

# Ett kalkbrott på Ölands alvar

## – en stenöken med knivskarpa miljögränser

Extrema miljöer pressar växterna till det yttersta och skapar ofta tydliga fördelningsmönster mellan arterna beroende på deras olika hårdighet och konkurrensförmåga. Så förhåller det sig också i övergången från uttorkade kalkstenshällar via tillfälliga till permanenta vattensamlingar i ett kalkbrott på Råpplinge alvar. En forskargrupp från Köpenhamns universitet besökte Öland i maj 2009 för att undersöka den speciella miljön.

KAJ SAND-JENSEN, LARS BAASTRUP-SPOHR,  
ANDERS WINKEL, CLAUS LINDSKOV MØLLER,  
JENS BORUM, KLAUS PETER BRODERSEN,  
TORBJÖRN LINDELL & PETER ANTON STÆHR

Vad som vid första påseendet verkade vara ett öde och ointressant landskap i ett stenbrott på Råpplinge alvar bjuder i själva verket på ett fascinerande utbud av växter med utomordentlig anpassningsförmåga. Inom några få meter skiftar miljön från vänlig och tillmötesgående med

god vattentillgång, ordentligt fäste för växternas rötter och små temperatursvängningar, till den mest fientliga, där en sjö förvandlas till en öken på några få dagar och där temperaturen varierar från bitande kyla till stekhet solvärme.

Fascinationen förstärks av att man här finner både den utpräglade torrmarksväxten vitfknopp, som lever av nästan ingenting under torrperioder och överlever vinterns översvämningar, och vattenväxten skyfallsalg, som överlever torkan genom att ”spela död” men omedelbart återuppstår från de döda när vattnet kommer tillbaka.

### Miljögradienter och växtfördelningar

Tydliga fördelningsmönster mellan växtarter finner man längs gradienter för resurser som ljus, fuktighet och närsalter (Vestergaard 2007). Gradienter av andra miljöfaktorer som vind, temperatur, salthalt och pH skapar också tydliga fördelningar (Tyler 1971, Crain m.fl. 2004). I regel förekommer många arter längs gradienten, och arternas utbredningar går ofta gradvis in i varan-



Figur 1. Råpplinge stenbrott. Mellan de 5–10 cm tjocka skikten av hård kalksten finns mer lättvittrat material. Foto: Lars Baastrup-Spohr. The lime quarry at Råpplinge alvar. Profile of 5–10 cm thick layers of hard limestone with thinner and more easily disintegrating layers inbetween.



Figur 2. De uttorkade kalkhällarna på Räpplinge alvar täcks av vit fetknopp *Sedum album* och svarta intorkade skorpor av skyfallsalg *Nostoc commune*. Foto: Jens Borum.

Dried out limestone slabs covered by reddish *Sedum album* and black, dry crusts of *Nostoc commune*.

dras. Negativa eller positiva interaktioner mellan olika arter påverkar också fördelningen (Maestre m.fl. 2009), och då i synnerhet konkurrens.

Om det finns få arter blir gränserna särskilt påtagliga och om flera av miljöfaktorerna förstärker varandra blir växlingen mellan arterna ännu tydligare. Man kan till exempel se en tydlig zonerung i sjöar med ökande djup där hela bälten med enartsbestånd avlöser varandra beroende på skillnader i belysningskrav, tolerans mot olika vattendjup och konkurrensförmåga (Sand-Jensen & Søndergaard 1997).

Ett liknande fenomen kan man se i avrinningsområden från brunkolsbrott, där extremt surt vatten (pH 2–4) med höga koncentrationer av metaller bara medger att en enda blomväxt förmår överleva (löktåg *Juncus bulbosus*), men där fler

arter ansluter i takt med att pH-värdet stiger och metallkoncentrationen sjunker när allt renare vatten från omgivningen tillförs (Sand-Jensen & Rasmussen 1977).

I miljöer där det finns få arter och där gradienterna är påtagliga och fördelningen mellan arterna tydlig, blir det möjligt att testa om det är speciella fysiologiska och ekologiska anpassningar hos arterna eller om det är skillnader i konkurrensförmåga som förklarar varför de växer där de växer längs gradienten.

En sådan mycket lämplig situation hittar vi längs gradienten från land till vatten i stenbrottet vid Räpplinge alvar på Öland. Här ändrar sig vatten- och näringstillgången snabbt och påtagligt och när förhållandena är som mest extrema finner man endast några få arter.

### En varierande miljö i stenbrottet

Den hårda kalkstenen är bruten i horisontella skikt (figur 1). Mellan de 5–10 cm tjocka kalkflisorna finns mer lättvittrat material som tillsammans med sönderbrutna kalkflisor samlats i avfallshögar av 2–3 meters höjd. Dessa avfallshögar är beväxna med buskar och ett stort antal olika örter, inklusive johannesnycklar *Orchis militaris* och ängsnycklar *Dactylorhiza incarnata*. Denna vegetation har vi inte närmare undersökt. Däremot har vi undersökt de endast några få centimeter höga övergångszonerna mellan kalkstensytorna, där damm och jordpartiklar har samlats och så småningom bildat ett 1–4 cm tjockt jordlager, som ger växterna rotfäste. Jorden är något fuktig vilket gynnar växtlivet, som kan omfatta mer än trettio olika arter.

På de helt plana kalkstensytorna växer endast vit fetknopp *Sedum album* tillsammans med gul fetknopp *S. acre* och tåliga mossor (figur 2). Här finns endast ett mycket tunt jordlager som

inte kan bevara någon fuktighet, så här krävs en extrem anpassning till frost på vintern, stekande hetta på sommaren, bitande vind, samt växlingar mellan översvämning och torka för att kunna överleva.

I områden som har stått under vatten från oktober till mars är ytorna täckta med intorkade exemplar av cyanobakterien skyfallsalg *Nostoc commune*, som bildar mycket anmärkningsvärda kolonier (figur 3). Under vatten liknar de 3–5 mm tjockt, mörkgrönt vingummi. På 1–2 cm djup bildar cyanobakterien tunna blåsor, som sticker upp över vattenytan, men som faller samman vid uttorkning. Sådana grunda vattensamlingar finns nedanför avfallshögarna och från dessa sipprar vatten ut över den flata kalkstenshällen. I dessa kan det fortfarande finnas vatten ännu i slutet av maj. Men bara några få veckor senare är vattensamlingarna helt uttorkade och skyfallsalgerna har bildat stora, tunna skorpor. I händelse av kraftigt regn kan de på nytt omedelbart återskapa de

Figur 3. Skyfallsalg *Nostoc commune* torkar in och bildar en svart inaktiv skorpa i luft (vänster). Den suger upp vatten och blir aktiv på några få sekunder när den får tillgång till vatten (mitten). Efter tre dagar i vatten (höger) har algen blivit ännu tjockare, grönare och tre gånger mera aktiv jämfört med förhållandena ett par timmar efter tillförseln av vatten. Foto: Jens Borum.

Dry crusts of *Nostoc commune* (left) can rapidly absorb water, turn metabolically active (middle) and gradually become even thicker and greener within a couple of days (right).



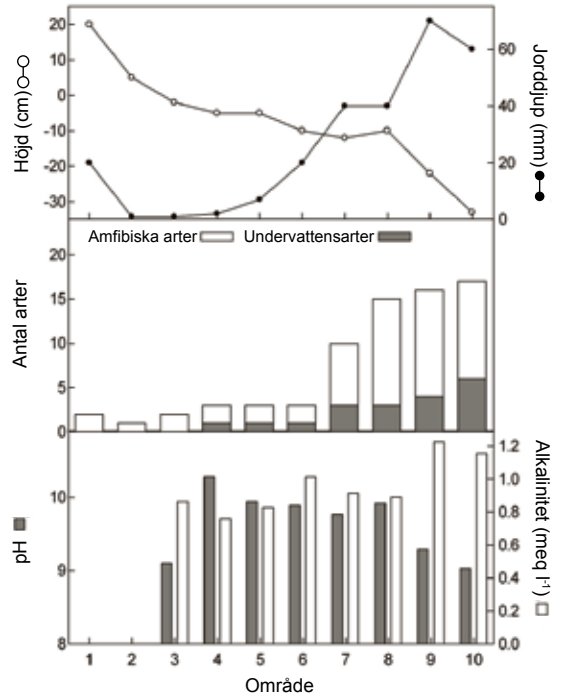


Figur 4. Några av artikelförfattarna står vid en av de permanenta vattensamlingarna i stenbrottet på Råpplinge alvar. Foto: Jens Borum. Permanent pond in the stone quarry visited by some of the authors.

aktiva, geléartade kolonierna – därav förmodligen namnet skyfallsalg.

På lite djupare vatten på kalkhällen finns tillfälliga vattensamlingar som ännu i slutet av maj har ett vattendjup på några få centimeter, men som torkar ut i juni–juli. På några ställen har kalksten brutits lite djupare och här kan man finna vattensamlingar med ett djup av 20–40 cm, vilka är vattenfyllda året om (figur 4). Vid besöket i maj var den uppmätta alkaliniteten högst i de permanenta vattensamlingarna, men dessa värden var endast 20–40 procent lägre i de grundare vattensamlingarna (figur 5). Nivåerna motsvarar medelhårt vatten. Ingen av vattensamlingarna innehöll surt vatten liknande regnvatten. När det regnar löses således kalkstoffet på hällarna upp och bildar alkaliskt vatten.

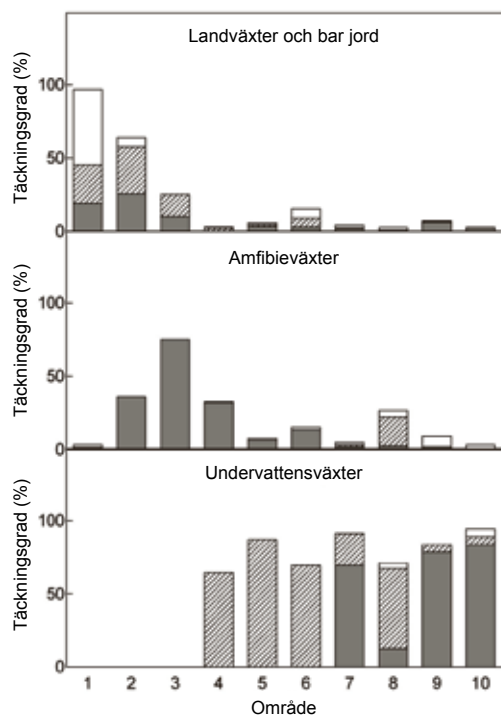
De grunda vattensamlingarna domineras av skyfallsalger samt av mattor av trådalger i de delar som har sediment. Fram på eftermiddagen kan här uppmätas ett pH på närmare 10, vilket innebär att koldioxidkoncentrationerna är försumbara och hundra gånger lägre än i luften. Det höga pH-värdet och underskottet av koldioxid beror på den intensiva fotosyntesen samt växternas förmåga att aktivt utnyttja vätekarbonat ( $\text{HCO}_3^-$ ). pH nådde inte riktigt upp till samma nivå (ca 9,3) i de djupare vattensamlingarna. Här dämpas pH-vari-



Figur 5. Miljöförhållanden och artsammansättning i tio områden längs en land-vattengradient. Område 1: Zon mellan kalkstenshällar med jordbildning och viss fuktighet. Område 2: Nästan kal kalkstenshäll som var uttorkad för 1–2 månader sedan. Område 3–8: Sex tillfälliga men ännu vattenfyllda vattensamlingar med stigande djup. Område 9–10: Två djupare, permanenta vattensamlingar.

Land-vattengradienten kan beskrivas utifrån de torra områdenas belägenhet en bit ovanför vattenytan och av vattensamlingarnas ökande djup (panel 1). Jord- eller sedimenttjockleken är mycket låg på den öppna kalkstenshällen (område 2) och i de grunda vattensamlingarna (3–8) men högre i övergången mellan kalkstenshällar (1) och i de permanenta vattensamlingarna (9–10, panel 1). Antalet amfibiska och akvatiska vattenväxter stiger längs gradienten (panel 2). Alkaliniteten är medelhög och pH-värdet är mycket högt på grund av intensiv fotosyntes under dagen (panel 3).

Changes in elevation and water depth (open circles) and soil/sediment thickness in the transition from cracks in the limestone (1), over almost naked limestone plates (2) and temporary ponds (3–8) to permanent ponds (9–10; panel 1). Also shown are numbers of amphibious (open columns) and submerged species (dark columns; panel 2) as well as pH and alkalinity in the ponds at noon (panel 3).



Figur 6. Procentuell täckning av olika växter längs land-vattengradienten. Områdesindelning, se figur 5.

Övre panelen: Landväxter (hela kolumnen, inkl. bar jord i grått), vit fetknopp *Sedum album* (streckat), och övriga landväxter (vitt). Mellersta panelen: Amfibiska arter (hela kolumnen), skyfallsalg (grått), vattenmöja (streckat) och övriga amfibiska arter (vitt). Nedre panelen: Undervattensarter (hela kolumnen), trådalger (streckat), kransalger (grått) och övriga arter (vitt).

Cover (%) of terrestrial plants (upper panel), amphibious plants (middle panel) and submerged plants (lower panel) along the air-water gradient.

ationen över dygnet av den större vattenmassan och av de här dominerande kransalgernas massiva kalkutfällning under sin fotosyntes vilket motverkar en höjning av pH-värdet (se nedan).

Vattnet har ett mycket lågt näringsinnehåll i vattensamlingarna. Det gäller både ammonium (mindre än 40 mikrogram kväve per liter) och, i ännu högre grad, innehållet av oorganiskt upplöst fosfat (mindre än 4 mikrogram fosfor per liter i

flertalet vattensamlingar). Växter som växer på sedimentet eller har rötter eller rhizoider, kan i gengäld utnyttja detta sediment som en något bättre näringskälla. Förutom att vara anpassade till extrem variation i temperatur, vattentillgång och pH, måste växterna dessutom tåla varaktig fosforbrist, och under vatten kunna tåla ett högt pH, mycket låg koldioxidkoncentration samt kunna utnyttja vätekarbonat för sin fotosyntes. Landväxter kan inte utnyttja vätekarbonat och därför utgör vatten med högt pH ett hinder för deras överlevnad.

### Olika växter i vattensamlingarna

#### Skyfallsalg i små uttorkade vattensamlingar

Skyfallsalg och vit fetknopp utgör de dominerande arterna på kalkstenschällarna. De torra kalkhällarna – som en månad tidigare stod under vatten – har nu i maj svarta, intorkade skorpor av skyfallsalger mellan blodröda partier med vit fetknopp (figur 6, område 2). Det är tänkbart, men inte närmare undersökt, om skyfallsalgen tack vare sin förmåga att binda atmosfäriskt kväve gynnar etableringen av vit och gul fetknopp på den nakna kalkstenen. Det skulle i så fall vara ett exempel på ett gynnsamt samspel i ett område som präglas av brist på resurser.

I de mest temporära vattensamlingarna på den nakna kalkstenschällen kan skyfallsalger täcka 75 procent av botten, medan resten består av vit fetknopp och naken kalksten (figur 6, område 3). Om vattensamlingarna är lite djupare och har ett några millimeter tjockt sediment etablerar sig kransalger, medan man i strandkanten återfinner spridda exemplar av kärrkavle *Alopecurus geniculatus* och krypven *Agrostis stolonifera*.

#### Vattenmöja i större uttorkade vattensamlingar

I djupare, men ändå uttorkade vattensamlingar med ett 1–2 cm tjockt sediment ovanpå kalkhällen växer vattenmöja *Ranunculus aquatilis*, härsärv *Zannichellia palustris* och en filt av trådalger på sedimentet medan skyfallsalger återfinns på den nakna kalkstenschällen vid de allra lägsta vattennivåerna (figur 6, område 4–7). På något djupare vatten dominerar kransalger. I de delar av vattensamlingarna som nyligen har blivit torr-

Tabell 1. Växternas förmåga till att utföra fotosyntes under vatten i tillslutna flaskor under 12–14 timmar mätt genom extraktion av oorganiskt kol från vattnet (% av DIC-innehållet), höjning av pH-värdet (slut-pH) och sänkning av koldioxidhalten. Några av landväxterna är testade först efter de fått stå i vatten under två timmar.

Capability to extract inorganic carbon (DIC), elevate pH, and to reduce free CO<sub>2</sub> during photosynthesis in closed bottle over 12–14 hours of photosynthesis.

	Kolupptag (%)	Slut-pH	CO <sub>2</sub> (µmol L <sup>-1</sup> )
<b>Landväxter</b>			
Vit fetknopp <i>Sedum album</i> , torr	1,1	8,17	19,1
Vit fetknopp, fuktig	1,0	8,28	16,9
Takmossa <i>Syntrichia ruralis</i> , torr	1,0	8,25	15,3
Takmossa, fuktig	1,0	8,30	15,5
<b>Amfibiska växter</b>			
Vattenmöja <i>Ranunculus aquatilis</i> , luftblad	-0,6	7,96	31,8
Vattenmöja, undervattensblad	48,3	9,84	0,08
Skyfallsalg <i>Nostoc commune</i> , torr	43,1	9,43	0,65
Skyfallsalg, vatten	28,7	9,30	0,98
Skyfallsalg, vuxit i vatten	54,6	9,92	0,15
<b>Undervattensväxter</b>			
Taggsträse <i>Chara hispida</i>	55,0	9,59	0,11
Axslinga <i>Myriophyllum spicatum</i>	28,5	9,45	0,13

lagda, är kransalgerna döda men har satt oosporer som kan gro när vattnet återkommer.

Vattenmöja tål inte heller att torka ut, men tack vare fuktigheten i sedimentet kan de klara sig lite längre här än på den bara kalkhällen, där endast skyfallsalgen kan överleva.

Vattenmöja kan bilda både undervattens-, flyt- och övervattensblad men arten klarar sig först när det finns ett par centimeter sediment för att säkra näringstillgången (och vattentillgången på land), och landformen växer endast mellan stenar som skyddar mot vindens uttorkande effekt.

### Kransalger i de djupaste vattensamlingarna

I de permanenta vattensamlingarna är vattnet djupare och sedimenten upp till 6 cm tjocka. Här kan kransalger täcka ungefär 80 procent av botten (figur 6, område 9 och 10). Mellan de täta bestånden av kransalger växer enstaka exemplar av axslinga *Myriophyllum spicatum*, krusnate *Potamogeton crispus* och gäddnate *P. natans*. Sedimenten bildas eftersom vattensamlingarna fungerar som en fälla för jordpartiklar som kommer med vatten och vind från omgivningen. I sedimenten ansamlas också kalk och organiskt material som producerats av växterna.

På grunda delar på botten som saknar kransalger finner man trådalger, vattenmöja, hårsärv och, om man har tur, ävjebrodd *Limosella aquatica*. Här förekommer också en del halvgräs och andra växter som skjuter upp blad över vattenytan.

### Arternas ekofysiologi och konkurrens

Vit fetknopp har en enastående förmåga att växa på torra, nakna kalkhällar. Den är föga näringskrävande, har god vattenhållande förmåga och kan vid uttorkning ytterligare minska avdunstningen genom sin så kallade CAM-metabolism. Denna innebär att intaget av koldioxid huvudsakligen sker om natten, medan klyvöppningarna är stängda på dagen. Fetknopparterna kan vid god vattentillgång även använda den vanliga C3-fotosyntesen under dagtid (Schube & Kluge 1981). Om jordlagret är tunt, möter vit fetknopp obetydlig konkurrens och bildar under fuktiga förhållanden täta högröda mattor (figur 2), men om jordlagret är lite tjockare tappar arten i konkurrensförmåga mot bland annat olika gräs och halvgräs. Vit fetknopp kan överleva under vatten under kortare perioder men den kan inte utnyttja vattnets vätekarbonat för sin fotosyntes (tabell 1), och täcks den av vatten på sommaren dör den.

Takmossa *Syntrichia ruralis* blir inaktiv vid torka, men den överlever på de nakna kalkstenshällarna tillsammans med fetknopparna och tre andra mossor: kalklockmossa *Homalothecium lutescens*, plyschmossa *Ditrichum flexicaule* och sandraggmossa *Racomitrium canescens*. Tillväxt och fotosyntes kräver regnvatten eller fuktig jord.

Under vatten överlever takmossan men det är inte klarlagt hur länge. Då den endast kan använda sig av koldioxid och inte vätekarbonat (tabell 1), växer den varken i tillfälliga eller permanenta vattensamlingar, där skyfallsalger, vattenmöja och kransalger pressar upp pH-värdet så högt – och därmed koldioxidinnehållet så långt ner – att mossorna inte kan ta upp någon koldioxid. Alla mossorna visar samma respons. Andra landväxter får inte heller tillräckligt med koldioxid om de täcks av vatten.

Takmossan och de övriga mossorna växer därför enbart i ett snävt intervall av den studerade miljögradienten, på torra till halvfuktiga och ytterst tunna jordar där de kan dra nytta av sin förmåga att tåla uttorkning. De upphör då med ämnesomsättningen men återupptar aktiviteten snabbt när de åter får vatten. Alla fyra mossorna bildar täta kuddar som likt svampar suger upp vatten och också förlorar vattnet långsamt, vilket medger en förlängd aktivitetsperiod.

Skyfallsalgen är i enastående hög grad anpassad till livet i tillfälliga vattensamlingar på de nakna kalkstenshällarna. I uttorkat tillstånd är den fullständigt inaktiv men fortfarande vid liv. Efter mer än hundra år på ett herbarieark kan skyfallsalger åter väckas till liv om vatten tillförs. Inom en minut har kolonierna sugit upp så mycket vatten att deras vikt ökat åtta gånger, och inom samma tidsrymd startar respirationen (Scherer m.fl. 1984). Fotosyntesen följer omedelbart efter, och blir större än respirationen redan 5–10 minuter efter det att vatten tillförts. Inom loppet av några dagar ökar klorofyllinnehållet, bålen blir tjockare och ljusabsorption, fotosyntes och tillväxthastighet stiger (figur 3).

Skyfallsalgen utnyttjar effektivt vätekarbonat i vatten (tabell 1). Den klarar sig också utan tillförsel av nitrat och ammonium tack vare sin förmåga till kvävefixering. Skyfallsalgen är aktiv så länge

den får vatten, men när underlaget torkar ut går kolonierna snabbt samma väg, varvid fotosyntes och respiration upphör. Skyfallsalgen besitter således en imponerande anpassning till perioder med omväxlande extrem torka och översvämning.


Vattenmöja dominerar i tillfälliga dammar med sediment av några få centimeters tjocklek (figur 6). Den har speciella förutsättningar för att kunna hålla sig aktiv på såväl land som i vatten, eftersom den kan bilda olika bladtyper, anpassade antingen till att fungera under vatten, på vattentytan eller ovanför denna (Nielsen 1993). Undervattensbladen är hårformiga, flytbladen utgörs av helbräddade bladskivor medan övervattensbladen är formade som undervattensbladen, men är något tjockare som begränsar avdunstningen och försedda med klyvöppningar för att utnyttja luftens koldioxid. Undervattensbladen är väl anpassade till att utnyttja vätekarbonat för sin fotosyntes och klarar utan vidare ett pH-värde närmare 10 (tabell 1). Under blomningen utnyttjas flytbladen som en plattform för att lyfta blomorna upp i luften. Torkar vattensamlingarna ut, utvecklas övervattensbladen så att fotosyntes i luft kan ske medan undervattensbladen snabbt torkar ihop och dör. Vattenmöja klarar övergången mellan den torra och den våta miljön väl och bibehåller sin aktivitet i båda fallen tack vare sina olika blad.

Kransalgen taggsträfs *Chara hispida* dominerar i de permanenta vattensamlingarna, och den finns också i de djupare delarna av de tillfälliga vattensamlingarna innan de torkar ut (figur 6). Taggsträfs utnyttjar effektivt vätekarbonat som kolkälla för sin fotosyntes (tabell 1) genom att i en aktiv process fälla ut kalk på cellytorna. För varje utfälld molekyl kalciumkarbonat frigörs en vätejon som förvandlar en annan vätekarbonatjon till fri koldioxid som används i fotosyntesen. Tack vare kalkutfällningen kan fotosyntesen fortsätta utan att pH-värdet blir extremt högt och hämmar vidare aktivitet.

### Tre mästare i anpassning

På kalkstenshällarna vid Råpplinge alvar kan man således direkt se vilka arter som kan klara de mest extrema miljöförhållandena.

En mästare i att överleva i denna extrema miljö är vit fetknopp, som upprätthåller sin aktivitet på land trots torka, medan dess fotosyntes går i stå under vatten på grund av brist på oorganiskt kol. Den andra är takmossan som är aktiv i fuktigt tillstånd på land. Den tredje är skyfallsalgen, som är aktiv både i fuktigt tillstånd på land samt under vatten. Alla tre arterna är endast några få centimeter höga och är vatten- och näringstillgången mer riklig konkurreras de ut av en mera artrik och högväxt vegetation med större biomassa.

Man kan fråga sig hur vit fetknopp, takmossa och skyfallsalg får tillräckligt med närsalter ur regnvattnet och den hårda kalkhällen. Särskilt är det ett problem att få tag i fosfat som är hårt bundet till kalkfosfater, men också järntillgången kan vara otillräcklig i kalkhaltiga jordar. Skyfallsalgen använder sig av aktiva jonpumpar för att kunna utnyttja vätekarbonat till fotosyntesen i vatten med högt pH, och den har som andra cyanobakterier sannolikt specifika proteiner i cellmembranen för att ta upp fosfat (Zhang m.fl. 2009). Det är också tänkbart att skyfallsalgen kan avge organiska syror för att upplösa kalkfosfater, något som man funnit hos andra kalkväxter (Ström m.fl. 2005), och den vita fetknoppens rötter samt takmossans rhizoider kan kanske göra något liknande. Det är dock den robusta byggnaden i kombination med överlevnadsförmågan som är huvudorsakerna till framgången för vit fetknopp, mossor och skyfallsalgen i denna öländska stenöken. 

- Tack till Carlsbergfonden för ekonomiskt stöd.

### Citerad litteratur

- Crain, C. M., Silliman, B. R., Bertness, S. L. & Bertness, M. D. 2004. Physical and biological drivers of plant distribution across estuarine salinity gradients. – *Ecology* 85: 2539–2549.
- Maestre, F. T., Callaway, R. M., Valladares, F. & Lortie, C. J. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. – *J. Ecol.* 97: 199–2005.
- Nielsen, S. L. 1993. A comparison of aerial and submerged photosynthesis in some Danish amphibious plants. – *Aquat. Bot.* 45: 27–40.
- Sand-Jensen, K. & Rasmussen, L. 1977. Macrophytes and chemistry of acidic streams from lignite mining area. – *Bot. Tidsskrift* 72: 105–111.

- Sand-Jensen, K. & Søndergaard, M. 1997. Plants and environmental conditions in Danish *Lobelia* lakes. – I: Sand-Jensen, K. & Pedersen, O. (red.), *Freshwater biology. Priorities and development in Danish research*. Gad, København, sid. 54–73.
- Scherer, S., Ernst, A., C. Ting-Wei & Böger, P. 1984. Rewetting of drought-resistant blue-green alga: Time course of water uptake and reappearance of respiration, photosynthesis, and nitrogen fixation. – *Oecologia* 62: 419–423.
- Schuber, M. & Kluge, M. 1981. In situ studies of Crasulacean Acid Metabolism in *Sedum acre* L. and *Sedum mite* Gil. – *Oecologia* 50: 82–87.
- Ström, L., Owen, A. G., Godbold, D. L. & Jones, D. L. 2005. Organic acid behaviour in a calcareous soil – implications for rhizosphere nutrient cycling. – *Soil Biol. Biochem.* 37: 2046–2054.
- Tyler, G. 1971. Hydrology and salinity of Baltic sea-shore meadows. *Studies in the ecology of Baltic sea-shore meadows*. III. – *Oikos* 22: 1–20.
- Vestergaard, P. (red.) 2007. *Det åbne land*. – I: Sand-Jensen, K. (red.), *Naturen i Danmark*. Gyldendal, København.
- Zhang, L.-F., Yang, H.-M., Cue, S. X. m.fl. 2009. Proteomic analysis of plasma membranes of cyanobacterium *Synechocystis* sp. Strain PCC 6803 in response to high pH stress. – *J. Proteomic Res.* 8: 2892–2902.

### ABSTRACT

Sand-Jensen, K., Baastrup-Spohr, L., Winkel, A., Møller, C. L., Borum, J., Brodersen, K. P., Lindell, T. & Stæhr, P. A. 2010. Ett kalkbrott på Ölands alvar – en stenöken med knivskarpa miljögränser. [Plant distribution patterns and adaptations in a limestone quarry on Öland.] – *Svensk Bot. Tidskr.* 104: 23–31. Uppsala. ISSN 0039-646X.

Extreme environmental gradients generate distinct patterns in species distributions dependent on their stress tolerance and competitive capability. This is the situation along the steep land-water gradient in a stone quarry on Öland's alvar. Availability of water and nutrients varies profoundly between bare limestone slabs with no soil, via temporary to permanent ponds with thick sediments. Only a few, extremely robust species of plants (*Sedum album* and *S. acre*), colonial cyanobacteria (*Nostoc commune*) and mosses (*Syntrichia ruralis* and *Racomitrium canescens*) survive on the bare limestone slabs experiencing prolonged summer drought and winter flooding. *Nostoc commune* can survive drought for many months and resume photosynthesis and efficient  $\text{HCO}_3^-$  utilization within minutes after water has become available.





Kaj Sand-Jensen är professor i akvatisk ekologi vid universitetet i Köpenhamn och förestår den forskargrupp av lektorer (JB, KPB, PAS), doktorander och forskarassistenter (LBS, AW, CLM) som besökte Öland för att studera skyfallsalgens

ekologi och fysiologi. Torbjörn Lindell, lektor vid Latinskolan i Växjö, deltog också i projektet.

Adress: Ferskvandsbiologisk Laboratorium, Helsingørgade 51, DK-3400 Hillerød, Danmark

E-post: [ksandjensen@bio.ku.dk](mailto:ksandjensen@bio.ku.dk)