer sterk af. Veranderingen in de hydrologie zijn daardoor onlosmakelijk verbonden met veranderingen in oxidatie-reductieomstandigheden. In systemen met water hangen ook de pH en redoxcondities nauw met elkaar samen. De vraag naar oxidantia in de bodem wordt in stand gehouden door een steeds hernieuwde input van gereduceerde verbindingen in de vorm van organische stof. Onder aërobe omstandigheden treedt zuurstof als oxidans op. Onder anaërobe omstandigheden kunnen o.a. nitraat en sulfaat gereduceerd worden.

De concentraties in de bodem van vele ionen, waaronder  $Fe^{2+}$ ,  $Mn^{2+}$ ,  $H_2PO_4^-$  en  $HCO_3^-$ , worden door mogelijkheden voor gasdiffusie en oxidatie-reductiereacties beïnvloed. Belangrijke aspecten van aanpassingen van planten aan natte standplaatsen zijn:

- a. de anatomie en morfologie van wortels; de gasuitwisseling die normaliter via gasdiffusie in de bodem verloopt wordt steeds verder verplaatst naar de wortel;
- b. mogelijkheden voor anaërobe ademhaling en tolerantie van hierbij optredende metabolische produkten, zoals ethanol;
- c. tolerantie voor hoge  $Fe^{2+}$ - en  $Mn^{2+}$ -concentraties in de bodemoplossing en tolerantie voor andere fytotoxische verbindingen die juist onder gereduceerde omstandigheden in hoge

concentraties voor kunnen komen, zoals boterzuur, ethyleen en sulfiden.

## 2.9. Bibliografie

- Aalbers, J.B., 1980.  
De chemische eigenschappen van de bodem onder invloed van zuurstofloze omstandigheden. Deel 2. De aanpassing van planten aan zuurstofloze bodemomstandigheden. Scriptie Plantenoecologie R.U. Gron.
- Armstrong, W., 1964.  
Oxygen diffusion from roots of some British bog plants. *Nature* 204: 801-802.
- Armstrong, W., 1967a.  
The relation between oxidation-reduction potentials and oxygen diffusion levels in some waterlogged organic soils.
- Armstrong, W., 1967b.  
A polarographic technique for the measurement of dissolved sulphide in waterlogged soil.
- Armstrong, W., 1967c.  
The oxidizing activity of roots in waterlogged soil. *Physiol. Pl.* 20: 920-926.
- Armstrong, W., 1968.  
Oxygen diffusion from the roots of woody species. *Physiol. plantarum* 21: 539-543.
- Armstrong, W., 1971.  
Radial oxygen losses from intact rice roots as affected by distance from the apex, respiration and waterlogging. *Physiol. Plant.* 25: 192-197.
- Armstrong, W., 1981.  
The water relations of heathlands: general physiological effects of waterlogging. In: Specht, R.L. (ed.) *Ecosystems of the world. 9B Heathlands and related shrublands.*
- Armstrong, W. & D.J. Boatman, 1967.  
Some field observations relating the growth of bog plants to conditions of soil aeration. *J. Ecol.* 55: 101-110.
- Boggie, R., 1977.  
The influence of drainage on the oxygen status of peat soils. *Plant Soil* 47: 377-386.
- Brümmer, G., 1974.  
Redoxpotentiale und Redoxprozesse von Mangan-Eisen und Schwefelverbindungen in hydromorphen Böden und Sedimenten. *Geoderma* 12: 207-222.
- Conway, V.M., 1940.  
Aeration and plant growth in wet soils. *Bot. Rev.* 6(4): 149-163.
- Coult, D.A., 1964.  
Observation on gas movement in the rhizome of *Menyanthes trifoliata* L. with comments on the role of the endodermis. *J. Exp. Bot.* 15: 205-218.

- Coutts, M.P., & W. Armstrong, 1976.  
Role of oxygen transport in the tolerance of trees to waterlogging. In: M.G.R. Cannel & F.T. Last (eds.). Tree physiology and yield improvement.
- Crawford, R.M.M., 1967.  
Alcohol dehydrogenase activity in relation to flooding tolerance in roots. *J. Exp. Bot.* 18: 458-464.
- Crawford, R.M., 1969.  
The physiological basis of flooding tolerance. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 82(1/2): 111-114.
- Crawford, R.M.M., 1972.  
Physiologische Ökologie: Ein Vergleich der Anpassung von Pflanzen und Tieren an Sauerstoffarme Umgebung. *Flora* 161: 209-223.
- Crawford, R.M.M., 1972a.  
Some metabolic aspects of ecology. *Trans. Bot. Soc. Edinb.* 41: 309-322.
- Crawford, R.M.M., & M. McMannon, 1968.  
Inductive responses of alcohol and malic acid dehydrogenases in relation to flooding tolerance in roots. *J. Exp. Bot.* 19(60): 435-441.
- Crawford, R.M.M., & P.D. Tyler, 1969.  
Organic acid metabolism in relation to flooding tolerance in roots. *J. Ecol.* 57(1): 235-244.
- Doren, D.M. van & A.E. Erickson, 1966.  
Factors affecting the platinum microelectrode method for measuring the rate of oxygen diffusion through the soil solution. *Soil Sc.* 102(1): 23-28.
- Gill, C.J., 1975.  
The ecological significance of adventitious rooting as a response to flooding in woody species, with special reference to *Alnus glutinosa* (L.). *Gaertn. Flora* 164: 85-97.
- Glinka, Z., & L. Reinhold, 1962.  
Rapid changes in permeability of cell membranes to water brought about by carbon dioxide and oxygen. *Plant Physiol.*, Lancaster, 37: 481-486.
- Gore, A.J.P., (ed.), 1983.  
Ecosystems of the world. 4A. Mires: swamp, bog, fen and moor. Elsevier, Amsterdam
- Gore, A.J.P. & C. Urquhart, 1966.  
The effects of waterlogging on the growth of *Molinia caerulea* and *Eriophorum vaginatum*. *J. Ecol.* 54: 617-633.
- Heinselman, M.L., 1963.  
Forest sites, bog processes, and peatland types in the glacial lake Agassiz Region, Minnesota. *J. Ecol.* 33: 327-374.
- Hook, D.D. & R.M.M. Crawford (eds.), 1978.  
Plant Life in Anaerobic Environments. Ann Arbor Sc., Ann Arbor, Mich.
- Hundt, R., 1975.  
Bestands- und Standortveränderungen des Grünlandes in einem Rückhaltebecken als Folge des periodischen Wasseranstaus. *Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch.* Berlin 15: 171-197.

- Ingram, H.A.P., 1967.  
Problems of hydrology and plant distribution in mires.  
J. Ecol. 55: 711-724.
- Jones, H.E. + Jones, H.E. & J.R. Etherington, 1970, 1971, 1973.  
Comparative studies of plant growth and distribution in relation to waterlogging.
- The survival of *Erica cinerea* L. and *Erica tetralix* L. and its apparent relationship to iron and manganese uptake in waterlogged soil. J. Ecol. 58: 487-496.
  - An experiment study of the relationship between transpiration and the uptake of iron in *Erica cinerea* L. and *Erica tetralix* L. J. Ecol. 59(1): 167-178.
  - The response of *Erica cinerea* L. to waterlogging in peat soils of differing iron content. J. Ecol. 59: 583-591.
  - The growth of dune and dune slack plants. J. Ecol. 59: 793-801.
  - The uptake of iron and manganese by dune and dune slack plants. J. Ecol. 60: 131-139.
  - The effect of manganese on the growth of dune and dune slack plants. J. Ecol. 61: 141-145.
  - The influence of watertable fluctuations on iron and manganese availability in dune slack soils. J. Ecol. 61: 107-116.
- Kemmers, R.H. & P.C. Jansen, 1982.  
Redoxpotentialen en calcium in relatie tot de stikstof en fosfaathuishouding van de schraalgraslandjes in het CRM-reservaat Groot Zandbrink. ICW Nota 1330, Wageningen.
- Kneepkens, E.J. & J.T.A. Verhoeven, 1974.  
Experimenten aan *Scirpus planifolius* en *Scirpus rufus* vegetaties:
- De invloed van zeewater en van stagnerend water op vegetatie en bodem.
  - De invloed van stagnerend water op de ontwikkeling van sulfiden in de bodem.
- Kath. Univ. Nijmegen, afd. Geobot. 42 pp.
- Landolt, E., 1973.  
Pflanzen und nasse Standorte. Veröff. Geobot. Inst. E.T.H. Stftg. Rübel, Zürich. 51: 8-14.
- Lemon, E.R. & A.E. Erickson, 1952.  
The measurement of oxygen diffusion in the soil with a platinum microelectrode. Soil Sc. Soc. Amer. 16: 160-163.
- Lemon, E.R. & A.E. Erickson, 1955.  
Principle of the platinum microelectrode as a method of characterizing soil aeration. Soil Sc. 79: 383-392.
- Lindsay, W.L. & M. Sadiq, 1980.  
Use of pe + pH as a redox parameter in soils. Soil Sci. Am. J. 44.
- Olsen, C., 1953.  
The significance of concentration of ion absorption by higher plants in water culture. III. The importance of stirring. Physiologia Pl. 6: 844-847.

- Pearsall, W.H., 1938.  
The soil complex in relation to plant communities.  
a. Oxidation-reduction potentials in soils.  
b. Characteristic woodland soils.  
J. Ecol. 26: 180-209.
- Poel, L.W., 1960.  
The estimation of oxygen diffusion rates in soils. J. Ecol. 48: 165-173.
- Ponnamperuma, F.N., 1972.  
The chemistry of submerged soils. Adv. Agron. 24: 29-96.
- Ponnamperuma, F.N., E.M. Tianco, & T.A. Loy, 1966.  
Ionic strengths of the solutions of flooded soils and other natural aqueous solutions from specific conductance. Soil Sc. 102: 408-413.
- Rutter, A.J. & J.R. Webster, 1962.  
Probes for sampling groundwater for gas analysis. J. Ecol. 50: 615-618.
- Scheffer, F. & P. Schachtschabel, 1973.  
Lehrbuch der Bodenkunde. Stuttgart.
- Sheikh, K.H., & A.J. Rutter, 1969.  
The responses of *Molinia caerulea* and *Erica tetralix* to soil aeration and related factors.  
a. Root distribution in relation to soil porosity. J. Ecol. 57: 713-726.
- Sheikh, K.H., 1969.  
The responses of *Molinia caerulea* and *Erica tetralix* to soil aeration and related factors.  
b. Gas concentrations in soil air and soil water. J. Ecol. 57: 727-736.
- Sheikh, K.H., 1970.  
The responses of *Molinia caerulea* and *Erica tetralix* to soil aeration and related factors.  
c. Effects of different gas concentrations on growth in solution culture and general conclusion. J. Ecol. 58: 141-154.
- Stoffers, A.L. & R. Knapp, 1962.  
Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss von Überflutungen auf verschiedene Rasengesellschaften. Ber. Deutsche Bot. Ges. 75: 280-294.
- Svensson, B.H., 1974.  
Production of carbon dioxide and methane from a subarctic mire. In: Flower-Ellis, J.G.K. (ed.) Progress report 1973. I.B.P., Swedish Tundra Biome Tech. Rep. 16: 123-143.
- Sýkora, K.V., 1983.  
The *Lolio-Potentillion anserinae*. R. Tüxen 1947 in the northern part of the Atlantic domain. Thesis, Kath. Univ. Nijmegen.
- Turner, F.T. & W.H. Patrick, 1968.  
Chemical changes in waterlogged soils as a result of oxygen depletion. Trans 9th Int. Congr. Soil Sc. 4: 53-65.
- Webster, J.R., 1962.  
The composition of wet-heath vegetation in relation to aeration of the groundwater and soil.

- a. Field studies of groundwater and soil aeration in several communities. J. Ecol. 50: 619-638.
- b. Response of *Molinia caerulea* to controlled conditions of soil aeration and groundwater movement. J. Ecol. 50: 639-650.

Yamane, I., 1969.

Reduction of nitrate and sulfate in submerged soils with special reference to redox potential and water-soluble sugar content of soils. Soil Sc. and Plant Nutr. 15(4): 139-148.

### 3. BEÏNVLOEDING VAN DE PROTONEN-NEUTRALISATIECAPACITEIT VAN ECOSYSTEMEN DOOR HYDROLOGISCHE FACTOREN

#### 3.1. Inleiding

Veranderingen in de waterhuishouding kunnen grote consequenties hebben voor de regulatie van de zuur/basehuishouding van ecosystemen. Als gevolg hiervan kan de pH van de bodem veranderen en daardoor worden vele chemische evenwichten beïnvloed. Fundamenteel dan veranderingen in pH zijn veranderingen in de buffercapaciteit voor  $H^+$ -ionen van een systeem. Bij een voortdurende uitspoeling van bijv. calciumcarbonaten uit de bodem zal de pH niet noemenswaard veranderen, zolang niet vrijwel alle calciumcarbonaat is verdwenen. Wel daalt hierbij de buffercapaciteit van de bodem. Als alle calciumcarbonaat is verdwenen zullen andere, meer of minder gebufferde evenwichtsreacties de pH gaan bepalen. Via relaties met opgeloste ionen in het grondwater, gasdiffusie, en oxidatie-reductieprocessen in de bodem zal de waterhuishouding invloed uitoefenen op de input en output van verbindingen die de buffercapaciteit voor  $H^+$ -ionen van de bodem bepalen. In het navolgende wordt aangegeven hoe de buffercapaciteit voor  $H^+$ -ionen van ecosystemen gedefinieerd kan worden, welke transportprocessen veranderingen van buffercapaciteit bepalen, en wat de rol is van de waterhuishouding hierbij.

#### 3.2. Definiëring van de protonen-neutralisatie-capaciteit

In ieder ecosysteem vindt uitwisseling plaats van energie en materie met de omgeving. Bij een protonenbalans moet niet alleen rekening worden gehouden met input en output van protonen, maar binnen het beschouwde systeem kan ook produktie plaatsvinden van protonen, die afkomstig zijn van chemische verbindingen (zuren) die zich al in het ecosysteem bevinden. Evenzo is er interne consumptie in de vorm van reacties waarbij protonen worden vastgelegd door basen. Ook bij zeer veel oxidatie-reductiereacties zijn protonen betrokken.

Als een systeem in dynamisch evenwicht is, zal de pH niet veranderen; deze is vastgelegd door evenwichten met proton-acceptors (basen) en proton-donors (zuren). De hoeveelheid proton-acceptors en -donors in het systeem, samen met de mate waarin deze basen en zuren de neiging hebben om protonen af te staan, c.q. te binden, beïnvloedt de protonenactiviteit. de evenwichtsconstante van de reactie  $HA + H_2O \rightleftharpoons H_3O^+ + A^-$  is een maat voor de sterkte van het zuur HA:

$$K_{HA} = (H_3O^+) (A^-) / (HA)$$

$$pH = pK_{HA} + \log \frac{(A^-)}{(HA)}$$

Door Van Bremen en Mulder (1983) wordt de protonenneutralisatiecapaciteit van een systeem gedefinieerd. De P.N.C. is hierbij de

hoeveelheid protonen, in combinatie met de conjugate base van een sterk zuur, die nodig is om een systeem in evenwicht te brengen met een referentie-pH. Voor deze referentie-pH is pH=3 gekozen, een waarde tot waaraan plantengroei nog mogelijk is en waar beneden de pH in de bodem vrijwel nooit daalt. Naast een referentie-pH is het tevens nodig de P.N.C. van een systeem te definiëren ten opzichte van een standaard-oxidatie-reductievorm. De P.N.C. wordt hier gedefiniëerd ten opzichte van de volgende oxidatie-reductietoestanden:  $N^{5+}$ ,  $P^{5+}$ ,  $S^{6+}$ ,  $C^{4+}$ ,  $Fe^{3+}$ ,  $Mn^{4+}$ . De P.N.C. van een (eco-)systeem kan ook omschreven worden zoals in het volgende gedachtenexperiment. Eerst wordt het systeem met zuurstof in de standaard redoxcondities gebracht. Als het systeem vervolgens voorgesteld wordt als open voor het transport van ionen en we gaan percoleren met een verdunde oplossing (pH 2.5 à 3) van een sterk zuur ( $pK_{HA} < 3$ ), dan  $Fe(OH)_3$  is de P.N.C. numeriek gelijk aan de hoeveelheid  $HA$  kationen die het systeem verlaat, verminderd met de output van protonen. Vooral  $Fe(OH)_3$  en  $H_4SiO_4$  zullen in zo'n systeem achterblijven. Door de geringe reactiesnelheid van veel mineralen in de bodem zou dit overigens geen handige bepalingmethode voor de P.N.C. zijn.

### 3.3. Processen die de P.N.C. beïnvloeden

Omdat de P.N.C. van de meeste bodems zo geweldig groot is ten opzichte van jaarlijkse veranderingen in P.N.C., is het in een tijdsbestek van enkele jaren meestal niet mogelijk voorraadveranderingen in P.N.C. nauwkeurig te meten.

Veranderingen in P.N.C. kunnen echter wel berekend worden door van processen die de P.N.C. beïnvloeden de input en output te meten. Hierbij moet nagegaan worden welke verbindingen bij in- en output de P.N.C. beïnvloeden en de grenzen van het systeem moeten duidelijk vastgelegd worden. Beschouwde systemen kunnen bijvoorbeeld zijn de bovengrondse vegetatie, de  $A_0$ -horizon van een bodem, biomassa + bodem tot de permanent met grondwater verzadigde zone, of een geheel stroomgebied met de daarin aanwezige biogeocoenosen. Als de grenzen van het systeem op een verstandige manier zijn vastgelegd is het verder van belang input en output van het systeem te meten.

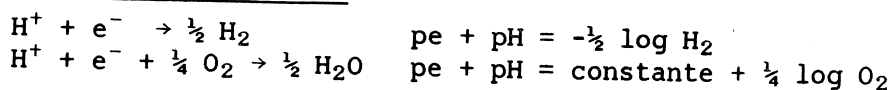
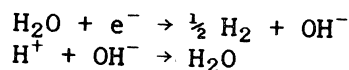
Dit kan grote moeilijkheden opleveren, o.a. wat betreft de input en output van en naar de atmosfeer. Als resultaat van dergelijke inspanningen kunnen veranderingen van P.N.C. onder verschillende omstandigheden met elkaar worden vergeleken. Vervolgens kan ook, als logische voortzetting van het onderzoek, aandacht worden besteed aan de consequenties van veranderingen van de P.N.C. van een systeem.

- 
- (1) input van protonen
  - (2) input van verbindingen die bij overgang naar hun standaard-oxidatie-reductietoestand meer  $H^+$ -ionen dan elektronen produceren
  - (3) input van gasen die met water sterke zuren ( $pK < 3$ ) vormen
  - (4) output van conjugate basen van zwakke zuren ( $pK > 3$ )
  - (5) output van metaalkationen geassocieerd met organische stof
- 

Tabel 1. De belangrijkste processen die de protonen-neutralisatie-capaciteit van een systeem verlagen. Verhoging van P.N.C. treedt op door output (input) in plaats van input (output) van genoemde verbindingen.

De verbindingen die bij input of output veranderingen teweegbrengen in de P.N.C. van een systeem zijn gegeven in tabel 1. Als toelichting bij deze tabel het volgende:

basen die bij hoge pH voorkomen, zullen naarmate de pH daalt steeds meer overgaan in zuren, door protonen op te nemen. Dit zal plaatsvinden in volgorde van hoge naar lage  $pK$ -waarden van de zuren die gevormd worden. De P.N.C. van een (open) systeem wordt verlaagd als conjugate basen van zwakke zuren ( $pK > 3$ ) eruit verdwijnen en verhoogd als zulke verbindingen worden toegevoegd. In een gesloten systeem heeft het meer of minder gedissocieerd zijn van zwakke zuren ( $pK > 3$ ) uiteraard geen invloed op de P.N.C. De input van een zwak zuur, zoals  $H_2CO_3$ , komt overeen met de input van een proton plus de conjugate base van een zwak zuur, waarbij het gezamenlijke effect op de P.N.C. nul is. Humus, strooisel en biomassa kunnen worden beschouwd als zwak zuur (de CHO-component; waarbij aangetekend dat enkele organische zuren, zoals oxaalzuur, een  $pK_{HA}$  kleiner dan 3 hebben), plus gereduceerde N- en S-verbindingen, plus de met organische stof geassocieerde metaalkationen, waarvoor geldt dat output ervan de P.N.C. verlaagt. Lindsay & Sadiq (1980) hebben er nog eens nadrukkelijk op gewezen dat de pH en de redoxpotentiaal van een systeem met water onderling afhankelijk zijn:



Als een verbinding, die zich niet bevindt in de standaard-oxidatie-reductietoestand, betrokken is bij de input of output van een systeem, heeft dit consequenties die worden toegelicht met onderstaande voorbeelden:

| Input                                        | Beschouwde systeem                                                                | Output         | Nr.  |
|----------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|----------------|------|
| $4\text{Fe}^{2+}$                            | $\rightarrow 4\text{Fe}^{3+} + 4\text{e}^-$                                       |                | 1a   |
| $\text{O}_2$                                 | $+ 4\text{H}^+ + 4\text{e}^- \rightarrow 2\text{H}_2\text{O}$                     |                | 1b   |
| $4\text{Fe}^{2+} + \text{O}_2 + 4\text{H}^+$ | $\rightarrow 4\text{Fe}^{3+} + 2\text{H}_2\text{O}$                               |                | 1som |
| $\text{NH}_4^+$                              | $+ 3\text{H}_2\text{O} \rightarrow 10\text{H}^+ + \text{NO}_3^- + 8\text{e}^-$    |                | 2a   |
| $2\text{O}_2$                                | $+ 8\text{H}^+ + 8\text{e}^- \rightarrow 4\text{H}_2\text{O}$                     |                | 2b   |
| $\text{NH}_4^+ + 2\text{O}_2$                | $\rightarrow \text{NO}_3^- + 2\text{H}^+ + \text{H}_2\text{O}$                    |                | 2som |
| $\text{CO}_2$                                | $+ \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{CH}_2\text{O}$                            | $+ \text{O}_2$ | 3a   |
|                                              | $\text{CH}_2\text{O} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow 4\text{e}^- + 4\text{H}^+$  | $\text{CO}_2$  | 3b   |
|                                              | $4\text{Fe}^{3+} + 4\text{e}^- \rightarrow 4\text{Fe}^{2+}$                       |                | 3c   |
|                                              | $4\text{Fe}^{3+} + 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow 4\text{Fe}^{2+} + 4\text{H}^+$ | $+ \text{O}_2$ | 3som |

Bij reactie 1a wordt  $\text{Fe}^{2+}$  geoxydeerd, bij reactie 2a betreft dit  $\text{NH}_4^+$ .

In beide gevallen worden er elektronen geproduceerd bij de overgang van de oorspronkelijke oxidatie-reductietoestand naar de standaard-oxidatie-reductietoestand. De gevormde elektronen worden weer geconsumeerd door reactie 1b resp. 2b. Bij reactie 1som vindt er consumptie plaats, bij reactie 2som juist produktie van  $\text{H}^+$ -ionen. Het verschil in de hoeveelheid protonen en elektronen die bij de oxidatie-reacties 1a en 2a betrokken zijn, is bepalend voor de consequenties voor de P.N.C. van het systeem. Als tussenstation fungeert organische stof vaak als elektronendonor of -acceptor; als elektronendonor bij oxidatie tot  $\text{CO}_2$ , als elektronenacceptor bij reductie tot  $\text{CH}_4$ . Als illustratie hiervoor dient de reactiecyclus 3a-3c. Aan reactie 3som is te zien dat ook hier water als de uiteindelijke elektronen- en protonendonor optreedt.

Als de P.N.C. niet ten opzichte van een standaard-oxidatie-reductietoestand wordt gedefinieerd, kan aan de input en output van een systeem niet beoordeeld worden hoe de P.N.C. verandert; zie hiervoor bijvoorbeeld reactie 6 in tabel 2. Als de P.N.C. in dit geval alleen ten opzichte van een standaard-pH gedefinieerd zou zijn, daalt de P.N.C. Nu de P.N.C. ook ten opzichte van een standaard-oxidatie-reductietoestand is gedefinieerd, verandert de P.N.C. bij reactie 6 niet. De pH kan zelfs dalen, terwijl de P.N.C. stijgt; zie hiervoor reactie 8 in tabel 2.

### 3.4. Invloed van de hydrologie op veranderingen van P.N.C.

In tabel 2 is een aantal reacties weergegeven die een belangrijke rol kunnen spelen bij veranderingen van P.N.C. Onder de humide Nederlandse klimaatomstandigheden neemt de P.N.C. van de meeste ecosystemen gestadig af. Vooral bij bodems die nog carbonaten bevatten is de afname van de P.N.C. groot, vooral door het oplossen van  $\text{CO}_2$  in het bodemwater ten gevolge van bodemademhaling en uitspoeling van het hierbij gevormde calciumbicarbonaat. Er

zijn echter ook situaties aanwijsbaar waar de P.N.C. juist stijgt. Dit is vooral mogelijk in kwelsituaties, waar bicarbonaatrijk water aan de oppervlakte komt en waar een gedeelte van de opgeloste C als  $\text{CO}_2$  naar de atmosfeer ontwijkt. Er kunnen zich in zulke situaties soms zelfs secundaire carbonaten vormen. Bij vermindering van kwel, of bij het veranderen van een kwelsituatie in een situatie met inzigging, zal de P.N.C. gaan dalen. Niet alleen aan- of afvoer van ionen (waaronder bicarbonaten) met het grondwater beïnvloedt de P.N.C. Een meer of minder hoge grondwaterstand heeft op zichzelf al belangrijke consequenties voor veranderingen in P.N.C. Bij hoge grondwaterstanden zullen immers omstandigheden met lage redoxpotentiaal veelvuldig voorkomen. Hierbij kunnen o.a.  $\text{CH}_4$ ,  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{NO}$ ,  $\text{N}_2$  en  $\text{NH}_3$  het systeem verlaten, terwijl bij meer geoxydeerde omstandigheden de output van C, S en H vooral zal plaatsvinden als  $\text{CO}_2$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$  en  $\text{NO}_3^-$ . Het hangt ervan af in welke oxidatie-reductietoestand de C, S en N verbindingen het systeem zijn binnengekomen, welke invloed de output op de P.N.C. heeft.

| Input                          | Beschouwde systeem |                                               | Output                                                                  | Verandering van P.N.C. | Nr. |
|--------------------------------|--------------------|-----------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------|------------------------|-----|
| $\text{CO}_2$                  | +                  | $\text{H}_2\text{O}$                          | $\rightarrow \text{CH}_2\text{O}$                                       | +0 <sub>2</sub>        | 0   |
| $\text{O}_2$                   | +                  | $\text{CH}_2\text{O}$                         | $\rightarrow \text{H}^+$                                                | + $\text{HCO}_3^-$     | -1  |
|                                |                    | MA                                            | $\rightarrow \text{A}^-$                                                | + $\text{M}^+$         | -1  |
| $2\text{SO}_2 + \text{O}_2$    | +                  | $2\text{H}_2\text{O}$                         | $\rightarrow 4\text{H}^+ + 2\text{SO}_4^{2-}$                           |                        | -4  |
|                                |                    | $\text{SO}_4^{2-} + 2\text{CH}_2\text{O}$     | $\rightarrow 2\text{HCO}_3^-$                                           | + $\text{H}_2\text{S}$ | +2  |
|                                |                    | $\text{M}^{2+}$                               | $\rightarrow \text{M}^{2+}$                                             |                        | +2  |
| $9\text{O}_2$                  | +                  | $4\text{FeS} + 20\text{H}_2\text{O}$          | $\rightarrow 4\text{Fe}(\text{OH})_3 + 4\text{SO}_4^{2-} + 8\text{H}^+$ |                        | +8  |
| $2\text{O}_2$                  | +                  | $\text{NH}_4^+$                               | $\rightarrow \text{NO}_3^- + 2\text{H}^+$                               |                        |     |
|                                |                    | $\text{A}^-$                                  | $\rightarrow \text{A}^- + 2\text{H}_2\text{O}$                          |                        | 0   |
| $\frac{1}{2}\text{N}_2$        | +                  | $\frac{1}{2}\text{H}_2\text{O} + \text{R.OH}$ | $\rightarrow \text{R.NH}_2 + \frac{3}{4}\text{O}_2$                     |                        | -1  |
|                                |                    | $\text{NH}_4^+ + \text{OH}^-$                 | $\rightarrow \text{H}_2\text{O} + \text{NH}_3$                          |                        | +1  |
| $\text{H}^+ + \text{AA}^-$     | +                  | MA                                            | $\rightarrow \text{M}^{2+} + \text{HA}^- + \text{AA}^-$                 |                        | -2  |
| $4\text{Fe}^{2+} + \text{O}_2$ | +                  | $2\text{H}_2\text{O}$                         | $\rightarrow 4\text{Fe}(\text{OH})_3 + 8\text{CO}_2$                    |                        | -4  |
| $8\text{HCO}_3^-$              | +                  |                                               |                                                                         |                        |     |

$\text{A}^-$  = conjugate base van zwak zuur ( $\text{pK} > 3$ )

$\text{AA}^-$  = conjugate base van sterk zuur ( $\text{pK} < 3$ )

Tabel 2. Voorbeelden van processen met hun invloed op de protonen-neutralisatie-capaciteit van een systeem. De P.N.C. is gedefinieerd ten opzichte van een standaard-oxidatie-reductietoestand en ten opzichte van  $\text{pH} = 3$ .

In elk geval is duidelijk dat output van meer gereduceerde verbindingen een minder negatieve invloed op de P.N.C. zal hebben dan output van meer geoxydeerde verbindingen. De gehele biogeo-

chemische kringloop van elementen gaat hierdoor op een andere wijze verlopen. Daar komt nog bij dat door de aanpassing aan meer ontwaterde omstandigheden oxidaties zullen plaatsvinden, die weliswaar de P.N.C. niet zullen verlagen, omdat deze is gedefinieerd ten opzichte van een standaard-oxidatie-reductietoestand, maar wel zal de pH hierdoor kunnen dalen. Zie hiervoor bijvoorbeeld de reacties 5 en 6 in tabel 2.

Bovenstaande uiteenzetting vormt een belangrijk deel van de fundamentele achtergrond van de al zo vaak geconstateerde verschijnselen dat vegetaties bij ontwatering vaak een zuurder karakter krijgen en biedt de mogelijkheid procesonderzoek uit te voeren om deze verzuring te kwantificeren. Tot nu toe zijn nog maar voor weinig ecosystemen gegevens aanwezig om de veranderingen van P.N.C. nauwkeurig te kunnen kwantificeren.

### 3.5. Bibliografie

Breemen, N. van & J. Mulder, 1983.

Acidification and alkalization of soils. Concept manuscript aan te bieden aan Plant & Soil.

Lindsay, W.L. & M. Sadiq, 1980.

Use of pe + pH as a redox parameter in soils. Soil Sci. Soc. Am. J. 44.

#### 4. CHEMISCHE KENMERKEN VAN HET GRONDWATER IN RELATIE TOT DE STANDPLAATS

##### 4.1. Inleiding

In eerdere hoofdstukken van dit rapport is in hoofdzaak aandacht besteed aan factoren, die in de standplaats een rol spelen in de onmiddellijke nabijheid van de planten. Daardoor kunnen deze factoren soms zonder veel bezwaar van toepassing worden geacht op het milieu van de planten. In veel gevallen is het echter gewenst een relatie te zoeken met kenmerken van de standplaats die gemakkelijker op representatieve wijze bepaald kunnen worden. Deze problematiek is door Van Wirdum (o.a. 1981, 1982) uitgewerkt met betrekking tot de chemische samenstelling van het verzadigde grondwater. In dit hoofdstuk wordt een verwante beschouwing ontwikkeld, die tot soortgelijke conclusies leidt.

##### 4.2. Acquisitie van ionen door het grondwater

Op zijn weg door de geohydrologische cyclus ondergaat de samenstelling van water grote veranderingen, die voornamelijk veroorzaakt worden door invloeden van de biosfeer en in mindere mate het reageren van mineralen met het grondwater. De chemische samenstelling van grondwater is vooral afhankelijk van:

- de kringloop van C, N en S;
- oxidatie-reductiereacties;
- gasuitwisseling met de atmosfeer;
- evenwichten tussen in water opgeloste ionen en de vaste fase;
- droge en natte depositie van verbindingen vanuit de atmosfeer;
- opname door de vegetatie en mineralisatie van metaalkationen;
- neerslag en verdamping.

Bij de verdere beschrijving van de processen die de chemische samenstelling van grondwater bepalen wordt hier volstaan met enkele opmerkingen.

Vereenvoudigd kunnen verweringsreacties in de bodem worden voorgesteld als het reageren van neerslagwater dat zuren heeft opgenomen, met mineralen in de bodem. De zuren betreffen  $\text{HNO}_3$ ,  $\text{H}_2\text{SO}_4$  en  $\text{H}_2\text{CO}_3$  en organische zuren, die reageren met mineralen zoals calcië, plagioklaas of gibbsiet. Hierbij worden protonen geïnactiveerd en komen metaalionen in oplossing. Het hangt vooral van de mineralogische samenstelling van gesteenten en al opgetreden bodemvorming af welke ionen in oplossing zullen komen. De voor de verwerking noodzakelijke zuren worden voor een belangrijk gedeelte in de wortelzone, het biologisch actieve gedeelte van de bodem, geproduceerd. Behalve in de wortelzone kan het grondwater nog  $\text{CO}_2$  opnemen bij het passeren van gesteenten met organische stof als er (anaerobe) ademhaling optreedt. Vervolgt men infiltrerend grondwater op zijn weg door watervoerende pakketten, dan moet na

passage van de wortelzone nog slechts een geringe acquisitie van anionen worden verwacht, als men bij de anionen alle vormen van  $\text{CO}_2$  rekent die in het grondwater zijn opgelost.

Voor het oplossen van goed oplosbare zouten zijn geen zuren nodig, maar deze verbindingen worden in een humide klimaat al in een vroeg stadium afgevoerd. Aanwezigheid van chloriden duidt dan ook op (recente) input van  $\text{Cl}^-$ , via droge en natte depositie, via zeewaterinvloed (connaat water) of via anthropogene verontreiniging.

De anionen die naast  $\text{Cl}^-$  belangrijk zijn bij de chemische samenstelling van grondwater zijn vooral nitraat-, sulfaat- en -(bi)carbonaationen. Voor nitraat spelen evenwichten met de anorganische vaste fase geen belangrijke rol. Het nitraatgehalte wordt bepaald door biologische reacties, waarbij nitrificatie, denitrificatie en ionenopname de belangrijkste zijn. De stikstofhuishouding van ecosystemen kan dan ook voor een gedeelte verantwoordelijk zijn voor de acquisitie van mobiele anionen door het grondwater en daarmee voor de verwerking.

Voor sulfaationen spelen evenwichten met de vaste fase en anionen-exclusie een belangrijke rol. Tegenwoordig beïnvloedt ook luchtverontreiniging de sulfaatconcentraties van grondwater, waarbij concentraties tot  $2 \text{ meq.liter}^{-1}$  aan  $\text{SO}_4^{2-}$  gemakkelijk door luchtverontreiniging kunnen worden verklaard. Onder bos kunnen nog wel hogere  $\text{SO}_4^{2-}$ -concentraties, mogelijk door depositie vanuit de atmosfeer, ontstaan. Bij de oxidatie van sulfiden stijgt de ionenconcentratie en dit is een van de belangrijkste abiotische processen waardoor verwerking kan optreden. De acquisitie van carbonaten wordt vooral bepaald door de bodemademhaling. Deze kan aëroob verlopen, zodat alle koolstofverbindingen uiteindelijk worden afgebroken tot  $\text{CO}_2$  en  $\text{H}_2\text{O}$ , maar ook anaëroob, waarbij naast  $\text{CO}_2$  o.a. ook  $\text{CH}_4$  en  $\text{H}_2$  kunnen ontstaan. De produktie van  $\text{CO}_2$  is vooral in het vegetatiesseizoen zodanig groot, dat slechts een gedeelte met het bodemwater afgevoerd kan worden; het overige ontwijkt naar de atmosfeer. Onder met water verzadigde omstandigheden is de gasuitwisseling tussen wortelzone en atmosfeer beperkt en zal de partiële gasdruk van  $\text{CO}_2$  hoog op kunnen lopen. Afvoer naar het grondwater zou vooral van belang kunnen zijn onder begroeide oppervlakken in perioden met een neerslagoverschot. Met het infiltrerende grondwater kunnen dan hoge ionenconcentraties bereikt worden en treedt een snelle verwerking op. Naast de partiële gasdruk is de hoeveelheid  $\text{CO}_2$  die bij evenwichtscondities in water kan oplossen nog afhankelijk van de temperatuur en de pH. Beneden pH 5.5 is vrijwel alle opgeloste  $\text{CO}_2$  aanwezig als  $\text{CO}_2.\text{aq}$  (zie fig. 1) en zijn  $\text{HCO}_3^-$  en  $\text{CO}_3^{2-}$  onbetekenend. De invloed van het opgeloste  $\text{CO}_2$  bij een pH lager dan 5.5 komt tot uiting als tijdens de infiltratie van dit zogenaamde agressieve grondwater reacties optreden met bodemmineralen, waarbij de pH stijgt en de ionenconcentratie oploopt.

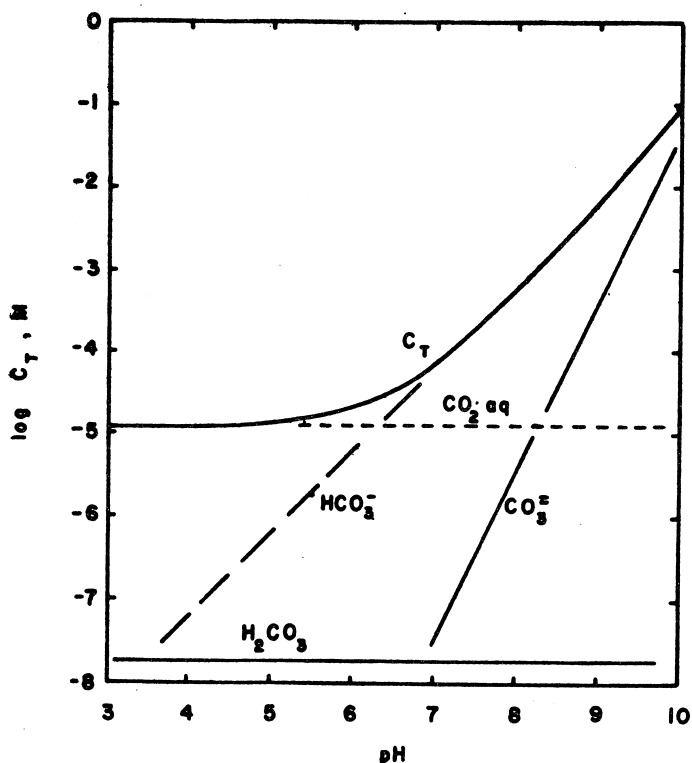


Fig. 1. Inorganic carbon species distribution as a function of pH. The system is equilibrated with an atmosphere of  $P_{CO_2} = 10^{-3.5}$  atm.

Enkele voorbeelden van in grondwater opgelost  $CO_2$  zijn weergegeven in tabel 1. De gepresenteerde gegevens zijn ontleend aan Kemmers en Jansen (1980).

| Buisnr. | pH  | $CO_2(aq)$ | $HCO_3^-$ | $CO_3^{2-}$ | $C_t$ |
|---------|-----|------------|-----------|-------------|-------|
| 3       | 3.7 | 1.04       | 0.0       | 0.0         | 1.04  |
| 11      | 4.7 | 2.15       | 0.0       | 0.0         | 2.15  |
| 13      | 5.4 | 0.57       | 0.06      | 0.0         | 0.63  |
| 10      | 6.5 | 4.02       | 5.29      | 0.0         | 9.31  |
| 12      | 6.7 | 1.78       | 3.71      | 0.0         | 5.49  |
| A       | 6.8 | 1.33       | 3.49      | 0.0         | 4.82  |

Tabel 1. Enkele voorbeelden van in grondwater opgelost  $CO_2$  op 26-2-'80 in het CRM-reservaat Groot Zandbrink bij 5 grondwaterbuizen. Concentraties in  $mmol.l^{-1}$ .

#### 4.3. Een eenvoudige typologie van grondwater

Hoewel door verontreiniging complicaties kunnen optreden kan de hydrologische cyclus gekarakteriseerd worden door de chemische samenstelling van het water, waarbij hier vooral aandacht zal worden besteed aan de zogenaamde maior-ionen, die men kan defi-

niëren als ionen die meer dan 1% bijdragen aan de ionenbalans. In elk van de drie compartimenten atmosfeer, lithosfeer en de zee heeft water kenmerkende eigenschappen. Water ontstaan door verblijf in een van de drie compartimenten wordt respectievelijk atmotroof, lithotroof en thalassotroof water genoemd (Van Wirdum, 1980).

Een zeer basale manier waarop atmotroof, lithotroof en thalassotroof water valt te karakteriseren is ontleend aan de volgende overwegingen, waarbij in eerste instantie voorbijgegaan wordt aan de door Van Wirdum (1980) vooropgestelde ecologische relevantie en bruikbaarheid voor andere waterkwaliteitskenmerken.

Atmotroof water heeft een laag, thalassotroof een hoog en lithotroof water meestal een intermediair ionengehalte. Van de anionen  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{HCO}_3^-$  en  $\text{NO}_3^-$  is alleen  $\text{Cl}^-$  niet karakteristiek voor verweringsprocessen, in de zin van het oplossen van mineralen onder invloed van zuren.  $\text{Cl}^-$  is juist karakteristiek voor goed in water oplosbare zouten, zoals die aanwezig zijn in zeewater en in sterk door zeewater beïnvloed neerslagwater. De overige drie anionen ( $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{HCO}_3^-$  en  $\text{NO}_3^-$ ) zijn juist karakteristiek voor lithotroof water, ontstaan door verweringsprocessen, waarbij de biosfeer een belangrijke rol speelt, vooral wat betreft  $\text{HCO}_3^-$  en  $\text{NO}_3^-$ . Van het totale gehalte aan ionen kan een goede indruk worden verkregen door meting van het elektrisch geleidingsvermogen (EGV). De bijdrage aan het EGV van bicarbonaten, sulfaten en nitraten kan geschat worden door van het EGV het aandeel hieraan van chloriden af te trekken. Het specifiek geleidingsvermogen van  $\text{MCl}$  (ca.  $12,6 \text{ mS} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{mmol}^{-1}$ ) en de activiteitscoëfficiënten van verschillende ionen (ca. 0,8) in aanmerking nemend kan het aandeel van chloriden aan het EGV geschat worden als  $10 \times (\text{Cl}^-)$ , als het EGV wordt opgegeven in  $\text{mS} \cdot \text{m}^{-1}$  en de chlorideconcentratie als  $\text{mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ . Het aldus voor de invloed van chloriden gereduceerde EGV wordt hier  $\text{EGV}_{\text{rCl}}$  genoemd. Voor oplossingen met een pH lager dan 5 wordt het EGV beïnvloed door de bijdrage van  $\text{H}^+$ -ionen aan het geleidingsvermogen. Het specifiek geleidingsvermogen van  $\text{H}^+$ -ionen bedraagt bij  $25^\circ\text{C}$   $35 \text{ mS} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{mmol}^{-1}$ . Na het optreden van verweringsreacties, waarbij kationen in oplossing komen en  $\text{H}^+$ -ionen worden geïnactiveerd, zijn kationen aanwezig die een specifiek elektrisch geleidingsvermogen hebben dat ongeveer 7x zo klein is als dat van  $\text{H}^+$ -ionen. Voor vergelijking van oplossingen voor en na het inactiveren van  $\text{H}^+$ -ionen door verweringsreacties is het daarom zinvol dit verschil te compenseren door voor  $\text{H}^+$  een specifiek geleidingsvermogen in rekening te brengen als ware het een "gemiddeld" kation, d.w.z. door het EGV te verminderen met 6/7e deel van de bijdrage van  $\text{H}^+$ -ionen aan het EGV. Het aldus berekende EGV wordt hier het voor  $\text{H}^+$ -ionen-inactivatie gereduceerde EGV genoemd ( $\text{EGV}_{\text{rH}}$ ). Vele auteurs beschouwen echter het voor alle  $\text{H}^+$ -ionen gereduceerde EGV ( $\text{EGV}_{\text{rH}}$ ). Opgemerkt moet worden dat in de oplossingen waar deze reducties van betekenis zijn, meting en interpretatie van de pH en daardoor ook uitvoering van de reductie niet vrij is van aanzienlijke praktijkproblemen.

Karakterisering van atmotroof, lithotroof en thalassotroof water kan nu plaatsvinden met behulp van EGV en  $\text{EGV}_{\text{rCl}}/\text{EGV}$ , of met behulp van  $\text{EGV}_{\text{rH}}$  en  $\text{EGV}_{\text{rH,Cl}}/\text{EGV}_{\text{rH}}$ .

De verhouding  $EGV_{rCl}/EGV$  wordt hier electrical conductivity ratio genoemd (ECR), waarbij men eventueel eerst voor de invloed van  $H^+$ -ionen kan reduceren om zodoende  $ECR_{rH}$  te verkrijgen.

Door Van Wirdum (1980) werd een zeer verwante maat, CR, gebruikt. De relatie tussen beide maten is als volgt:

$$CR = 0,76 (1-ECR).$$

Atmotroof water is gekenmerkt door een laag EGV en vooral aan de kust een hoog aandeel van chloriden aan het EGV.

Lithotroof water wordt gekenmerkt door een laag tot matig hoog EGV en een laag aandeel van chloriden en thalassotroof water door een hoog EGV en een hoog aandeel aan het EGV van chloriden.

Op bovenstaande manier is een eenvoudige karakterisering van water in de hydrologische kringloop te geven, waarbij recht wordt gedaan aan de anionenacquisitie door neerslagwater bij het infiltreren in de bodem en bij de stroming door aquifers. De opgenomen zuren bewerkstelligen het verweren van mineralen. De conjugate basen van de opgenomen zuren (de anionen  $SO_4^{2-}$ ,  $HCO_3^-$ , evt.  $CO_3^{2-}$  en  $NO_3^-$ ) zijn in eerste instantie geassocieerd met protonen, maar na optredende verweringsreacties met andere kationen. Welke kationen dit zullen zijn hangt vooral af van de mineralogie van de wortelzone en het watervoerende pakket en van de verweerbaarheid van de verschillende mineralen. In kalkrijke sedimenten zal het overgrote deel van de kationen die met de opgenomen anionen  $SO_4^{2-}$ ,  $HCO_3^-$  en  $NO_3^-$  geassocieerd zijn bestaan uit  $Ca^{2+}$  (en  $Mg^{2+}$ ). Bij vulkanische gemeenten spelen ook  $Na^+$  en  $K^+$  vaak een belangrijke rol. Bij een snelle stikstofmineralisatie (en ook bij (lucht)verontreiniging) kan  $NH_4^+$  een belangrijke bijdrage leveren aan de kationensom en bij reeds sterk verweerde bodems die al erg zuur ( $pH < 4$ ) zijn geworden kunnen Al-ionen in hoge concentraties voorkomen. Speciaal onder gereduceerde omstandigheden kunnen ook Fe- en Mn-ionen hoge concentraties bereiken. Onder meer geoxydeerde omstandigheden zijn hoge Fe- en Mn-concentraties alleen mogelijk bij een zeer lage pH. Wanneer men, in afwijking wat Van Wirdum (1980) doet, lithotroof water definieert als water waarvan de chemische samenstelling in sterke mate door het gesteende is bepaald, behoeft dit dus niet persé een hoog percentage  $Ca^{2+}$ -ionen te bezitten. In Nederland komen echter bijna overal binnen enkele meters diepte kalkrijke sedimenten voor, waardoor water dat een lange weg heeft afgelegd door de diepere lithosfeer bijna altijd een hoog percentage  $Ca^{2+}$ -ionen bezit. In dit geval zal dan ook een grote mate van overeenkomst zijn te verwachten in de hoeveelheid geacquisiteerde anionen  $HCO_3^-$  (evt.  $CO_3^{2-}$ ),  $SO_4^{2-}$  en  $NO_3^-$  en de hoeveelheid  $Ca^{2+}$ -ionen. Eerder werd de hoeveelheid  $HCO_3^-$  (evt.  $CO_3^{2-}$ ),  $SO_4^{2-}$  en  $NO_3^-$  al benaderd via  $EGV_{rCl}$ . Het is dan ook te verwachten dat onder bovenstaande omstandigheden ECR en  $[\frac{1}{2}Ca^{2+}]/([\frac{1}{2}Ca^{2+}] + [Cl])$  sterk overeenkomstige verhoudingen zullen zijn. Als de opgenomen zuren nog geen verweringsreacties met mineralen in de bodem zijn aangegaan en  $H^+$ -ionen nog een belangrijke bijdrage leveren aan het EGV is het evenwel noodzakelijk het EGV eerst te verminderen met de bijdrage van  $H^+$ -ionen aan het EGV. Als de door verwerking opgenomen kationen niet voor het overgrote deel bestaan uit  $Ca^{2+}$ -ionen, maar bijvoorbeeld ook Al-ionen of  $NH_4^+$ -ionen kwantitatief belangrijk zijn, zullen de verhoudingen ECR en  $[\frac{1}{2}Ca^{2+}]/([\frac{1}{2}Ca^{2+}] +$

[Cl]) niet meer overeenkomstige waarden laten zien. De verhouding  $[\frac{1}{2}\text{Ca}^{2+}]/([\frac{1}{2}\text{Ca}^{2+}]+[\text{Cl}])$  wordt door Van Wirdum (1980) ionic ratio (IR) genoemd en IR en EGV zijn twee variabelen die te zamen verreweg de meeste variatie in waterchemie in ecosystemen blijken te kunnen beschrijven op een wijze die samengaat met verschillen in vegetatie. Door Van Wirdum (1980) wordt verondersteld dat IR een belangrijke parameter is om de kwaliteit van water in ecologische zin aan te geven. Een lage IR betekent dat andere kationen dan  $\text{Ca}^{2+}$  een belangrijk aandeel zullen hebben in de kationensom. Bij thalassotroof water zal dit vooral  $\text{Na}^+$  zijn, bij atmotroof water ook  $\text{Na}^+$  en door luchtverontreiniging tegenwoordig ook  $\text{NH}_4^+$  en verschillende typen lithotroof water zullen vooral variatie vertonen in  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{NH}_4^+$  en  $\text{Al}^{3+}$ . Het is dan inderdaad ook niet moeilijk om in te zien dat IR ecologische omstandigheden kan karakteriseren die zeer sterk van elkaar verschillen.

Met behulp van IR en EGV zal soms dezelfde, maar veelal meer variatie in chemische samenstelling van water beschreven kunnen worden dan met ECR en EGV.

Van door Both en Van Wirdum (1981) besproken grondwatermonsters worden in tabel 2 de overeenkomsten en verschillen geïllustreerd van  $\text{ECR}_{\text{rH}}$  en IR. Zoals te verwachten was komen deze twee variabelen goed overeen indien er door opgenomen zuren vooral Ca-houdende mineralen zijn opgelost en  $\text{Na}^+$  of  $\text{Ca}^{2+}$  het overwegende kation is. Bij grote verschillen tussen ECR en IR blijken andere kationen dan Ca of Na te overwegen, zoals  $\text{NH}_4^+$  en te oordelen naar verschillen in de ionenbalans bij enkele monsters met lage pH waarschijnlijk  $\text{Al}(\text{OH})_{(3-x)}^+$ , welk ion echter niet bepaald is bij deze monsters. Bij een pH ruim boven de 4 zullen geen aanmerkelijke hoeveelheden Al in oplossing kunnen zijn.

Of er sprake is van lithotroof water in de betekenis van water dat zuren heeft opgenomen die vervolgens met bodemmineralen hebben gereageerd, met andere woorden of er sprake is geweest van verwerking kan nagegaan worden door  $\text{EGV}_{\text{rHrCl}}$  te beschouwen. De opgetreden verwerking zal ruwweg evenredig zijn met  $\text{EGV}_{\text{rHrCl}}$  monster -

$\text{EGV}_{\text{rHrCl}}$  neerslag  $\times$  (neerslag/nuttige neerslag)

waarbij  $\text{EGB}_{\text{rHrCl}}$  neerslag in Nederland de laatste jaren ca. 25 tot 30 uS/cm bedraagt (zie tabel 2).

Of tijdens de ionenaquisitie veel Ca is opgenomen is duidelijk te zien aan IR. Als IR en  $\text{ECR}_{\text{rH}}$  duidelijk van elkaar verschillen zullen vooral  $\text{NH}_4^+$ - en/of Al-ionen aanwezig zijn. Samenvattend valt te zeggen dat de maior-ionensamenstelling van natuurlijke wateren goed is te karakteriseren met behulp van pH, EGV,  $\text{ECR}_{\text{rH}}$  en IR.

#### 4.4. Relaties tussen grondwaterchemie, bodemtypen en vegetatie

De delen van een landschap waar infiltratie van water in de bodem optreedt, zijn meestal duidelijk te onderscheiden van die delen van het landschap waar vooral ook laterale doorvoer en kwel optreedt.

Geomorfologie, isohypsenkaarten en stijghoogte van het ondiepe en diepe grondwater kunnen hierover duidelijke aanwijzingen geven. Transport van ionen met het bodemwater is een van de belangrijkste processen bij de bodemvorming. In veel landschapstypen zijn dan ook toposequenties van bodemtypen te onderscheiden die samenhangen met de hydrologie. In Nederland is op het pleistoceen een veel voorkomende sequentie van bodemtypen die, bestaande uit haarpodzolgronden, veldpodzolgronden, gooreerdgronden, beekeerdgronden en vormen van genoemde bodemtypen met de ontwikkeling van venige bovengronden. Aan de hoge kant van deze toposequentie infiltreert lokaal, zuur, ionenarm grondwater; aan de lage kant van de toposequentie komt grondwater met een veel hoger ionengehalte en een hogere pH te voorschijn.

Verzadigingsgraad van het adsorptiecomplex van de bodem met Ca, C/N quotiënten van de organische stof, transport van Fe en Al met het grondwater en beschikbaarheid van fosfaten zijn enkele factoren die sterk gerelateerd zijn aan hydrologische condities van zo'n toposequentie. De biotische rijkdom op het pleistoceen blijkt voor een belangrijk deel samen te hangen met gradiëntzones, waar het zure, lokale grondwater in contact treedt met het basische, ionenrijke, regionale grondwater. Het optreden van gebieden met een (eertijds) hoge soortenrijkdom en concentraties van zeldzame soorten samenhangend met dergelijke gradiënten op een nationale schaal, zoals beschreven door C.H. van Leeuwen, is weergegeven in de Wetenschappelijke Atlas van Nederland. Juist die vegetatietypen die voorkomen in de smalle overgangszones in het landschap waar geen frequente wisselingen in overstroming optreden en geen sterke, onregelmatige afvoer van water plaatsvindt, maar waar wel duidelijke kwelinvloeden aanwezig zijn, zoals dat het geval is bij Caricion davallianae vegetaties, zijn sterk afhankelijk van het voortbestaan van deze gradiëntzones en daardoor van de hydrologische omstandigheden in omringende delen van het landschap en daardoor zeer kwetsbaar. De vegetaties die karakteristiek zijn voor omstandigheden waar pas geïnfiltreerd lokaal grondwater de vegetatie beïnvloedt, zoals dat het geval is bij vochtige heide en hoogveenvegetaties, zijn in tegenstelling tot bijv. Caricion davallianae vegetaties, niet afhankelijk van de regulatie van de chemische samenstelling van het grondwater in omringende delen van het landschap. Onder dergelijke omstandigheden zal vooral beïnvloeding van het grondwaterpeil door omringende delen van het landschap zijn invloed doen gelden.

Onderzoek van de maior-ionensamenstelling van het grondwater, zoals eerder omschreven, kan een goed hulpmiddel zijn bij de bestudering van de ecologische factoren die het voorkomen van bovengenoemde vegetatietypen beïnvloeden. Ook in laagveengebieden kan bestudering van de maior-ionensamenstelling van het grondwater van veel betekenis zijn. Vooral het plaatselijk optreden van kwel, meer of minder contact met boezemwater en het vrijwel uitsluitend door neerslagwater beïnvloed worden van de plaatsen waar zich een ontwikkeling naar hoogveenvorming begint voor te doen, zijn van belang voor de vegetatiesamenstelling en -ontwikkeling. Ook zout-zoet gradiënten en het in meerdere of mindere mate brakke karakter van grondwater, wat voor de vegetatiesamenstelling en vooral ook

voor vele faunacomponenten van belang is, kan goed worden weergegeven met de maior-ionensamenstelling van het grondwater. Hiebij is meting van pH, elektrische geleiding, chloridegehalte en calciumgehalte meestal voldoende om tot een bruikbare typering van grondwater te komen, zoals eerder al is uiteengezet. Dynamische aspecten van het grondwater, zoals beweeglijkheid en overstromingsfrequenties en hiermee samenhangende wisselingen in oxidatie-reductieomstandigheden, beschikbaarheid van voedingsstoffen en met oxidatie-reductie-omstandigheden samenhangende chemische en fysische factoren spelen waarschijnlijk voor verschillende typen vegetaties behorende tot Magnocaricion en Phragmition minstens zo'n belangrijke rol als de maior-ionensamenstelling van het grondwater. Bij zeer sterk wisselende waterstanden en overstromingscondities krijgen vegetaties die behoren tot het Lolio-Potentillion Sykora 1982 dikwijls de overhand.

Tabel 2. Chemische eigenschappen van door Both en Van Wirdum (1981) besproken grondwatermonsters en van enkele neerslagmonsters (KNMI/RIV).  
Met IR en  $ECR_{rH}$  in combinatie met pH en EGV kunnen verschillende watertypen goed gekarakteriseerd worden.

| nr.                           | neerslag 1980/82 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |       |      |      |       |      |         |        |       |
|-------------------------------|------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|------|------|-------|------|---------|--------|-------|
|                               | N1               | N2   | N3   | K1   | K2   | E1   | E3a  | E4   | E6   | E8a  | E9a  | E13a  | E6v  | E2v  | dK1   | dK3  | de Kooy | Deelen | Beek  |
| pH                            | 5.3              | 4.3  | 4.2  | 6.4  | 7.2  | 5.5  | 5.1  | 3.9  | 4.1  | 4.3  | 4.3  | 3.7   | 3.8  | 3.8  | 6.8   | 7.8  | 4.33    | 4.47   | 4.69  |
| ERG                           | 9 0              | 130  | 80   | 190  | 231  | 310  | 120  | 143  | 110  | 100  | 100  | 1100  | 136  | 160  | 1080  | 533  | 82      | 50     | 44    |
| Ca <sup>2+</sup>              | 0.57             | 0.07 | 0.04 | 1.93 | 1.92 | 2.25 | 0.75 | 0.60 | 0.07 | 0.11 | 0.18 | 8.60  | 0.20 | 0.48 | 10.73 | 4.04 | 0.036   | 0.023  | 0.089 |
| Mg <sup>2+</sup>              | 0.12             | 0.03 | 0.03 | 0.36 | 0.18 | 0.37 | 0.09 | 0.04 | 0.04 | 0.06 | 0.05 | 1.14  | 0.09 | 0.08 | 1.04  | 0.51 | 0.065   | 0.017  | 0.016 |
| Na <sup>+</sup>               | 0.14             | 0.18 | 0.10 | 0.20 | 0.17 | 0.44 | 0.31 | 0.24 | 0.14 | 0.15 | 0.16 | 0.81  | 0.23 | 0.30 | 0.77  | 1.15 | 0.285   | 0.077  | 0.041 |
| K <sup>+</sup>                | 0.00             | 0.04 | 0.03 | 0.05 | 0.02 | 0.04 | 0.01 | 0.05 | 0.08 | 0.03 | 0.04 | 0.01  | 0.13 | 0.09 | -     | -    | 0.008   | 0.005  | 0.006 |
| NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>  | 0.01             | 0.02 | 0.05 | 0.04 | 0.01 | 0.20 | 0.08 | 0.12 | 0.33 | 0.07 | 0.31 | 0.10  | 0.23 | 0.33 | -     | -    | 0.071   | 0.115  | 0.099 |
| HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> | 0.07             | 0.03 | 0.03 | 1.02 | 1.93 | 0.48 | 0.07 | 0.00 | 0.03 | 0.03 | 0.07 | 0.00  | 0.00 | 0.00 | 8.01  | 3.18 | 0.0     | 0.0    | 0.0   |
| SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> | 0.64             | 0.73 | 0.54 | 0.69 | 0.34 | 1.79 | 0.67 | 0.50 | 0.50 | 0.62 | 0.46 | 12.38 | 0.52 | 0.60 | 1.67  | 1.02 | 0.130   | 0.135  | 0.157 |
| Cl <sup>-</sup>               | 0.15             | 0.22 | 0.17 | 0.27 | 0.36 | 0.61 | 0.36 | 0.34 | 0.15 | 0.24 | 0.24 | 0.78  | 0.28 | 0.50 | 1.22  | 1.38 | 0.333   | 0.092  | 0.052 |
| NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>  | 0.08             | 0.31 | 0.00 | 0.11 | 0.02 | 0.00 | 0.01 | 0.03 | 0.00 | 0.00 | 0.02 | 0.01  | 0.04 | 0.04 | 0.05  | 0.00 | 0.064   | 0.056  | 0.060 |
| +                             | 0.84             | 0.39 | 0.31 | 2.58 | 2.30 | 3.30 | 1.25 | 1.18 | 0.74 | 0.47 | 0.79 | 10.86 | 1.04 | 1.44 | 12.54 | 5.70 | 0.521   | 0.271  | 0.276 |
| -                             | 0.94             | 1.29 | 0.74 | 2.09 | 2.65 | 2.88 | 1.11 | 0.86 | 0.68 | 0.89 | 0.79 | 13.17 | 0.84 | 1.14 | 10.95 | 5.58 | 0.527   | 0.283  | 0.270 |
| EGV <sub>rH</sub>             | 88               | 113  | 58   | 190  | 231  | 310  | 117  | 99   | 82   | 83   | 83   | 1031  | 81   | 105  | 1080  | 533  | 62      | 35     | 35    |
| EGV <sub>rHrCl</sub>          | 73               | 91   | 41   | 163  | 195  | 249  | 81   | 65   | 67   | 59   | 59   | 953   | 53   | 55   | 958   | 395  | 29      | 26     | 30    |
| IR                            | 0.79             | 0.24 | 0.19 | 0.88 | 0.84 | 0.79 | 0.68 | 0.64 | 0.32 | 0.31 | 0.43 | 0.92  | 0.42 | 0.49 | 0.90  | 0.75 | 0.10    | 0.20   | 0.63  |
| ECR <sub>rH</sub>             | 0.83             | 0.81 | 0.70 | 0.86 | 0.85 | 0.80 | 0.69 | 0.68 | 0.82 | 0.66 | 0.71 | 0.92  | 0.65 | 0.52 | 0.89  | 0.74 | 0.47    | 0.74   | 0.86  |

#### 4.5. Samenvatting

Landschapsecologische relaties komen voor een belangrijk gedeelte tot stand via transport van stoffen met (grond)water. In dit hoofdstuk wordt een korte beschrijving gegeven van de acquisitie van ionen door het grondwater en worden twee eenvoudige methoden besproken voor het karakteriseren van grondwater naar zijn ionensamenstelling. Er wordt kort gememoreerd dat de hydrologie een belangrijke invloed kan uitoefenen bij de bodemvorming en dat standplaatsfactoren voor vegetaties daardoor sterk door de hydrologie kunnen zijn bepaald.

4.6. Bibliografie

- Aletsee, L., 1967.  
Begriffliche und floristische Grundlagen zu einer pflanzen-geographischen Analyse der europäischen Regenwassermoorstandorte. Beitr. Biol. Pflanzen 43: 117-283.
- Altenburg, W.J. & P. Wildschut, 1981.  
Grondwaterkwaliteit en vegetatie in enkele Noordnederlandse beekdalen. Doct. verslag Plantenoecologie, RUG.
- Boatman, D.J. & W. Armstrong, 1968.  
A bog type in north-west Sutherland. J. Ecol. 56: 129-141.
- Böcker, R., 1978.  
Vegetations- und Grundwasserverhältnisse im Landschaftsschutzgebiet Tegeler Fliesstal (Berlin West). Thesis, Berlin. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 114: 1-164.
- Both, J.C. & G. van Wirdum, 1981.  
Waterhuishouding, bodem en vegetatie van enkele Gelderse natuurgebieden: basisrapport ten behoeve van de Commissie Bestudering Waterhuishouding Gelderland. Arnhem: Provincie Gelderland, RIN-rapport 81/18: 288 pp.
- Damman, A.W.H., 1978.  
Distribution and movement of elements in ombrotrophic peat-logs. Oikos 30: 480-495.
- Dierschke, H., 1969.  
Natürliche und naturnahe Vegetation in den Tälern der Böhme und Fintau in der Lüneburger Heide. Mitt. florist.-soziol. Arb. Gemeinsh. N.F. 14: 377-397.
- Drost, T., 1965.  
De oecologie van de ruwe bies in het Ilperveld.
- Dunham, R.J. & P.H. Nye, 1976.  
The influence of soil water content on the uptake of ions by roots. III Phosphate, potassium, calcium and magnesium uptake and concentration gradients in soil. J. Appl. Ecol. 13: 967-984.
- Du Rietz, E., 1954.  
Die Mineralbodenwassergrenze als Grundlage einer natürlichen Zweigliederung der nord- und mitteleuropäischen Moore. Vegetatio 5/6: 571-585.
- Dijk, H.W.J. van, 1980.  
Gevolgen van waterwinning door infiltratie op de vegetatie in de duinen. Rapport aan het Ministerie van Volksgezondheid en Milieuhygiëne. Vakgroep Milieubiologie, R.U. Leiden.
- Dijk, H.W.J. van & M. Janssen, 1980.  
Eutrofiëring van oevervegetatie in geïnfilteerde duinen. Duin 3: 11-20.
- Eskuche, V., 1962.  
Herkunft, Bewegung und Verbleib des Wassers in den Böden verschiedener Pflanzengesellschaften des Erfttales. Arb. Bundesanst. Vegetationskartierung Stolzenau/Weser: 72 pp.
- Fortescue, J.A.C., 1980.  
Environmental Geochemistry. A holistic approach. Springer, New York. Ecological Studies 35.

- Good, R.E., D.F. Whigham & R.L. Simpson (eds.), 1978.  
Freshwater Wetlands. Acad. Press., New York. Ecological Processes and Management Potential.
- Gorham, E. & W.H. Pearsall, 1956.  
Acidity, specific conductivity and calcium content of some bog and fen waters in Northern Britain. *J. Ecol.* 44 (1): 129-141.
- Gosselink, J.G. & R.E. Turnern, 1978.  
The role of hydrology in freshwater wetland ecosystems. In: Good, R.E. e.a. (eds.). *Freshwater Wetlands*, Acad. Press., New York.
- Grootjans, A.P., 1980.  
Distribution of plant communities along rivulets in relation to hydrology and management. In: O. Willmanns and R. Tüxen: *Epharmonie*.
- Grootjans, A.P., L.F.M. Fresco, D.M. Pegtel & E. Takman, 1983.  
Distribution of phreatophytes in relation to the hydraulic cycle.
- Haslam, A.D. (ed.), 1975.  
Coupling of Land and Water Systems. *Ecological Studies*, Vol. 10. Springer-Verlag, Berlin.
- Heerebout, C.R., 1970.  
A classification system for isolated brackish inland waters, based on median chlorinity and chlorinity fluctuation. *Neth. J. Sea Res.* 4 (4): 494-503.
- Heinselman, M.L., 1970.  
Landscape evolution, peat landtypes and the environment in de Lake Agassiz Peatlands Natural Area, Minnesota. *Ecol. Monogr.* 40: 235-261.
- Ingram, H.A.P., 1967.  
Problems of hydrology and plant distribution in mires. *J. Ecol.* 55: 711-724.
- Ivanov, K.E., 1981.  
Water movement in mire lands. Acad. Press., London, etc. 276 pp.
- Kemmers, R.H. & P.C. Jansen, 1980.  
De invloed van chemische factoren in grondwater en bodem op enkele vegetatietypen in het CRM-reservaat "Groot Zandbrink". ICW Nota 1181.
- Knight, A.H., R. Boggie & H. Shepherd, 1972.  
The effect of groundwater level on water movement in peat: a study using tritiated water. *J. Appl. Ecol.* 9: 633-641.
- Kuipers, E., 1980.  
Ruimtelijke en temporele aspecten van de Empese en Tondense heide in relatie tot waterhuishouding en bodem. Wageningen, 39 pp.
- Kulczynski, M., 1949.  
Peat bogs of Polesie. Series B: Natural Sciences, *Memoires of the Polish Acad. of Sc.* 15: 1-404.
- Lange, L. de., 1967.  
Verslag van een vegetatie-onderzoek van sloten in de omgeving van Amsterdam. Hugo de Vries Lab.

- Lembrechts, J. & D. van Straaten, 1982.  
Gradient investigation of a peat-bog. (Buitengoor-Meergoor/  
Mol, Belgium).  
1. Physical and chemical investigation of surface water and  
soil.  
2. Phytosociological description.  
Bull. Soc. Roy Bot. Belg. 115: 325-336 & 337-356.
- Malmer, N. 1963.  
Studies on mire vegetation in the Archæan area of South-  
western Gotaland (South Sweden) III. On the relation between  
specific conductivity and concentrations of ions in the mire  
water. Bot. notiser. 116,2: 249-256.
- Meinardi, C.R., 1976.  
Characteristic examples of the natural groundwater  
composition in The Netherlands. RID-mededeling 76-1.
- Müller, K., 1973.  
Ökologische und vegetationsgeschichtliche Untersuchungen an  
Niedermoorpflanzen-Standorten des ombrotrophen Moores unter  
besonderer Berücksichtigung seiner Kolke und Seen in Nordwest-  
Deutschland. Beitr. Biol. Pfl. 49: 147-235.
- Newbould, P.J. & E. Gorham, 1956.  
Acidity and specific conductivity measurements in some plant  
communities of the New Forest Valley bogs. J. Ecol. 44(1):  
118-128.
- Nye, P.H. & P.B. Tinker, 1977.  
Solute movement in the Soil Root System. Blackwell Scient.  
Publ. Oxford. Studies in Ecology 4: 342 pp.
- Oosterhout, E. van, G.C. Janze, W.T. de Groot & H.W.J. van Dijk,  
1982.  
Fosfaat en duin-infiltratie: een experimentele benadering.  
H<sub>2</sub>O 15(18): 497-501.
- Phillips, G.L., 1977.  
The mineral nutrient levels in three Norfolk Broads differing  
in trophic status and an annual mineral content budget for  
one of them. J. Ecol. 65: 447-474.
- Pietsch, W., 1976.  
Vegetationsentwicklung und wasserchemische Faktoren in Moor-  
gewässern verschiedener Naturschutzgebiete der DDR. Arch.  
Naturschutz u. Landschaftsforsch., Berlin 16(1): 1-43.
- Pietsch, W., 1976.  
On the relation between the vegetation and the absolute and  
relative ion content of mire waters in Middle Europe.  
Proc. 5th Int. Peat Congr. Vol. 2. Poznan, Poland, Sept.  
21-25: 62-72.
- Richardson, C.J., D.L. Tilton, J.A. Kadlec, J.P.M. Chamie &  
W.A. Wentz, 1978.  
Nutrient dynamics of northern wetland ecosystems. In:  
Good, R.E., e.a. (eds.). Freshwater Wetlands, Acad. Press,  
New York.
- Roelofs, H.J. & W. Vos, 1979.  
Landschapsoecologische relaties via het grondwater in de  
Kampina en omgeving. Rijksinstituut voor Onderz. in de bos-  
en landschapsb. De Dorschkamp, rapport nr. 213, Wageningen.

- Ringenalduis, F., 1983.  
Waterhuishouding en plantengroei in beekdalen van het Drentse plateau. *Natura* 80(1): 29-36.
- Rijtema, P.E., 1979.  
General survey of the relation between water quantity and water quality. CHO TNO Proc. & Inf. no. 25: 7-13.
- Schippers, W., & H.F. van der Werf, 1983.  
De invloed van beekpeilveranderingen op de soortensamenstelling en ontwikkeling van natte-heidevegetatie op het landgoed Twickel bij Delden (Ov.). Verslag LH/Nb. nr. 669, Wageningen.
- Sjörs, H., 1950.  
On the relation between vegetation and elektrolytes in North-Swedish moor water. *Oikos* 2(2): 241-258.
- Small, E., 1972.  
Ecological significance of four critical elements in plants of raised Sphagnum peat bogs. *Ecology* 53: 498-503.
- Sparling, J.H., 1966.  
Studies on the relationships between water movement and water chemistry in mires. *Can. J. Bot.* 44: 747-758.
- Spomer, G.G., 1973.  
The concept of "interaction" and "operational environments" in environmental analysis. *Ecology* 54(1): 200-204.
- Succow, M., 1982.  
Hfdst. 4. Topische und chorische Naturraumtypen der Moore. In: Kopp e.a. *Naturräumliche Grundlagen der Landnutzung*. Akad. Verlag, Berlin.
- Sýkora, K.V., 1983.  
The Lolio-Potentillion anserinae R. Tüxen 1947 in the northern part of the Atlantic domain. Thesis, Kath. Univ. Nijmegen.
- Tamm, C.O., 1954.  
Some observations on the nutrient turn over in a bog community dominated by *Eriophorum vaginatum* L. *Oikos* 5: 189-194.
- Verwijst, T., 1982.  
Ecologie van de Wijstgronden: een studie naar de betrekkingen tussen geologie, waterhuishouding, bodem en vegetatie langs de breuken op de Noordelijke Peelhorst. Staatsbosbeheer, Dienstvak Natuurbehoud Rapport 20-827-7. Verslag Vakgroep Natuurbeheer, L.H. no. 656: 162 pp.
- Visser, G.J.M., 1971.  
Chemische samenstelling, flora en fauna van binnendijks water op Terschelling, speciaal met betrekking tot duinplassen. RIN-rapport, Leersum.
- Vollrath, H., 1965.  
Das Vegetationsgefüge der Itzaue als Ausdruck hydrologischen und sedimentologischen Geschehens. *Landschaftspfl. u. Vegetationsk.* 4: 1-128.
- Walker, B.H. & C.F. Wehrhan, 1971.  
Relationships between derived vegetation gradients and measured environmental variables in Saskatchewan wetlands. *Ecology* 52: 85-95.

- Webster, J.R., J.B. Waide & B.C. Patten, 1975.  
Nutrient recycling and the stability of ecosystems. In:  
Howell, F.G., J.B. Gentry & M.H. Smith (eds.). Mineral  
Cycling in Southeastern Ecosystems.
- Wirdum, G. van, 1979.  
Dynamic aspects of trophic gradients in a mire complex.  
Committee Hydrol. Research TNO. Proc. & Inf. no. 25: 66-82.
- Wirdum, G. van, 1980.  
Eenvoudige beschrijving van de waterkwaliteitsverandering  
gedurende de hydrologische kringloop ten behoeve van de  
natuurbescherming. In: Waterkwaliteit in grondwater-  
stromingsstelsels. Rapporten en Nota's no. 5, Comm. Hydr.  
Onderz. TNO, Den Haag.
- Wirdum, G. van, 1981.  
Linking up the natec subsystem in models for the water-  
management. Committee for Hydrological Research TNO Proc. &  
Inf. 27: 108-128.
- Yerly, M., 1970.  
Ecologie comparée des prairies marécageuses dans les Préalpes  
de la Suisse occidentale. Veröff. Geobot. Inst. E.T.H.,  
Stiftg. Rübel, Zürich, 44: 1-119.
- Zuurdeeg, B.W., 1979.  
De natuurlijke chemische samenstelling van de Nederlandse  
wateren. Vening Meinesz. Lab. v. Geochemie, R.U. Utrecht.

LIJST VAN VERSCHENEN RAPPORTEN

Deelrapporten:

- Project 3      Standplaats en plant. Fysiologische betekenis van enkele standplaatsfactoren.
- Project 4      Waterhuishouding en standplaats. Bepaling belangrijkste waterhuishoudkundige variabelen.
- Project 6      Water en landschapsbeeld. Verkenning naar visueel-ruimtelijke kenmerken van water in het Nederlandse landschap.
- Project 8      Standplaats en fysiografie, Verkenning van karteringsmogelijkheden.

Interimrapporten:

Voortgangs-

rapport      Overzicht resultaten fase 1.