

Natuur.focus

Afgiftekantoor
9099 Gent X
P209602

Toelating – gesloten verpakking

Retouradres: Natuurpunt,
Coxiestraat 11,
2800 Mechelen

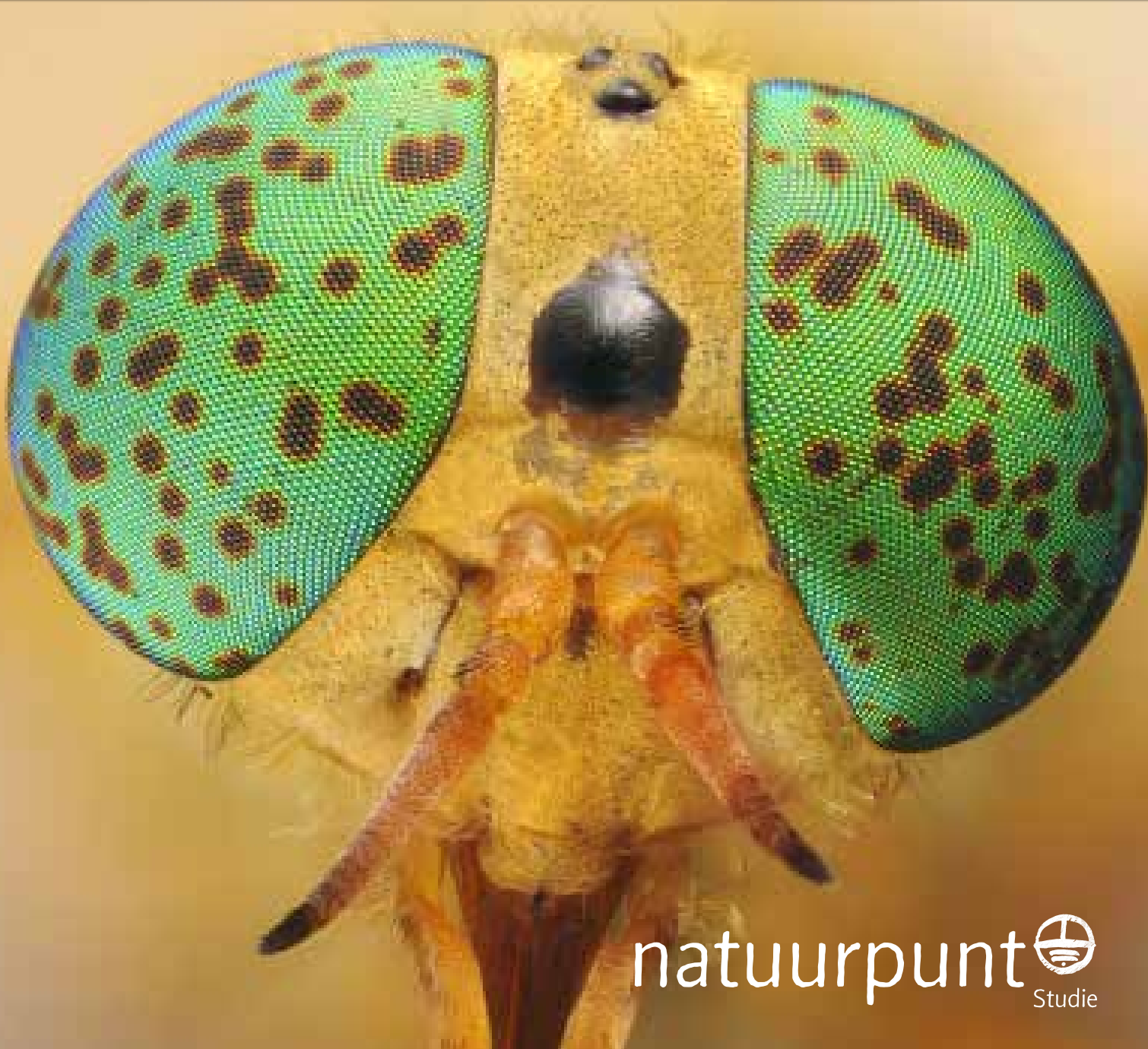
VLAAMS DRIEMAANDELIJKS TIJDSCHRIFT OVER NATUURSTUDIE & -BEHEER – SEPTEMBER 2013 – JAARGANG 12 – NUMMER 3
VERSCHIJNT IN MAART, JUNI, SEPTEMBER EN DECEMBER



**Stikstof en biodiversiteit:
een onverzoenbaar duo**

**Typische soorten voor
Natura 2000 habitattypen**

**Dieren onder de wielen
roepen vragen op**



natuurpunt 
Studie

Focus op biogeochemie – deel 4

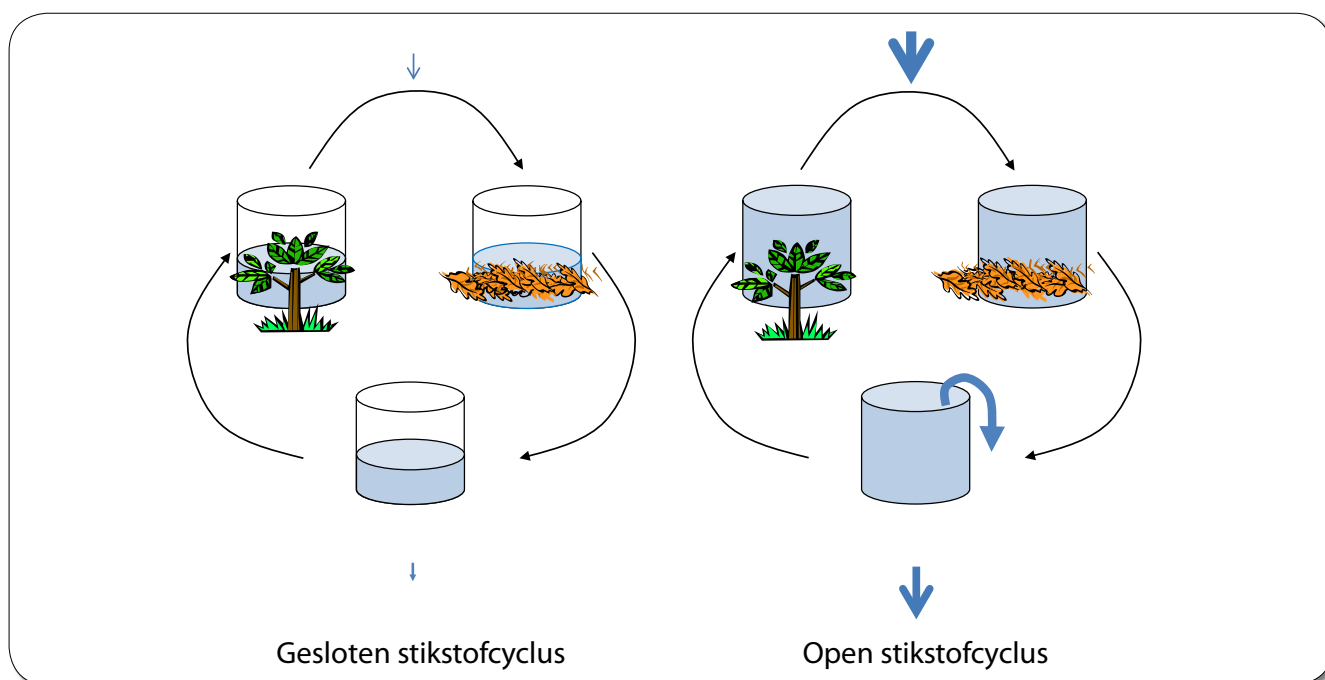
Stikstof en biodiversiteit: een onverzoenbaar duo

An De Schrijver, Andreas Demey, Pieter De Frenne, Stephanie Schelfhout, Jenna Vergeynst, Pallieter De Smedt & Kris Verheyen

Stikstof is een essentieel nutriënt voor de groei van planten. In de landbouw leidde het gebruik van kunstmest en drijfmest, waarvan stikstof een belangrijke component is, tot drie à zes maal hogere gewasopbrengsten. Mede hierdoor kon de wereldbevolking verviervoudigen tussen 1900 en 2010. Wat een zegen was voor de bevolkingsgroei, bleek later een ramp voor het milieu, de volksgezondheid en de biodiversiteit. De milieukost van stikstofverliezen vanuit de landbouw in Europa werd recent geraamd tussen 35 en 230 miljard euro per jaar, wat de directe economische opbrengst ten gevolge van het stikstofgebruik volledig teniet doet (van Grinsven et al. 2013). Deze hoge kost aan de maatschappij wordt veroorzaakt door luchtvervuiling, nitraatvervuiling van grond- en oppervlaktewater en door het negatieve effect op de volksgezondheid en de biodiversiteit (Tcharntke et al. 2012). De wereldwijde atmosferische stikstofdeposities, afkomstig uit landbouw, verkeer en industrie, verdrievoudigden tussen 1860 en het begin van de jaren 1990 en worden mede verantwoordelijk geacht voor het significante verlies aan terrestrische biodiversiteit (Sala et al. 2000).



De milieukost van stikstofverliezen uit de landbouw in Europa werd recent geraamd tussen 35 en 230 miljard euro per jaar. Stikstof is een van de belangrijkste oorzaken van het wereldwijde verlies aan biodiversiteit. (foto: Vilda/Yves Adams)



Figuur 1. Illustratie van de verschillen tussen de stikstofcyclus in stikstofgelimiteerde (links) versus stikstofverzadigde ecosystemen (rechts). In ecosystemen die gelimiteerd worden door stikstof is de stikstofcyclus gesloten en wordt alle stikstof die voor de biota beschikbaar komt via afbraak van organisch materiaal of aanvoer van atmosferische deposities volledig geconsumeerd door de biota of vastgelegd in de humuslaag of in de bodem. In stikstofverzadigde ecosystemen is de aanvoer van stikstof vanuit de atmosfeer overmatig waardoor de stikstofcyclus niet langer gesloten is en nitraten uitspoelen naar het grondwater of stikstofgassen vervluchtigen naar de atmosfeer.

In dit vierde artikel van onze reeks 'Focus op biogeochemie' bekijken we hoe het functioneren van terrestrische ecosystemen verandert ten gevolge van de toegenomen hoeveelheden stikstof in het milieu. We bespreken hoe de input van stikstof in ecosystemen een verlies aan biodiversiteit kan veroorzaken en gaan ten slotte in op de maatregelen die beheerders kunnen nemen om de soortenrijkdom op peil te houden.

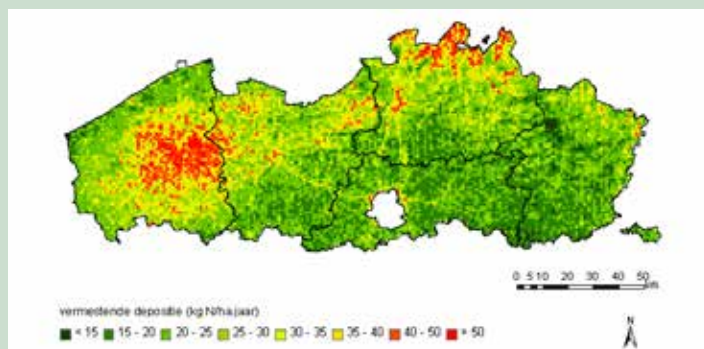
Hoe stikstof het functioneren van ecosystemen verandert

Van nature wordt de groei in veel ecosystemen zoals bossen, vennen, heide en sommige graslandtypes gelimiteerd

door de beschikbaarheid van stikstof (N). Dit betekent dat de plantengroei toeneemt wanneer extra N wordt toegediend. In veel ecosystemen is de plantengroei behalve door N ook gelimiteerd door fosfor (P); de plantengroei is dan hoger bij toediening van zowel N als P dan bij toediening van beide nutriënten afzonderlijk. In stikstofgelimiteerde ecosystemen gebruiken planten de opgenomen N heel efficiënt. De N die beschikbaar wordt gemaakt door afbraak van organisch materiaal wordt onmiddellijk geconsumeerd door de biota of vastgelegd in de humuslaag of in de bodem (*Figuur 1*). We spreken hier van een gesloten stikstofcyclus omdat er geen of nauwelijks N-verliezen zijn.

Box: Stikstofdeposities in Vlaanderen

De Vlaamse Milieumaatschappij (VMM) modelleert al jaren de stikstofdeposities in Vlaanderen. Gemiddeld voor Vlaanderen bedroeg de stikstofdepositie in 2009 nog 26 kg per ha. Dit is de laagste depositie sinds 1990, een gevolg van inspanningen om de uitstoot van stikstofverbindingen naar de lucht te beperken. In 2009 varieerde de depositie van N tussen 9 en 103 kg per ha. In een kwart van Vlaanderen ligt de depositie nog boven de 30 kg per ha, namelijk in regio's met intensieve veehouderijen in West-Vlaanderen en het noorden van de provincies Oost-Vlaanderen en Antwerpen, en de noordoostelijke rand van Limburg die onder invloed staat van emissies vanuit Nederlands Limburg en het Duitse Ruhrgebied. Ook autosnelwegen zijn zichtbaar als gebieden met stikstofdeposities hoger dan 30 kg per ha. In de kuststreek en verspreid in Limburg zijn de deposities het laagst.



Spreiding van de stikstofdepositie per km² in Vlaanderen in 2009. (bron: www.milieurapport.be)

De voorbije decennia werd de biogeochemische kringloop van N in natuur- en bosgebieden ernstig verstoord door de overmatige aanvoer vanuit de atmosfeer en via grond- en oppervlaktewater. Belangrijke bronnen zijn intensieve veehouderij en bemesting in de landbouw, verantwoordelijk voor de uitstoot van voornamelijk ammoniakgas (NH_3), en de verbranding van fossiele brandstoffen in het verkeer en door de industrie (uitstoot van geoxideerd stikstof NO_x). Deze hoge aanvoer van N heeft als gevolg dat ecosystemen evolueren van stikstofgelimiteerd naar stikstofverzadigd. De biogeochemische circulatie van N in ecosystemen wordt versneld door de hogere opname van stikstof door planten en micro-organismen, de toegenomen stikstofhoeveelheid in het plantenstrooisel en de snellere strooiselafbraak. Andere essentiële nutriënten (bijvoorbeeld fosfor, kalium, calcium en magnesium) of water kunnen door de overmaat aan N op termijn limiterend worden voor de vegetatie. In dit stadium is de opslagcapaciteit van N in planten en bodem overschreden, waardoor een overmaat uitspoelt naar het grondwater in de vorm van nitraat (NO_3^-) of geëmitteerd als gas in de vorm van lachgas (N_2O) of stikstofgas (N_2). Stikstofverzadiging impliceert dan ook een fundamentele verandering in het functioneren van de stikstofcyclus: de vrijwel gesloten cyclus in stikstofgelimiteerde ecosystemen verandert in een open cyclus met beduidende verliezen van nitraat naar het grondwater of van stikstofgas naar de atmosfeer. We spreken van stikstofverzadiging wanneer de uitspoeling van nitraat hoger ligt dan 5 kg N per hectare per jaar en optreedt gedurende het hele jaar (Boxman et al. 1998).

Hoe stikstof in ecosystemen terecht komt

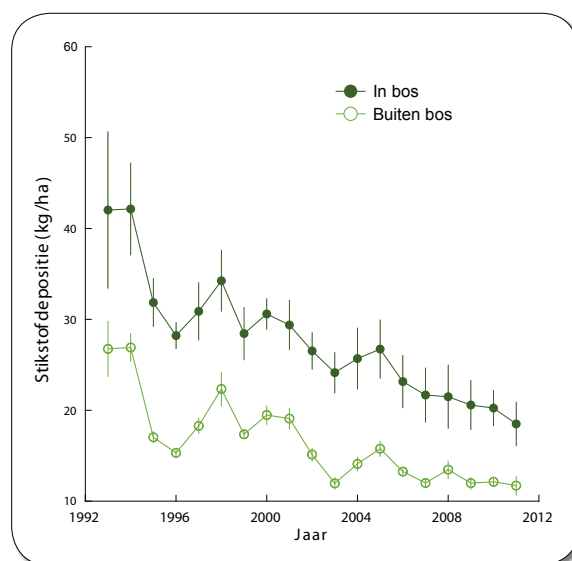
Stikstof komt in ecosystemen terecht via neerslagwater (natte depositie) of door afzetting op de vegetatie (droge depositie). Door de ruwere structuur van bossen is de droge depositie er hoger dan in heide en graslanden. In vijf Vlaamse bossen wordt de stikstofdepositie sinds 1993 opgevolgd. De jaarlijkse gemiddelde stikstofdepositie in bos daalde er significant van

gemiddeld meer dan 40 kg N per hectare in 1993 naar 18,5 kg per hectare in 2011 (**Figuur 2**, Verstraeten et al. 2012). Ter vergelijking: in Scandinavische bossen gelegen in regio's met een lage industrialisatie en landbouwactiviteit varieert de stikstofdepositie van 0,5 tot 3,5 kg per hectare per jaar. In gras- en heide-ecosystemen in Vlaanderen gebeuren momenteel geen directe metingen van stikstofdeposities.

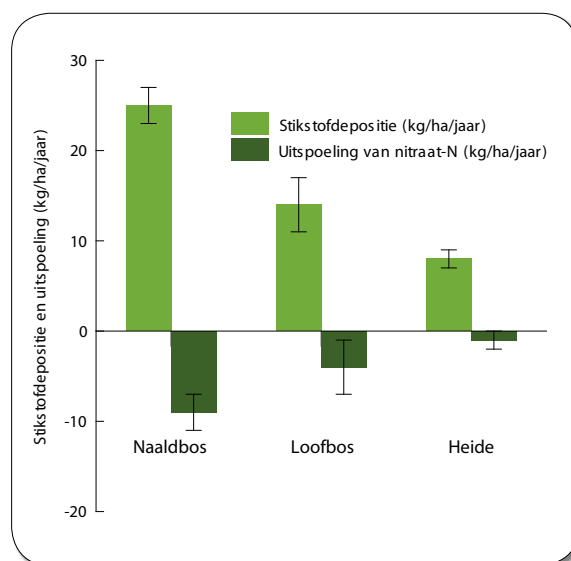
Naaldbossen vangen meer N in dan loofbossen, heide en grasland. Een uitgebreide literatuurvergelijking van naast elkaar gelegen naald- en loofbossen toonde aan dat naaldbossen bijna dubbel zoveel atmosferische deposities invangen dan loofbossen (De Schrijver et al. 2007). Dit komt doordat naaldbomen een groot 'onderscheppend' oppervlak hebben in vergelijking met loofbomen door hun fijne naaldstructuren en gedurende het hele jaar hun naalden behouden. Een studie in de Vallei van de Zwarte Beek, waarbij naaldbossen (opstanden van Grove en Corsicaanse den), loofbossen (eikenberkenbos) en heide vergeleken werden, toonde aan dat de hogere input van N-deposities onder naaldbossen resulteert in hogere nitraatuitspoeling naar het grondwater (De Schrijver et al. 2008, **Figuur 3**).

Waarom te veel stikstof nefast is voor de biodiversiteit

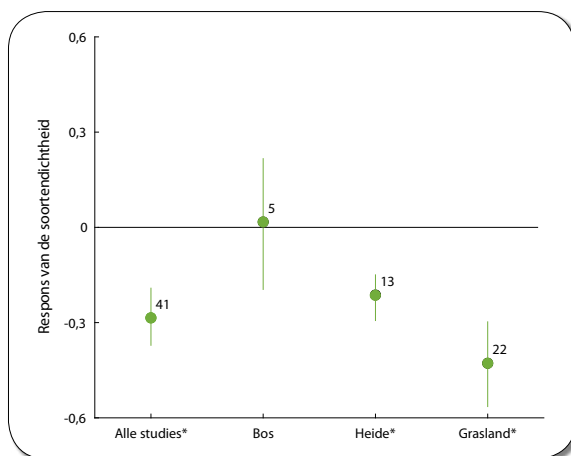
In de wetenschappelijke literatuur werd de voorbije decennia duidelijk de link gelegd tussen het verlies aan biodiversiteit en de toegenomen stikstofdeposities. Voor Groot-Brittannië bijvoorbeeld vonden Stevens et al. (2004) een negatieve relatie tussen de hoeveelheid stikstofdepositie en het aantal plantensoorten in heischrale graslanden: per 2,5 kg per ha per jaar extra N-depositie kwam een plantensoort per 4 m² minder voor. Ook via experimenteel onderzoek toonde men een negatief effect aan van N op het aantal soorten in ecosystemen. **Figuur 4** toont de respons van het aantal plantensoorten op de experimentele additie van N in bossen, heide en grasland. Voor heide en grasland blijkt de toename van de beschikbaarheid van stikstof een duidelijk negatief effect te hebben,



Figuur 2. Gemiddelde stikstofdepositie (som van ammonium-N en nitraat-N, in kg N per ha per jaar) in en buiten (boven de vegetatie van nabijgelegen grasland) vijf Vlaamse bossen. (bron: Verstraeten et al. 2012)



Figuur 3. Stikstofdepositie en uitspoeling van nitraat-N naar het grondwater onder naaldbos, loofbos en heide in de Zwarte Beek. (bron: De Schrijver et al. 2008)

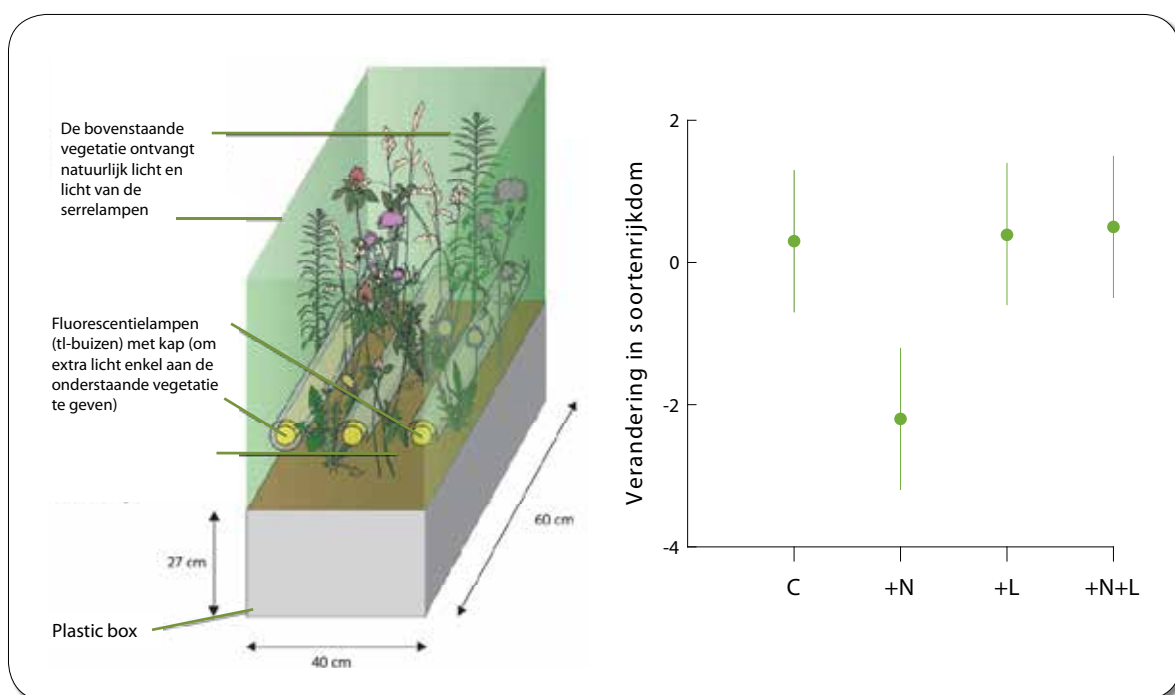


Figuur 4. Respons van de soortendichtheid (aantal soorten per oppervlakte-eenheid) op de additie van N in bos, heide en graslanden. De data zijn het resultaat van een meta-analyse, een compilatie van studies waarin het effect van N-bemesting op soortendichtheid werd bestudeerd. Voor elke studie werd de responsratio berekend, dit is $\log \left(\frac{\text{aantal soorten in de bemeste plot}}{\text{aantal soorten in de controleplot zonder bemesting}} \right)$. Vervolgens werd van al deze ratio's het gemiddelde berekend en het 95% betrouwbaarheidsinterval (zie foutenvlaggen). Wanneer de foutenvlag de nullijn niet omvat is er een significante verandering in de soortenrijkdom. Een negatieve waarde betekent een verlies aan soorten, een positieve waarde een toename. Een responswaarde van -0,5 komt overeen met bijna 60% minder soorten door N additie. De cijfers geven het aantal studies aan waarop de respons gebaseerd is. De hoeveelheid toegediende N varieerde sterk tussen de verschillende studies (zie verder, **Figuur 8**). (bron: De Schrijver et al. 2011)

terwijl voor bossen de respons van de kruidachtige vegetatie niet eenduidig is (zie verder).

Anorganische nutriënten vormen samen met licht en water de voedingsbronnen van planten. De bron of het nutriënt dat het meest limiterend is bepaalt de groeisnelheid en de biomas-saproductie van planten het meest (Tilman 1997). Als geen enkel nutriënt limiterend is voor de groei, neemt de groei van een beperkt aantal snelgroeiende plantensoorten toe ten koste van andere soorten, waardoor het aantal plantensoorten afneemt. Hoogproductieve soorten overschaduwden door hun hoge groeisnelheid de minder productieve soorten, waardoor deze door gebrek aan licht geen kans krijgen. De studie van Hautier et al. (2009) toonde dit effect mooi aan. Een kunstmatig nagebouwde soortenrijke graslandvegetatie werd al dan niet onderworpen aan nutriëntenadditie (o.a. N, fosfor (P), kalium (K), ...) (**Figuur 5**). Men stelde vast dat het aantal soorten significant afnam wanneer de beschikbaarheid aan o.a. N toenam. Echter, wanneer via lampen licht werd toegediend aan de lagere vegetatie, kon de onderstaande vegetatie overleven en veranderde de soortenrijkdom niet.

Voor bossen is het verhaal complexer dan voor grasland. De groei van de kruidlaag, die in de schaduw van grote bomen groeit, is veelal gelimiteerd door de beschikbaarheid van licht. Schaduwrijke bostypes hebben vaak een soortenrijke voorjaarsvegetatie, met soorten die gespecialiseerd zijn in een vroege groei en bloei zoals Bosanemoon *Anemona nemorosa*. Op het moment dat ze bloeien is het kronendak nog niet volledig gesloten en is er voldoende licht aanwezig. Snelgroeiende soorten als Grote brandnetel *Urtica dioica*, Gewone braam *Rubus fruticosus* en Zevenblad *Aegopodium podagraria* zijn dan nog maar net beginnen groeien. Wanneer aan deze bostypes N wordt toegediend maakt dit weinig uit voor de groei van de voorjaarssoorten omdat ze geen concurrentie onder-vinden van de zich pas later ontwikkelende snelgroeiende



Figuur 5. Schematische voorstelling van het experiment en de resultaten van Hautier et al. (2009). In een kunstmatig nagebouwde graslandvegetatie werden de effecten van toediening van o.a. stikstof (+N), licht (+L), licht en nutriënten (+N+L) op de soortenrijkdom bestudeerd in vergelijking met controles waarin geen stikstof en extra licht werd toegediend (C). Het toedienen van nutriënten (+N) had een sterk negatief effect op de soortenrijkdom van de plantengemeenschap. Wanneer naast nutriënten ook licht werd toegediend (+N+L) bleek de soortenrijkdom niet te dalen.

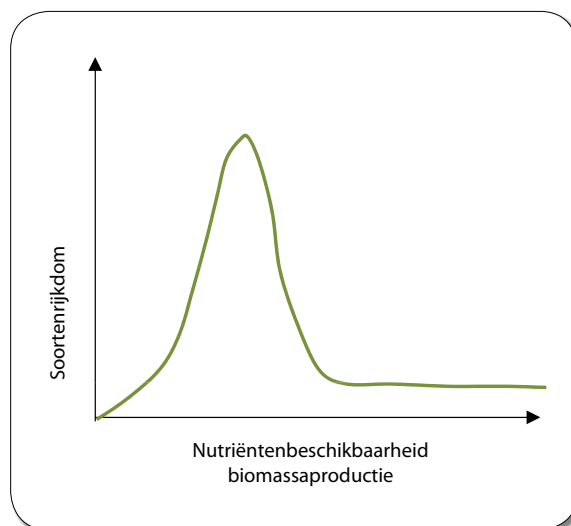
soorten. Op het moment dat het bladerdek meer gesloten is, is er voor deze soorten nog onvoldoende licht voor hun groei, althans in schaduwrijke bossen, waardoor ze niet tot dominantie komen.

De effecten van stikstofdeposities kunnen gemaskeerd worden door gelijktijdige veranderingen in het kronendak (toegenomen beschaduwing), wat mogelijk gerelateerd is aan de verhoogde boomgroei door N-deposities. Verheyen et al. (2012) vergeleken verschuivingen in de kruidlaagvegetatie van 1205 (semi)permanente vegetatieplots in gematigde Europese bossen minstens 20 jaar na de originele opnames. Uit deze studie blijkt dat de kruidlaagvegetatie sterk wijzigde in soortensamenstelling, maar dat deze verschuivingen sterker gelinkt waren aan een toegenomen beschaduwing in bossen dan aan de verhoogde stikstofdeposities. Wanneer in dergelijke schaduwrijke bossen de limitatie voor licht plots wordt opgeheven, bijvoorbeeld door een sterke dunning, is een toename van snelgroeiende soorten wel te verwachten. In het Aelmoeseneibos te Gontrode loopt momenteel een vergelijkbaar experiment als dat van Hautier et al. (2009). Aan de kruidlaag van een gemengd loofbos wordt experimenteel licht (met lampen) en/of stikstof toegediend. De eerste resultaten tonen aan dat weinig plantensoorten een groeirespons vertonen op N-additie alleen, terwijl de respons van de snelgroeiende zomersoorten zoals Gewone braam en Gladde witbol *Holcus mollis* op lichtadditie veel groter was. In continu lichtrijke bossen (bv. eiken-berkenbos) zorgt de hoge biobeschikbaarheid van N immers wel voor de opmars van bijvoorbeeld bramen.

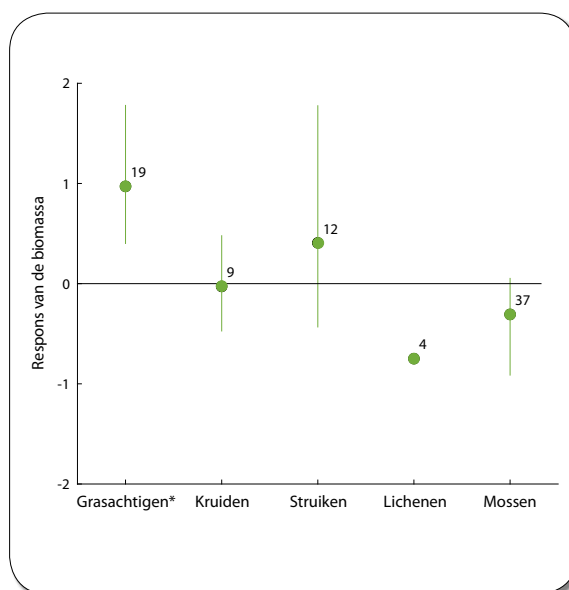
Een hoge nutriëntenbeschikbaarheid leidt ook tot een sterke homogenisering van de bodem (Tilman 1997). In nutriëntenarme omstandigheden bestaat een grotere variatie in welk nutriënt waar beschikbaar is, wat resulteert in een grotere heterogeniteit in de vegetatie. Verder wordt aangenomen dat de soortenrijkdom van de vegetatie een klokcurve volgt (Figuur 6) in functie van nutriëntenbeschikbaarheid (het humped-back model van Grime, 1973): op zeer schrale bodems zijn enkel de meest extremofiele soorten zoals Struikhei *Calluna vulgaris* in staat om te overleven, op voedselrijke bodems domineren snelgroeiende soorten die de competitie voor licht winnen, enkel bij een matige tot lage voedselrijkdom is de

diversiteit het hoogst (sterke competitie voor nutriënten). In de recente literatuur bestaat echter heel wat discussie over dit humped-back model (zie o.a. Adler et al. 2011, Fridley et al. 2012, Pan et al. 2012).

Een positief feedbackmechanisme zorgt er verder voor dat laagproductieve soorten een lage nutriëntenbeschikbaarheid in stand houden. Langzaam groeiende soorten van schralere vegetatietypes als heide en heischraal grasland produceren moeilijker afbreekbaar strooisel, waardoor de nutriënten traag en in geringe mate beschikbaar komen (Demey et al. 2013). Bovendien verschillen soorten in de gebruiksefficiëntie van bepaalde nutriënten, waardoor ze elkaar aanvullen in het gebruik van deze nutriënten. Volgens een analoog mechanisme bestendigen snelgroeiende soorten de vermessing: een hogere nutriëntenbeschikbaarheid (door bemesting of atmosferische deposities) bevoordeelt snelgroeiende soorten, die competitief zijn voor licht of nutriënten. Deze snelgroeiende soorten hebben vaak kortlevende bladeren en wortels en produceren veel strooisel: door de grote vegetatiedichtheid sterven de planten snel af, het plantenweefsel bevat veel nutriënten en weinig lignine en wordt daardoor gemakkelijk afgebroken, waardoor de nutriënten terug snel beschikbaar worden voor de vegetatie (Demey et al. 2013).



Figuur 6. Schematische voorstelling van het humped-back model van Grime (1973).



Figuur 7. Respons van de biomassa van grasachtigen, kruiden, struiken, lichenen en mossen op de additie van stikstof in ecosystemen. De data zijn het resultaat van een meta-analyse, een compilatie van studies waarin het effect van N-bemesting op biomassa productie van verschillende functionele groepen werd bestudeerd. Voor elke studie werd de responsratio berekend, dit is bv. voor de grasachtigen $\log \left(\frac{\text{biomassa grasachtigen in de bemeste plot}}{\text{biomassa grasachtigen in de controleplot zonder bemesting}} \right)$. Vervolgens werd van al deze ratio's het gemiddelde berekend en het 95% betrouwbaarheidsinterval (zie foutenvlaggen). Wanneer de foutenvlag de nulwaarde niet overlapt betekent dit een significante verandering in de soortenrijkdom. Een nulwaarde betekent dus geen respons, een negatieve waarde betekent een verlies aan biomassa, een positieve waarde een toename van de biomassa. Omwille van de logaritmische schaal betekent een waarde 1 dat de biomassa bijna drie keer hoger lag in de plots met additie van stikstof dan in de plots zonder additie van stikstof. De cijfers naast de betrouwbaarheidsintervallen geven het aantal studies waarop de biomassa respons gebaseerd is. De hoeveelheid toegediend N varieerde zeer sterk tussen de verschillende studies (zie verder, Figuur 8). (bron: De Schrijver et al. 2011)

Bovenstaande toont het belang aan van nutriëntenlimitatie voor de plantendiversiteit. Van Duren & Pegtel (2000) definiëren nutriëntenlimitatie als: 'de situatie dat een of meerdere nutriënten onvoldoende beschikbaar is voor maximale productie van de bovengrondse biomassa'. Dit is geen gunstige situatie voor de groei van één soort, maar wel voor de soortenrijkdom in een vegetatie. Nutriëntenlimitatie verhindert het domineren van een beperkt aantal soorten en maakt dus co-existentie van een groot aantal soorten mogelijk.

Dat het aantal plantensoorten in grasland en heide zo significant afneemt na additie van stikstof is dus onder meer een gevolg van de toename van een beperkt aantal snelgroeiende soorten die de competitie voor nutriënten of licht winnen en gaan domineren. Deze soorten dringen door hun sterke groei de gevoeliger en minder concurrentiekrachtige soorten weg. Gekende voorbeelden zijn vergrassing van droge heide met Bochtige smeile *Deschampsia flexuosa*, natte heide met Pijpenstrootje *Molinia caerulea* en kalkgraslanden met Gevinde kortsteel *Brachypodium pinnatum*. Vergrassing van heide treedt voornamelijk op wanneer openingen in de vegetatie gecreëerd worden door bv. schade aan de heidevegetatie t.g.v. vorstschade of het Heidehaantje *Lochmaea suturalis* (Bobbink et al. 2010). Op basis van een synthese van talrijke experimentele studies kon vastgesteld worden dat grasachtigen sterk positief reageren op stikstofgiften (de biomassa-productie van grasachtigen bij bemesting was significant hoger dan zonder bemesting, **Figuur 7**), terwijl andere functionele groepen een meer wisselende respons vertoonden (de biomassa-productie van bijvoorbeeld kruiden was soms hoger en soms lager na bemesting) (De Schrijver et al. 2011).

Naast competitie voor licht of nutriënten zijn er echter nog andere factoren die een rol spelen in het verlies aan biodiversiteit ten gevolge van stikstofdeposities. Hoge

ammoniumconcentraties in de bodemoplossing kunnen direct toxisch zijn voor sommige kruiden. Van den Berg et al. (2005) toonden o.a. aan dat hoge ammoniumconcentraties in combinatie met een lage bodem-pH nefast waren voor de overleving van Rozenkransje *Antennaria dioica* en Blauwe knoop *Succisa pratensis*, terwijl Bochtige smeile en Struikheide ongevoelig bleken te zijn. Ook de studie van De Graaf et al. (2008) toonde een hogere mortaliteit en lage biomassa van Valkruid *Arnica montana* en Spaanse ruiter *Cirsium dissectum* aan bij hoge ammoniumconcentraties in de bodemoplossing, terwijl ook hier Struikheide indifferent bleek.

Atmosferische stikstofdeposities veroorzaken zowel verzuring als vermessing, welke allebei een rol spelen in het verlies aan biodiversiteit, maar dikwijls moeilijk te ontrafelen zijn. In het eerste artikel in deze reeks gingen we reeds dieper in op de effecten van verzuring (De Schrijver et al. 2012). Ook in de Natuurrapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek werd reeds ruim aandacht besteed aan de effecten van zowel verzuring als vermessing in ecosystemen (zie o.a. Du-mortier et al. 2001, 2003, 2005, Schneiders et al. 2007).

Effecten van vermessing op vegetatie ook nefast voor hogere niveaus in het voedselweb?

Veranderingen in de structuur van vegetaties en het verlies aan soorten veroorzaakt door vergrassing hebben eveneens een effect op de meso- en macrofauna van natuur- en bosgebieden. Voor dagvlinders blijken de afname van aantallen en kwaliteit van voedselplanten en de afname van plaatsen met geschikt microklimaat bij te dragen tot het verlies aan soorten (Wallis de Vries 2013). Sommige vlindersoorten zoals het Heideblauwtje vereisen warme open plekken om goed te kunnen opwarmen, welke door toenemende vergrassing sterk



Hoge ammoniumconcentraties in de bodemoplossing blijken nefast te zijn voor de overleving van o.a. Spaanse ruiter *Cirsium dissectum*. (foto: Vilda/Yves Adams)

kunnen afnemen (Bos et al. 2006)). Ook het verdwijnen van de Veldparelmoervlinder in Nederland werd gelinkt aan toenemende vergrassing, waardoor de ontwikkeling van rupsen in het voorjaar belemmerd kan worden (Wallis de Vries 2013). Voor Bruine vuurvliinder werd aangetoond dat het toedienen van extra stikstof aan de waardplant (zuring) resulteerde in een hogere groei in het rupsstadium, maar ook in een hogere mortaliteit en kleinere volwassen exemplaren (Maes et al. 2013). Sommige soorten gaan dan weer net vooruit als gevolg van vermesting, omdat de voedingswaarde van planten is verhoogd, of doordat de waardplant zelf uitbreidt.

Ook de typische sprinkhaansoorten van schrale en droge heide zijn de voorbije jaren sterk achteruitgegaan als gevolg van de toegenomen biomassa, de dichtere vegetatiestructuren en de ongunstige temperaturen (Stuijzand et al. 2004). Het aantal sprinkhaansoorten blijkt gerelateerd te zijn aan het bemestingsniveau van graslanden. Soorten die verdwijnen na bemesting zijn Snortikker *Chorthippus mollis*, Zoemertje *Stenobothrus lineatus*, Schavertje *Stenobothrus stigmaticus*, Wekertje *Omocestus viridulus*, Heidesabelsprinkhaan *Metrioptera brachyptera* en Ratelaar *Chorthippus biguttulus* (Stuijzand et al. 2004). Enkel de Krasser *Chorthippus parallelus* zou quasi de enige soort zijn die het in goed bemeste graslanden wel nog goed doet (Van Wingerden et al 1992).

Cumulatieve hoeveelheid stikstof is sturend voor biodiversiteitsverlies

Uit onderzoek blijkt bovendien dat het verlies aan aantal plantensoorten ten gevolge van stikstofdeposities sterk gerelateerd is aan de totale hoeveelheid N die doorheen de jaren (cumulatieve hoeveelheid) in ecosystemen terecht kwam. Duprè et al. (2010) stelden een significant negatieve relatie vast tussen het verlies aan soorten in heischrale graslanden (1114 graslanden in Groot-Brittannië, Duitsland en Nederland) en de totale (cumulatieve) hoeveelheid stikstof die via deposities in de graslanden terecht kwam. Ook een uitgebreide meta-analyse van studies die de effecten van stikstofadditie op de soortensamenstelling in de kruidlaag van bossen, grasland en heide bestudeerde toonde een duidelijk verband aan tussen het verlies aan soorten en de cumulatieve hoeveelheid stikstof die via bemesting in het ecosysteem werd gebracht (zie **Figuur 8**) (De Schrijver et al. 2011). Uit deze studie bleek eveneens dat het grootste soortenverlies optreedt bij de laagste cumulatieve dosissen, dus in het begin van de bemestingsperiode, gevolgd door een tragere afname in soortenverlies bij toenemende cumulatieve input van stikstof.



De toegenomen biomassaproductie, de dichtere vegetatiestructuren en het verlies aan soorten veroorzaakt door vergrassing hebben eveneens een effect op de meso- en macrofauna van natuur- en bosgebieden. Onderzoek toonde aan dat toediening van stikstof aan de waardplant van Bruine vuurvliinder (Schapen- of Veldzuring) resulteerde in hoger mortaliteit van rupsen en kleinere volwassen exemplaren. (bron: Maes et al. 2013, foto: Vilda/Jeroen Mentens)

Box: Korstmossen zijn bioindicatoren voor ammoniakgas

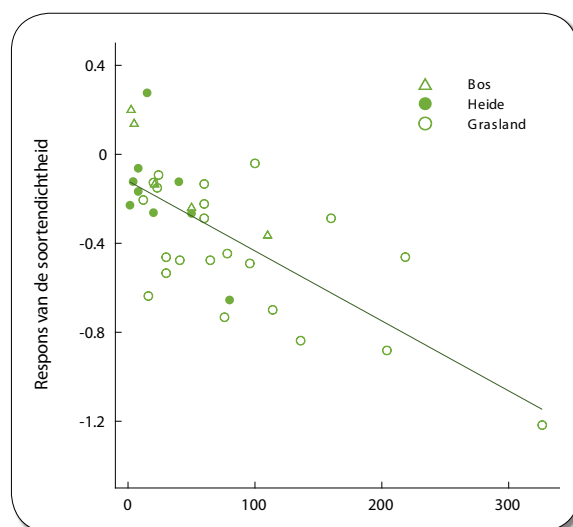
Korstmossen ontvangen hun voeding rechtstreeks van natte en droge atmosferische deposities. Dat maakt hen bijzonder gevoelig voor luchtverontreiniging (Schneider et al. 2007). De studie van Van den Broeck et al. (2006) toonde in de provincie Limburg een sterke relatie aan tussen het voorkomen van stikstofminnende korstmossen op bomen (voornamelijk eik en in mindere mate Es en populier) en de afstand tot de veehouderij en dus de lokale ammoniakemissies. Dezelfde studie stelde vast dat tussen 1960 en 2006 de ammoniakminnende korstmossen zoals Groot dooiermos *Xanthoria parietina*, Heksenvingermos *Physcia tenella*, Poedergeelkorst *Candelariella reflexa*, Kapjesvingermos *Physcia adscendens* en Klein dooiermos *Xanthoria polycarpa* sterk toenamen. Soorten die gevoelig zijn voor ammoniak zoals Gewoon schorsmos *Hypogymnia physodes* en Groene Schotelkorst *Lecanora conizaeoides* gingen sterk achteruit.



Groot dooiermos *Xanthoria parietina* (geel) en Kapjesvingermos *Physcia adscendens* (grijs) zijn ammoniakminnende korstmossen en gedijen beter als gevolg van stikstofdepositie. (foto: Vilda/Rollin Verlinde)

Kritische lastwaarden wellicht niet toereikend voor bescherming van biodiversiteit

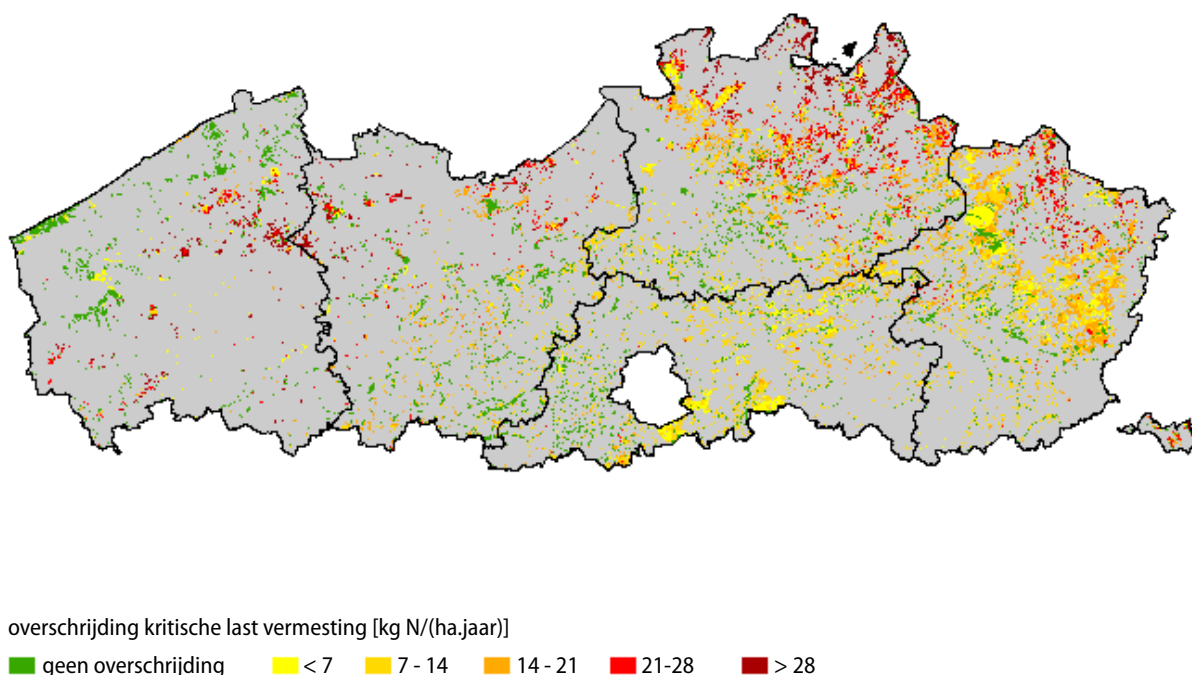
De draagkracht van een ecosysteem voor atmosferische stikstofdepositie kan uitgedrukt worden met een 'kritische last'. Dit is de maximale hoeveelheid atmosferische stikstofdeposities die ecosystemen kunnen 'verwerken' zonder blijvende effecten op milieucondities of biodiversiteit. Een kritische lastwaarde voor behoud van de biodiversiteit van bijvoorbeeld 10 kg per ha per jaar betekent dat wanneer de



Figuur 8. Het effect van cumulatieve stikstofadditie op de soortendichtheid (aantal soorten per oppervlakte-eenheid). De data zijn het resultaat van een meta-analyse, een compilatie van studies waarin het effect van stikstofbemesting op soortendichtheid werd bestudeerd. Op de Y-as staat de responsratio, dit is $\log \left(\frac{\text{aantal soorten in de bemeste plot}}{\text{aantal soorten in de controleplot zonder bemesting}} \right)$. De X-as geeft de cumulatieve hoeveelheid N, dit is de totale hoeveelheid N die bemest werd tijdens het experiment. De figuur toont de lineaire afname van het aantal soorten met toenemende cumulatieve stikstofbemesting. Omwille van de logaritmische schaal treedt het grootste soortenverlies op bij de laagste cumulatieve stikstofbemesting, dus in het begin van de bemesting. Een negatieve waarde betekent een verlies aan soorten, een positieve waarde een toename. Een responswaarde van -0,5 komt overeen met bijna 60% minder soorten door stikstofadditie. (bron: De Schrijver et al. 2011)

stikstofdepositie deze drempelwaarde niet overschrijdt de biodiversiteit in principe niet zou mogen wijzigen. Kritische lastwaarden zijn sterk afhankelijk van onder meer het bodemtype en de in het ecosysteem voorkomende soorten en levensgemeenschappen. Ecosystemen die erg gevoelig zijn voor stikstofaanrijking kenmerken zich door een lage kritische last: in Vlaanderen zijn dit onder meer heide (7-17 kg N per ha per jaar), soortenrijk grasland op zure, weinig gebufferde bodems (8-14 kg N per ha per jaar) en bos (9-15 kg N per ha per jaar) (Schneider et al. 2007). Op lange termijn beoogt het Vlaamse milieubeleidsplan een daling van de stikstofdepositie tot onder deze kritische lastwaarden, zowel voor verzuring als voor vermessing. De oppervlakte vermessinggevoelige ecosystemen waar de kritische last wordt overschreden is een goede indicator voor de druk van stikstofdepositie op de natuur. In 2009 werd op 74% van de Vlaamse oppervlakte terrestrische ecosystemen de kritische last voor vermessing (met criterium behoud van de biodiversiteit) overschreden.

Er komen echter meer en meer aanwijzingen dat het concept van kritische lasten niet toereikend is voor de bescherming van de biodiversiteit op langere termijn. Nordin et al. (2005) stelden voor Scandinavische bossen vast dat de soortendiversiteit achteruitging, zelfs bij stikstofdeposities lager dan de opgestelde kritische lastwaarden. Ook Tipping et al. (2013) stelden voor heischrale graslanden, kalkgraslanden en laagveengebieden in Groot-Brittannië vast dat de soortenrijkdom achteruitging bij lagere stikstofdeposities dan de



Figuur 9. Oppervlakte natuur met overschrijding van de kritische last vermesting in Vlaanderen in 2009. (bron: www.milieurapport.be)

vooropgestelde kritische lasten. Voornamelijk de initiële fase van verhoogde stikstofinput blijkt kritiek te zijn voor de meest gevoelige soorten (Clark & Tilman 2008).

Wat beheerders kunnen doen om biodiversiteitsverlies tegen te gaan

Om verlies aan biodiversiteit ten gevolge van stikstofdeposities terug te dringen zijn in de eerste plaats verdergaande brongerichte maatregelen nodig, wat helaas buiten de mogelijkheden van natuur- en bosbeheerders ligt. Hoewel de atmosferische deposities in Vlaanderen en andere West-Europese landen sterk gedaald zijn gedurende de voorbije 20 jaar, liggen deze op vele plaatsen nog ver boven de berekende kritische lastwaarden. Het MINA-plan 4 (2011-2015) heeft als doelstelling om tegen 2015 de oppervlakte natuur waar de kritische last wordt overschreden terug te brengen tot 65% tegenover 74% nu. Het MINA-plan 4 stelt bovendien als doelstelling om de NO_x -emissies vanuit verkeer en industrie te doen dalen met 17 à 33 % ten opzichte van het jaar 2007 (www.milieurapport.be). Voor NH_3 -emissies vanuit de landbouw worden vreemd genoeg geen bijkomende emissiereducties geambieerd.

Om effectief te zijn, moeten herstelmaatregelen leiden tot een significante verwijdering van stikstof uit het systeem in vergelijking met de input via atmosferische deposities. Tevens moeten deze maatregelen ervoor zorgen dat geen andere negatieve effecten optreden, zoals bodemverzuring. Voor verschillende graslandtypes wordt een maaibeheer voorgeschreven om te compenseren voor de aanvoer van stikstof vanuit de atmosfeer. Samen met het hooi worden ook de door de vegetatie opgenomen nutriënten afgevoerd. Op deze manier wordt de concurrentie tussen de verschillende soorten in de vegetatie beïnvloed, vaak ten voordele van de minder

concurrentiekrachtige kleinere (kruiden)soorten. De vegetatie wordt lichter en lager, met soms open plekken, wat weer interessant is voor vlinders en sprinkhanen en voor het kiemen van kruiden (Van Uytvanck et al. 2012). Belangrijk bij maaibeheer zijn de maaifrequentie en het maaitijdstip. Verschillende habitattypes hebben verschillende frequenties en maaitijdstippen nodig om de soortenrijkdom te behouden. Meer informatie over verschillende vormen van maaibeheer, tijdstippen en types materiaal kan teruggevonden worden in Van Uytvanck et al. (2012).

Weinig informatie is beschikbaar over de hoeveelheden stikstof, fosfor en basische kationen die worden afgevoerd door maaibeheer voor de verschillende graslandtypes. Het is ook nog onduidelijk of het afvoeren van fosfor en basische kationen door maaibeheer op langere termijn bodemverzuring of P-limitatie kan veroorzaken (zie ook De Schrijver et al. 2012). Voor nieuw te creëren of voor het herstellen van sterk gedegradeerde soortenrijke graslanden is vaak een zeer intensief maaibeheer met verschillende sneden per jaar nodig. De specifieke problematiek van herstel van graslanden op voormalige landbouwbodems bespreken we in een volgend artikel. Voor het regulier maaibeheer van goed ontwikkelde graslandvegetaties dient per graslandtype maatwerk geleverd te worden, waarbij het maaitijdstip en de frequentie van maaien niet enkel kan afgestemd worden op de maximale afvoer van nutriënten, maar ook op de zaadrijpheid van de beoogde flora en de overlevingskansen van o.a. insecten. Een inschatting van de stikstofafvoer via maaibeheer in vergelijking met de stikstofaanvoer via atmosferische deposities kan de beheerder inzicht geven in de effectiviteit van zijn beheer.

Vergrassing van heide kan ook geremedieerd worden door een plagbeheer, maar deze maatregel moet met omzichtigheid

toegepast worden. Plaggen is een maatregel die de bovenste met stikstof aangereikte bodemlaag verwijderd (meestal zo'n 5 à 10 cm), wat leidt tot een sterke verlaging van het totale stikstofgehalte van de bodem. Om op een optimale manier te plaggen kan men best de dikte van de voedselrijke laag bepalen aan de hand van bodemanalyses van stikstof en fosfor. Plaggen levert echter niet altijd het verwachte effect op. Door plaggen wordt een belangrijke hoeveelheid bodemorganisch materiaal verwijderd, wat vooral voor arme zandbodems nadelig is voor de buffercapaciteit en bodemverzuring induceert (zie De Schrijver et al. 2012). Het humusprofiel bevat in absolute zin een grote voorraad stikstof maar in oudere systemen zou de beschikbaarheid daarvan gering zijn (Beije et al. 2012). Dit humusprofiel vormt ook de voorraadkast voor o.a. P, Ca en Mg (Beije et al. 2012).

In het reguliere natuurbeheer worden heide en sommige graslandtypes als heischrale graslanden, kalkgraslanden en kamgraslanden begraasd. Met begrazing worden echter weinig nutriënten afgevoerd, tenzij het vee 's nachts wordt uitgerasterd. Indien heide en graslanden enkel begraasd worden kan dus na verloop van tijd vrij veel stikstof accumuleren in de bodem. Als alternatief voor plaggen van heide wordt in Nederland meer en meer drukk begrazing naar voor geschoven (voor meer info en praktische tips zie Verbeek et al. 2006). Drukbegrazing (of piek- of stootbegrazing) is een herstelmaatregel en geen vorm van regulier natuurbeheer. Het is een vorm van begrazing waarbij een verruigde of vergraste vegetatie gedurende een korte periode volledig kort wordt gegraasd. Deze begrazing wordt vaak meerdere malen per jaar herhaald en meerdere jaren achtereen toegepast, en wordt toegepast op kleine schaal (< 1 ha). De sterke begrazing beïnvloedt de concurrentieverhoudingen tussen Struikheide en Pijpenstrootje of Bochtige smeide. Hierbij wordt de oorzaak (te veel N in de bodem) van de vergrassing echter niet weggenomen, maar worden de grassen uitgeput en ontstaat hierdoor ruimte voor kieming van Struikheide en andere kwetsbare heidesoorten. In Nederland zijn zowel succesvolle als mislukte voorbeelden te vinden. Cruciaal blijkt de wijze van uitvoering te zijn (zie Verbeek et al. 2006).

Vrij weinig kennis is voorhanden over het langetermijneffect van het inzetten van branden als herstel- en beheermaatregel van droge en natte heide (voor een uitgebreid rapport zie: Bobbink et al. 2009). Tijdens het branden treden verschillende chemische processen op, waarbij een deel van de in de biomassa en in de strooisellaag aanwezige nutriënten vervluchtigen naar de atmosfeer of op de bodem blijven in de vorm van as. In de regel bevat deze as nog heel weinig organische N, maar wel basische kationen en fosfor, wat zorgt voor een hogere beschikbaarheid van deze nutriënten en een verlaging van de bodemzuurtegraad. Branden zal enkel effectief zijn als de hoeveelheid stikstof die verwijderd werd hoger ligt dan de aanvoer vanuit de atmosfeer. Uit het rapport van Bobbink et al. (2009) blijkt dat na brand vergrassing niet altijd voorkomen wordt, integendeel zelfs gestimuleerd kan worden door branden. Na branden treedt vaak, vooral daar waar de stikstofdeposities hoog zijn, een zeer snelle hergroei op van meerjarige grassen met ondergrondse uitlopers die profiteren van de verhoogde beschikbaarheid van nutriënten. Een begrazingsbeheer als vervolgtraject kan hierbij soelaas bieden (Bobbink et al. 2009). De condities van uitvoering spelen dus een belangrijke rol in de mate waarin het branden effectief kan zijn.

Meer onderzoek is nodig om de langetermijneffecten in kaart te brengen.

Voor bossen kan men de input van atmosferische stikstofdeposities verminderen door naaldbossen om te vormen naar loofbossen (De Schrijver et al. 2012). Bij omvormingsbeheer van naaldbos naar loofbos moet de beheerder echter voorzichtig te werk gaan. Omwille van de hoge voorraad aan stikstof die gedurende vele jaren geaccumuleerd werd in de bodem en in de strooisellaag bestaat het risico dat bij kaalkap of bij grootschalige groepenkappen deze stikstofhoeveelheden door versnelde mineralisatie (ten gevolge van de hogere lichtinval, temperatuur en neerslaghoeveelheden) in de vorm van nitraat vrijkomen. Dit kan een sterke uitspoeling van nitraatstikstof naar het grondwater veroorzaken en leiden tot een toename in dominantie van ruderaal vegetatie.

De studie van Boxman et al. (2006) stelt dat het plaggen van de humuslaag van stikstofverzaagde bossen kan bijdragen tot het verlagen van de stikstofvoorraad in de bodem. De idee hierachter is, net als bij plagbeheer van heide, dat het wegnemen van de humuslaag de voorraad aan stikstof drastisch (2400 kg/ha in dennenbestand van Boxman et al. 2006) vermindert. Maar ook in bossen, zeker op de armere bodems, veroorzaakt het wegnemen van de strooisellaag de verwijdering van vrij grote hoeveelheden essentiële nutriënten (40 kg kalium, 200 kg calcium, 30 kg magnesium en 50 kg fosfor, Boxman et al. 2006), wat bodemverzuring induceert.

Conclusie

Van nature wordt de groei in veel ecosystemen zoals bossen, vennen, heide en sommige graslandtypes gelimiteerd door de beschikbaarheid van stikstof (N). De voorbije decennia werd de biogeochemische kringloop van N in natuur- en bosgebieden ernstig verstoord door de overmatige aanvoer vanuit de atmosfeer en via grond- en oppervlaktewater. Deze hoge aanvoer van N heeft als gevolg dat ecosystemen evolueerden van stikstofgelimiteerd naar stikstofverzaagd. In de wetenschappelijke literatuur werd de voorbije decennia duidelijk de link gelegd tussen het verlies aan biodiversiteit en de toegenomen stikstofdeposities. In graslanden en heide neemt de groei van een beperkt aantal snelgroeiende plantensoorten (vaak grasachtigen) dan toe ten koste van andere soorten, waardoor het aantal plantensoorten afneemt. De toegenomen biomassa-productie en de dichtere vegetatiestructuren veroorzaakt door vergrassing hebben eveneens een effect op de fauna van natuur- en bosgebieden. In bossen is de respons van de kruidlaag op stikstofadditie variabel en o.a. afhankelijk van de lichtbeschikbaarheid op de bosbodem. Uit onderzoek blijkt bovendien dat het verlies aan aantal plantensoorten sterk gerelateerd is aan de totale hoeveelheid stikstof die in de loop der jaren in ecosystemen terecht komt. Om herstelmaatregelen effectief te laten zijn moeten deze leiden tot een significante verwijdering van stikstof uit het systeem in vergelijking met de input via atmosferische deposities. Tevens moeten deze maatregelen ervoor zorgen dat geen andere negatieve effecten optreden, zoals bijvoorbeeld bodemverzuring.

Summary:

DE SCHRIJVER A., DEMEY A., DE FRENNE P., SCHELFHOUT S., VERGEYNST J., DE SMEDT P. & VERHEYEN K. 2013. NITROGEN AND BIODIVERSITY: AN IRRECONCILEABLE PAIR. NATUUR.FOCUS 13(3): 92-102 [IN DUTCH].

During the past decades the biogeochemical cycling of nitrogen was drastically disturbed as a consequence of high nitrogen depositions. Consequently many ecosystems evolved from being nitrogen limited to nitrogen saturated. The worldwide loss of biodiversity was among other causes linked to these increased amounts of nitrogen cycling in ecosystems. In grassland and heathland, growth of some fast-growing species (frequently grasses) has increased at the expense of other lower

statured and more sensitive species (mainly forbs and mosses), resulting in decreased species densities. In forests the response of the herbal vegetation layer on nitrogen depositions is more variable and depends among other variables on light availability. The loss of plant species seems to be related to the cumulative amount of nitrogen that was deposited during the past decades. The increased amounts of biomass and the denser vegetation structures also affects the faunal community. For restoration purposes management measures have to be focused on a significant removal of nitrogen from ecosystems in comparison to the actual input through atmospheric depositions. Furthermore, managers have to be aware that restoration measures don't cause other negative effects as e.g. soil acidification.

AUTEURS:

An De Schrijver, Andreas Demey en Pieter De Frenne zijn postdoctorale onderzoekers aan het Labo voor Bos & Natuur van de Universiteit Gent. Stephanie Schelfhout en Pallieter De Smedt zijn allebei doctoraatsstudenten. Jenna Vergeynst is studente Bio-ingenieurswetenschappen richting Land- en Waterbeheer. Kris Verheyen is professor.

CONTACT:

An De Schrijver, Labo voor Bos & Natuur, Geraardsbergse Steenweg 267, 9090 Gontrode (Melle).
E-mail: an.deschrijver@ugent.be

Referenties:

- Adler P.B., Seabloom E.W., Borer E.T., Hillebrand H., Hautier Y. et al. 2011. Productivity is a poor predictor of plant species richness. *Science* 333: 1750-1753.
- Beije H.M., de Waal R.W. & N.A.C. Smits. 2012. Herstelstrategie H4030: Droge heiden. Deel II – versie november 2012 – 437.
- Bobbink R., Hicks K., Galloway J., Spranger T., Alkemade R. et al. 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications* 20: 30-59.
- Bos F., Bosveld M., Groenendijk D., van Swaay C., Wynhoff I., De Vlinderstichting. 2006. De dagvlinders van Nederland, verspreiding en bescherming. Nederlandse Fauna 7. Leiden. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij & European Invertebrate Survey – Nederland.
- Boxman A.W. & Roelofs J.G.M. 2006. Effects of liming, sod-cutting and fertilization at ambient and decreased nitrogen deposition on the soil solution chemistry in a Scots pine forest in the Netherlands. *Forest Ecology and Management* 237: 237-245.
- Boxman A.W., van der Ven P.J.M. & Roelofs J.G.M. 1998. Ecosystems recovery after a decrease in nitrogen input to a Scots pine stand at Ysselstein, the Netherlands. *Forest Ecology and Management* 101: 155-163.
- Clark C.M. & Tilman D. 2008. Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature* 451: 712-715.
- De Graaf M.C.C., Bobbink R., Roelofs J.G.M. & Verbeek P.J.M. 1998. Differential effects of ammonium and nitrate on three heathland species. *Plant Ecology* 135: 185-196.
- De Schrijver A., Geudens G., Augusto L., Staelens J., Mertens J., Wuyts K., Gielis L. & Verheyen K. 2007. The effect of forest type on throughfall deposition and seepage flux: a review. *Oecologia* 153: 663-674.
- De Schrijver A., De Frenne P., Ampoorter E., Van Nevel L., Demey A., Wuyts K. & Verheyen K. 2011. Cumulative nitrogen input drives species loss in terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* 20: 803-816.
- De Schrijver A., Staelens J., Van Hoydonck G., Janssen N., Mertens J., Gielis L., Wuyts K., Geudens G., Augusto L. & Verheyen K. 2008. Effect of vegetation type on throughfall deposition and seepage flux. *Environmental Pollution* 153: 295-303.
- De Schrijver A., Wuyts K., Staelens J., Schelfhout S., Verstraeten G. & Verheyen K. 2012. Verzuuring van ecosystemen. Oorzaken, remedies en gevolgen voor de biodiversiteit. *Natuur.focus* 11: 136-143.
- Demey A., Ameloot E., De Schrijver A., Staelens J., Hermij M., Boeckx P. & Verheyen K. 2013. Sleutelrol voor halfparasieten in de biogeochemie van soortenrijke graslanden. *Natuur.focus* 12: 69-76.
- Dumortier M., Schneiders A., Boeye D., De Schrijver A., De Keersmaecker L. et al. 2001. #5.3 Vermesting. In: Kijken, E., Boeye, D., De Bruyn, L., De Roo, K., Dumortier et al. (Eds.). *Natuurrapport 2001. Toestand van de natuur in Vlaanderen: cijfers voor het beleid*. Mededeling van het Instituut voor Natuurbehoud. pp. 125-138.
- Dumortier M., Schneiders A., De Schrijver A., Kyramarios M., Van Daele T., Van Damme S. & Denys L. 2003. #19. Vermesting. In: Dumortier M., De Bruyn L., Peymen J., Schneiders A., Van Daele T., Weyembergh G., van Straaten D. & Kijken E. (Eds.). *Natuurrapport 2003. Toestand van de natuur in Vlaanderen: cijfers voor het beleid*. Mededeling van het Instituut voor Natuurbehoud. pp. 138-147.
- Dumortier M., Schneiders A., Genouw G., Neirynck J., Van Daele T. et al. 2005. Vermesting. In: Dumortier M., De Bruyn L., Hens M., Peymen J., Schneiders A. et al. (Eds.). *Natuurrapport 2005 Toestand van de natuur in Vlaanderen: cijfers voor het beleid*. Mededeling van het Instituut voor Natuurbehoud. pp. 188-203.
- Dupré D., Steven C.J., Ranke T., Bleekers A., Pepples-Lisbach C. et al. 2010. Changes in species richness and composition in European acidic grasslands over the past 70 years: the contribution of cumulative atmospheric nitrogen deposition. *Global Change Biology* 16: 344-357.
- Fridley J.D., Grime J.P., Huston M.A., Pierce S., Smart S.M. et al. 2012. Comment on 'Productivity is a poor predictor of plant species richness. *Science* 335: 1441.
- Grime J.P. 1973. Control of species density in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management* 1: 151-167.

- Hautier Y., Niklaus P.A. & Hector A. 2009. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science* 324: 636-638.
- Maes D., Vanreusel W., Van Dyck H. 2013. Dagvlinders in Vlaanderen. Nieuwe kennis voor betere actie. Uitgeverij Lannoo, Tielt.
- Nordin A., Strengbom J., Witzell J., Nasholm T. & Ericson L. 2005. Nitrogen deposition and the biodiversity of boreal forests: Implications for the nitrogen critical load. *Ambio* 34: 20-24.
- Pan X., Liu F., Zhang M. 2012. Comment on 'Productivity is a poor predictor of plant species richness. *Science* 335: 1441.
- Sala O.E., Chapin F.S., Armesto J.J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R. et al. 2000. Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- Schneiders A., Hens M., Van Landuyt W., Overloop S., Ronse A., Herremans M., Van den Broeck D. 2007. Vermesting. In: Dumortier, M. et al. (Ed.). 2007. *Natuurrapport 2007: toestand van de natuur in Vlaanderen: cijfers voor het beleid*. Mededelingen van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek. pp. 75-95.
- Stevens C.J., Dise N.B., Mountford J.O. & Gowing D.J. 2004. Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. *Science* 303: 1876-1879.
- Stuijzand S., van Turnhout C. & Esselink H. 2004. Gevolgen van verzuring, vermeting en verdroging en invloed van herstelbeheer op heidefauna. *Rapport EC-LNV nr. 2004/152 O*.
- Tilman D. 1997. Mechanisms of Plant Competition. In: Crawley M. (Ed). *Plant Ecology, Second Edition*, Blackwell Science, Oxford, England, pp. 239-261.
- Tipping E., Henrys P.A., Maskell L.C. & Smart S.M. 2013. Nitrogen deposition effects on plant species diversity: threshold loads from field data. *Environmental Pollution* 179: 218-223.
- Tschamtké T., Clough Y., Wanger T.C., Jackson L., Motzke I. Et al. 2012. Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. *Biological conservation* 151: 53-59.
- van den Berg L.J.L., Dorland E., Vergeer P., Hart M.A.C., Bobbink R. & Roelofs J.G.M. 2005. Decline of acid-sensitive plant species in heathland can be attributed to ammonium toxicity in combination with low pH. *New Phytologist* 166: 551-564.
- Van den Broeck D., Polfliet T., Herremans M., Vanreusel W. & Verbeylen G. 2006. Monitoring van ammoniak en zwaveldioxide met korstmossen in Limburg. Eindverslag Bijzonder Leefmilieuproject i.s.m. Provincie Limburg. *Rapport Natuurpunt Studie 2006/5*, Mechelen.
- van Duren I.C. and Pegtel D.M. 2000. Nutrient limitations in wet, drained and rewetted fen meadows: evaluation of methods and results. *Plant and soil* 220: 35-47.
- van Grinsven H.J., Holland M., Jacobsen B.H., Klimont Z., Sutton M.A. & Jaap Willems W. 2013. Costs and benefits of nitrogen for Europe and implications for mitigations. *Environmental Science and Technology* 47: 3571-3579.
- Van Uytvanck J. & De Blust G. 2012. Handboek voor beheerders. Europese natuurdoelstellingen in de praktijk. Uitgeverij Lannoo.
- Van Wingerden W.K.R.E., Van Kreveld A.R. & Bongers W. 1992. Analysis of species composition and abundance of grasshoppers in natural and fertilized grasslands. *Journal of Applied Entomology* 113: 138-152.
- Verbeek P.J.M., de Graaf M. & Scherpenisse M.C. 2006. Verkennende studie naar de effecten van drubbegrazing met schapen in droge heide. Effectgerichte maatregel tegen vermeting in droge heide. Directie Kennis, Ministerie van Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit.
- Verheyen K., Baeten L., De Frenne P., Verstraeten G. et al. 2012. It's not only nitrogen deposition: driving factors behind the eutrophication signal in temperate forest understorey communities. *Journal of Ecology* 100: 352-365.
- Verstraeten A., Sioen G., Neirynck J., Roskams P. & Hens M. 2012. Bosgezondheid in Vlaanderen. Bosvitaliteitsinventaris, meetnet Intensieve Monitoring Boscosystemen en meetstation luchtverontreiniging. Resultaten 2010-2011. *Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2012 (INBO.R.2010.50)*.
- Wallis de Vries M.F. 2013. Hoe stikstof de vlinders laat stikken. *Entomologische berichten* 73: 158-163.